

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 1-C

## SOMMAIRE

Roberto M. CAPOCASALE & Fernando COSTA. Descripción de los biotopos y caracterización de los habitats de <i>Lycosa malitiosa</i> Tullgren (Araneae, Lycosidae) en Uruguay .....	1
Joël ANDRÉ. Ecologie du Gastéropode terrestre <i>Cepaea nemoralis</i> Linné en Languedoc et en Roussillon .....	17
André THÉRON. Recherches expérimentales sur l'évolution larvaire de <i>Skrjabinigylus nasicola</i> (Nematoda : Metastrongyloidea) chez deux Mollusques terrestres .....	49
D. LARROCHE. Etude du cycle biologique de <i>Blastophagus piniperda</i> L. (Col. Scolytides) dans la nature. I - Etude de l'évolution des stades larvaires et nymphaux dans la région toulousaine .....	55
J.C. BEAUCOURNU & J. GOSALBEZ. Contribution à l'étude des Siphonaptères de Catalogne française et espagnole .....	69
R. LAVALLARD, S. CAMPIGLIA, E. PARISI ALVAREZ & C.M.C. VALLE. Contribution à la biologie de <i>Peripatus acacioi</i> Marcus et Marcus (Onychophore). III. Etude descriptive de l'habitat .....	87
G. NAULLEAU. Cycle d'activité de <i>Vipera aspis</i> (L.) et choix entre des conditions climatiques naturelles et artificielles .....	119
Hubert SAINT GIRONS. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe .....	137
Marc ALCHER. L'Urodèle <i>Euproctus platycephalus</i> (Gravenhorst, 1829) : répartition géographique et exigences thermiques .....	169
André THÉRON. <i>Parabascus lepidotus</i> Looss, 1907 (Trematoda, Lecithodendriidae) : un exemple de parasite transfuge .....	181

MASSON



Publication bimestrielle

# VIE ET MILIEU

## BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

**Vie et Milieu** paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. J. SOYER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

### Membres des Comités de Rédaction

#### Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, 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

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

### ABONNEMENTS 1975

France et zone franc (pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) ..... 140,00 Francs  
Règlement par mandat, chèque postal à MASSON & Cie (joindre les 3 volets) ou chèque bancaire.

Italie ..... 32 000 Lires  
Exclusivement par E.T.M.I., Via Settembrini, 27 20124 - Milano.

Autres pays ..... 160,00 Francs  
Montant également payable dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement.

Les règlements peuvent être effectués par :

- a. chèque sur Paris, émis par une banque étrangère,
- b. transfert par banque provenant d'un compte étranger,
- c. mandat postal international.

MASSON & Cie S.A., Editeurs, 120, bd Saint-Germain, F 75280 - Paris Cedex 06.  
Téléphone

Rédaction et Administration : 326-56-11, 633-85-21, 325-32-11, 033-77-84, 033-70-81.

Abonnements : 588-50-50, 588-14-66.

Changement d'adresse : Retourner l'étiquette modifiée, ou indiquer le numéro d'abonné.

Numéros séparés et Collections : S'adresser à MASSON & Cie Service, 15, rue de Savoie, 75006 - Paris, Tél. : 325-74-73, 325-74-95.

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

---

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 1-C

---

## SOMMAIRE

Roberto M. CAPOCASALE & Fernando COSTA. Descripción de los biotopos y caracterización de los habitats de <i>Lycosa malitiosa</i> Tullgren (Araneae, Lycosidae) en Uruguay .....	1
Joël ANDRÉ. Ecologie du Gastéropode terrestre <i>Cepaea nemoralis</i> Linné en Languedoc et en Roussillon .....	17
André THÉRON. Recherches expérimentales sur l'évolution larvaire de <i>Skrjabinoglyus nasicola</i> (Nematoda : Metastrongyloidea) chez deux Mollusques terrestres .....	49
D. LARROCHE. Etude du cycle biologique de <i>Blastophagus piniperda</i> L. (Col. Scolytides) dans la nature. I - Etude de l'évolution des stades larvaires et nymphaux dans la région toulousaine .....	55
J.C. BEAUCOURNU & J. GOSALBEZ. Contribution à l'étude des Siphonaptères de Catalogne française et espagnole .....	69
R. LAVALLARD, S. CAMPIGLIA, E. PARISI ALVAREZ & C.M.C. VALLE. Contribution à la biologie de <i>Peripatus acacioi</i> Marcus et Marcus (Onychophore). III. Etude descriptive de l'habitat .....	87
G. NAULLEAU. Cycle d'activité de <i>Vipera aspis</i> (L.) et choix entre des conditions climatiques naturelles et artificielles .....	119
Hubert SAINT GIRONS. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe .....	137
Marc ALCHER. L'Urodèle <i>Euproctus platycephalus</i> (Gravenhorst, 1829) : répartition géographique et exigences thermiques .....	169
André THÉRON. <i>Parabascus lepidotus</i> Looss, 1907 (Trematoda, Lecithodendriidae) : un exemple de parasite transfuge .....	181

---

MASSON



Publication bimestrielle



DESCRIPCION DE LOS BIOTOPOS  
Y CARACTERIZACION DE LOS HABITATS  
DE *LYCOSA MALITIOSA* TULLGREN  
(ARANEAE, LYCOSIDAE) EN URUGUAY

por Roberto M. CAPOCASALE y Fernando COSTA  
*Laboratorio de Zoología*  
*Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas*  
*Av. Italia 3318, Montevideo, Uruguay*

ABSTRACT

*Lycosa malitiosa* Tullgren is a wolf spider living in Argentina, Bolivia and Uruguay. This species is found in two main biotopes: low herbage and groups of rocks. At different periods of the year this species changes its usual habitats and is seen occupying two main kinds of closed shelters. In this paper these are termed *nursing nests* and *moulting burrows*.

We have demonstrated that the building of a nursing nest takes place close to the time of oviposition (before or after). Cocoons seem to be very important physical stimuli for releasing the nest-building behaviour. The nursing nest has complex characteristics which are related to the maternal behaviour. Each nursing nest consists of an aerial silk tube connected to a hole in the ground. Adult females and immature specimens exhibit similar digging behaviour patterns.

Young spiders also conceal themselves periodically. In such cases, however, the releasing stimulus for digging a closed burrow seems to be the approach of moulting. The moulting burrows are simpler than the nursing nests (they do not have the aerial silk tube).

Our experimental studies have shown that *Lycosa malitiosa* also digs very simple open holes. In the laboratory the presence of a

*Agradecimientos*: Al Br. E. Marchesi (Laboratorio de Botánica, Facultad de Agronomía de Montevideo) por la determinación de las especies vegetales.

shallow incomplete hole elicits the digging behaviour, the spider finishes the hole and occupies it. Since *Lycosa malitiosa* has been described so far as an errant species we consider this type of study particularly relevant as a complement to the taxonomic exploration of the lycosid group.

## INTRODUCCIÓN

*Lycosa malitiosa* Tullgren es una Araneomorphae de América del Sur, frecuente en Uruguay y Argentina. Su localidad típica es Tatarenda en Bolivia. Es una araña cuyo tamaño puede llegar hasta los 28 mm. de longitud total (fig. 1). Generalmente vive debajo de las piedras o en agujeros hechos en el suelo, entre el pasto. El modelo de su comportamiento cavador, es semejante cuando la hembra cuida sus huevos y durante el periodo juvenil. Este modelo es de gran importancia, porque analizándolo se pudo saber que hay más de un estímulo que mueve a la araña a modificar el biotopo donde vive. Dicho biotopo está en relación con los habitats, y ambos son de fundamental valor, para tener un conocimiento autoecológico verdadero de esta especie.

El objetivo de este trabajo es describir los biotopos y caracterizar los habitats donde vivió *Lycosa malitiosa* en Uruguay. Se comunican además, los experimentos hechos para averiguar los principales estímulos que condujeron a la araña a ocupar sus habitats o agujeros.

## MATERIAL Y METODO

Las arañas usadas para este estudio fueron colectadas en Canelones, Marindia, desde setiembre de 1972 a junio de 1973. El total de especímenes recogidos llegó a 200 (juveniles, machos y hembras). La determinación taxonómica de esta especie, fue hecha con la descripción de TULLGREN (1905). La especie, no obstante haber sido pasada al género *Avicosa* por ROEWER (1954) se mantuvo con su nominación original. Cada espécimen fue alojado dentro de un frasco de vidrio de 14 cms de alto y 9 cms de diámetro. En el interior se agregó arena hasta los 6 cms de alto. La boca del frasco se cubrió con una gasa de nailon de trama finísima. El alimento consistió en trozos de *Blattica dubia* cada 6 días; el agua se le

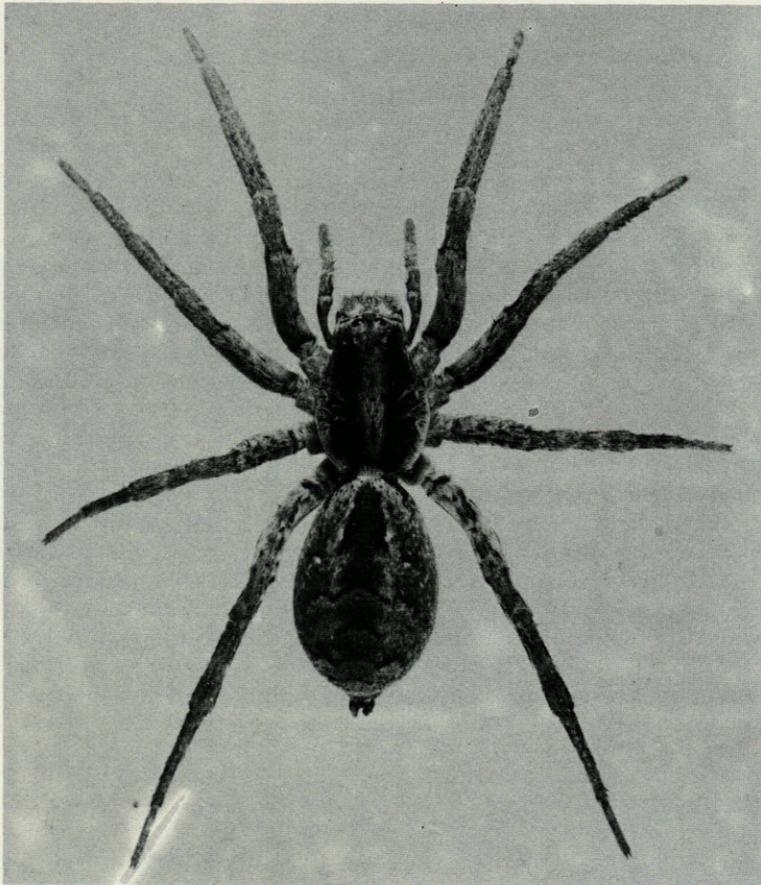


FIG. 1. — *Lycosa malitiosa* Tullgren, hembra, vista dorsal. Esta especie, cuyo tamaño puede llegar hasta los 28 mm. de longitud total, es común en Uruguay. Está distribuida en la "planicie costera o platense", en una franja de aproximadamente 40 km de ancho que corre de Oeste a Este.

suministró por medio de una cámara húmeda. En el laboratorio la temperatura varió entre 9° y 29 °C. y la humedad relativa de 51 a 96 %. El ritmo de luz natural fue de 9 a 11 horas diarias. La luz solar nunca actuó directamente sobre los animales. Las observaciones sobre habitats fueron efectuadas primeramente en los biotopos naturales y luego comprobadas experimentalmente en el laboratorio.

## BIOTOPOS EN QUE VIVIÓ *LYCOSA MALITIOSA* EN URUGUAY

En Uruguay, hasta ahora, *Lycosa malitiosa* pudo hallarse con seguridad en los departamentos de Colonia, Montevideo, Canelones, Maldonado y Lavalleja. Por lo tanto su distribución geográfica se limitó al Sur del país, en una franja de aproximadamente 40 kms. de ancho, que corrió de Oeste a Este (Planicie costera o platense). El suelo en las zonas próximas a la costa fue arenoso y arenoso-arcilloso, a medida que se avanzó hacia el Norte. Los biotopos (figs. 2 y 3) ocupados con más frecuencia por las arañas se resumieron, para su estudio, en 2 tipos : I) *Agrupaciones de piedras o similares* y II) *Suelo cubierto de pastos bajos*. Las especies vegetales más comunes en ambos fueron : *Cynodon dactylon*, *Eragrostis lugeos*, *Schizachyrium plumigerum*, *Piptochloetium panicoides*. La fauna concurrente estuvo representada por las siguientes especies animales : *Bufo d'orbigni* (Anphibia), *Miogryllus verticalis* y *Blattica dubia* (Orthoptera), *Camponotus punctulatus* (Hymenoptera), *Armadillidium vulgare* (Isopoda). Esta enumeración corresponde a un solo muestreo efectuado a mano, a las 14,30 horas, el día 8 de abril de 1973 (Otoño). En el esquema de la figura 4, se muestra la diferencia entre los factores abióticos del clima y los del microclima de los biotopos indicados más arriba.

### *Discusión.*

Los biotopos donde vivió *Lycosa malitiosa*, tienen valor para su subsistencia, si se los relaciona con los modelos de conducta que cumple la especie. De acuerdo con lo que se ha podido observar en otras especies de la familia, *Lycosa malitiosa*, puede ser tomada como ejemplo para todo el grupo. Creemos, por lo tanto, que la elección de ambientes efectuada por las Lycosidae, en América del Sur, se hace a nivel de las residencias ecológicas o habitats y no de las comunidades ecológicas (ZAPFE-MANN, 1971). En esta forma es comprensible que la especie modifique su habitat, ya que está movida por estímulos que tienen estrecha relación con el medio.



FIG. 2. — Aspecto del biotopo tipo I en que vive *Lycosa malitiosa*. Se trata de agrupaciones de piedras o similares, frecuentes en la zona.

FIG. 3. — Aspecto del biotopo tipo II en que también puede ser hallada *Lycosa malitiosa*. En la foto se puede observar el suelo cubierto de pastos bajos. Este biotopo tipo, tiene tales características durante los meses del otoño.

HABITATS OCUPADOS POR *LYCOSA MALITIOSA*

A partir de setiembre hasta mayo, en las hembras con ootecas, durante todo el año, en los especímenes jóvenes, *Lycosa malitiosa* modificó su biotopo habitual haciendo agujeros en los que se introdujo u ocupando agujeros prehechos. Estos agujeros fueron estudiados experimentalmente y agrupados en 3 tipos : Agujeros cerrados hechos por las arañas con ooteca (Nidos de cría), agujeros cerrados hechos por arañas jóvenes (Agujeros de muda), agujeros abiertos hechos en el suelo ocupados por las arañas.

## 1) NIDOS DE CRÍA HECHOS POR ARAÑAS HEMBRAS CON OOTECAS.

Las arañas hembras durante el período cercano a la oviposición edificaron un nido de cría cuya porción aérea se puede ver en la

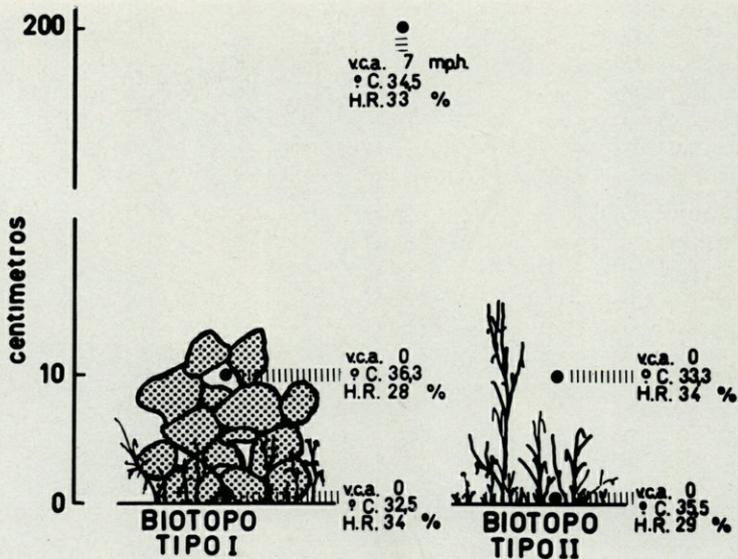


Fig. 4. — Representación esquemática del perfil de los 2 biotopos en que puede hallarse *Lycosa malitiosa*. Los factores abióticos señalados fueron tomados el 8 de abril de 1973 (Otoño) a las 14,30 horas. En el esquema se pueden comparar los factores del microclima con los del clima. Las abreviaturas significan : v.c.a. : Velocidad de las corrientes de aire; °C : Grados centígrados; H.R. : Humedad relativa; m.p.h. : Millas por hora.

figura 7. En los casos estudiados ( $N = 53$ ), se comprobó que en el interior de estos nidos, la temperatura no varió paralelamente a la exterior. Este nido fue hecho por las arañas siguiendo un modelo estereotipado, de etapas sucesivas. El modelo de conducta constructora de nidos de cría, se descompuso en 4 unidades :

\* Búsqueda : Consistió en elegir un lugar que generalmente tuvo una superficie sólida y provista de sostén.

\* Cavado : En esta etapa la araña adecuó depresiones preexistentes. Ahondó un agujero profundo en la superficie del suelo; luego lo tapizó con seda.

\* Construcción : Consistió en levantar, paulatinamente, un tubo de seda al que se le adherieron piedritas u otras partículas. (En los casos en que la araña cavó previamente un agujero, el tubo de seda se construyó sobre los bordes).

\* Obturación : En esta etapa se cerró la construcción.

Una vez concluida la unidad de obturación, la araña se alojó en el interior del nido con su ooteca. Permaneció allí hasta que salieron las arañitas, (en algunos casos hasta 39 días) luego abandonó el nido indefectiblemente. Según las condiciones ambientales la araña utilizó este nido ubicándose con su ooteca en la porción superior o en la zona subterránea.

Cuantificando los casos estudiados en el laboratorio, se obtuvo que en el 80 % de las veces, la oviposición y construcción de ootecas fueron previas al cavado de agujeros. El 20 % restante, estuvo representado por casos cuyas ootecas se hicieron en medio y aun después de la unidad de cavado (Fig. 5 A). Por lo tanto a partir de la unidad de búsqueda debió intercalarse esta oviposición.

Estando los nidos tan estrechamente ligados a las oviposiciones, se formuló la hipótesis de que la ooteca en las hembras adultas sería el principal estímulo que desencadenaría el comportamiento cavador de agujeros. Para averiguar la importancia que la ooteca tuvo en la construcción de nidos de cría, se efectuaron las siguientes experiencias. A arañas que poseían ootecas y ya habían construido su nido, se les destruyó el nido y se les quitó sus ootecas. En este caso las arañas no volvieron a construir nuevos nidos. Interesó de inmediato saber si su capacidad para hacer nuevos nidos se mantenía vigente mientras llevaron la ooteca. Para esto, a varias arañas, solo se les destruyó experimentalmente su nido, sin quitarles las ootecas. De esta experiencia se obtuvo como resultado la construcción de nuevos nidos. De acuerdo con los tests experimentales anteriores, se reafirmó la hipótesis de que la ooteca sería uno de los estímulos actuantes en el comportamiento constructor de nidos de cría. Para tratar de saber hasta cuántos días antes de la eclosión de las arañitas el estímulo ooteca tenía vigencia y los nidos volvían a ser construidos, se usaron arañas cuyas ootecas habían sido

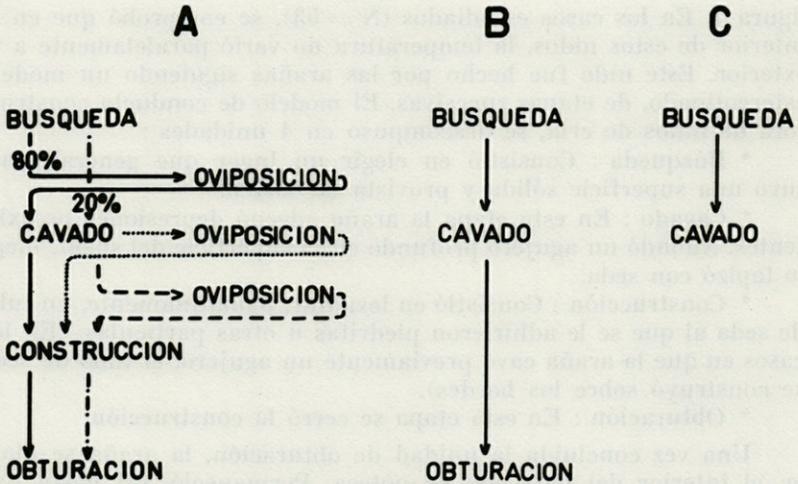


Fig. 5. — Esquema de los modelos etológicos, con sus unidades, cumplidos por *Lycosa malitiosa*, según los estímulos de cada comportamiento. A) Esquema del comportamiento constructor del nido de cría, realizado por las hembras fecundadas. Es el más complejo de todos los modelos, ya que es necesario intercalar la oviposición entre las unidades básicas. En el 80 % de los casos la oviposición se hizo antes de la unidad de cavado. En el 20 % restante, la oviposición se hizo antes de la unidad de cavado o después. El procedimiento se continúa con la unidad de construcción y obturación. B) Esquema del comportamiento cavador del nido de muda, cumplido por los ejemplares juveniles. C) Esquema del comportamiento cavador, efectuado por los especímenes de ambos sexos. La complejidad del modelo de conducta, está en razón directa a la importancia que el estímulo tiene para la subsistencia de la especie.

hechas en fechas diferentes, a las que solo se les destruyó sus nidos. En este caso las arañas reconstruyeron nuevos nidos, cuantas veces les fueron destruidos, hasta los últimos días en que eclosionaron las arañitas.

#### Discusión.

El estudio de los agujeros y nidos hechos por las arañas Lycosidae fue efectuado por TREAT (1879, 1880), Mc COOK (1883, 1888, 1888 a), HANCOCK (1899), MILLOT (1949), FABRE (1905), EMERTON (1912), ENGELHARDT (1964), etc. — Una nómina muy completa de trabajos, sobre este punto, se halla en BONNET (1945) —. Estos autores se ocuparon de especies de Lycosidae distintas a las de este trabajo y desde otros puntos de vista. De las especies de América del Sur, no conocemos ningún estudio.

Es importante señalar que si bien las arañas iniciaron sus nidos de cría sin un estímulo físico externo, en este trabajo quedó

probado que la ooteca, fue el principal estímulo físico que desencadenó el comportamiento constructor de nidos. El análisis del modelo de la conducta constructora de nidos, puede efectuarse en los casos estudiados en el laboratorio. No obstante, los nidos de cría construidos en el laboratorio, difieren de los nidos hallados en el campo, fundamentalmente en su porción subterránea. La figura 6 ilustra esquemáticamente sobre la morfología de un nido de cría construido por *Lycosa malitiosa* en el campo. Hay, además, 2 hechos a anotar, referentes al modelo de la conducta constructora de nidos de cría : a) Es el que tiene mayor cantidad de unidades; b) Tiene incluido un comportamiento que no se puede pronosticar a tiempo fijo y que no forma parte del mismo : la oviposición.

## 2) AGUJEROS DE MUDA HECHOS POR LAS ARAÑAS JÓVENES.

Otro tipo de agujero cerrado hecho por *Lycosa malitiosa* es el que se ilustra en la figura 8. Su morfología fue semejante a la descrita anteriormente. No obstante, su volumen y profundidad fueron diferentes. Estos agujeros de muda fueron hechos por especímenes jóvenes que estuvieron por mudar. En todos los casos observados, la muda se hizo dentro del agujero obturado. La araña permaneció dentro de este agujero alrededor de 3 días. El modelo de conducta que la araña joven cumplió para hacer los agujeros de muda contuvo las unidades de *búsqueda, cavado y obturación* descritas anteriormente (Fig. 5 B). Nunca edificaron un tubo de seda (unidad de *construcción*) como en los nidos de cría.

## Discusión.

En primer lugar es importante destacar el tiempo de permanencia de las arañas dentro de los agujeros de muda. Fue aproximadamente 10 veces inferior al que permaneció una hembra con ooteca dentro del nido de cría. Esto es debido a que las arañas hicieron agujeros, estimuladas primordialmente, por la proximidad de una muda. Otro punto a comentar tiene que ver con el modelo de conducta (Fig. 5 B). Para hacer este agujero, la araña cumplió un modelo muy sencillo, que no se vió interferido en sus unidades, por el estímulo que lo provocó.

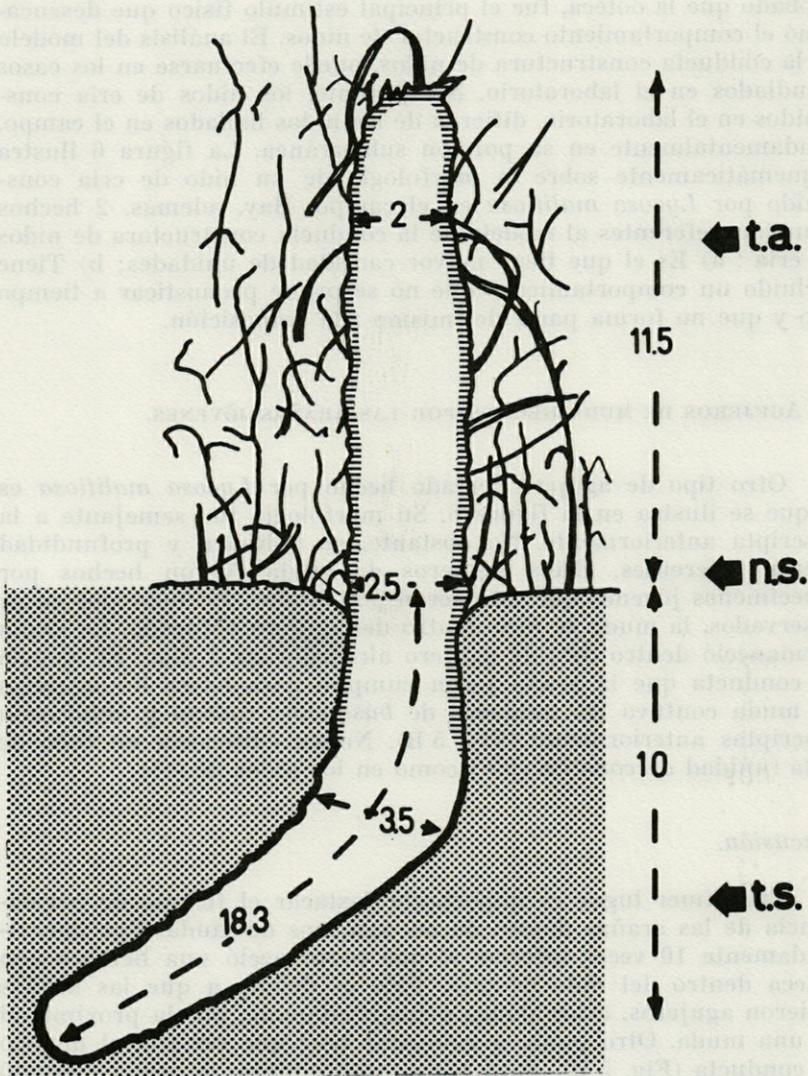


FIG. 6. — Corte esquemático de un nido de cría efectuado en el campo por una *Lycosa malitiosa* con ooteca. La porción aérea está constituida por un tubo de seda cerrado. La porción subterránea consta de un agujero hecho bajo tierra; en algunos casos puede ser torcido en su segunda mitad. Las abreviaturas significan : t.a. : Tubo aéreo; n.s. : Nivel del suelo; t.s. : Tubo subterráneo. Los números expresan dimensiones en centímetros.

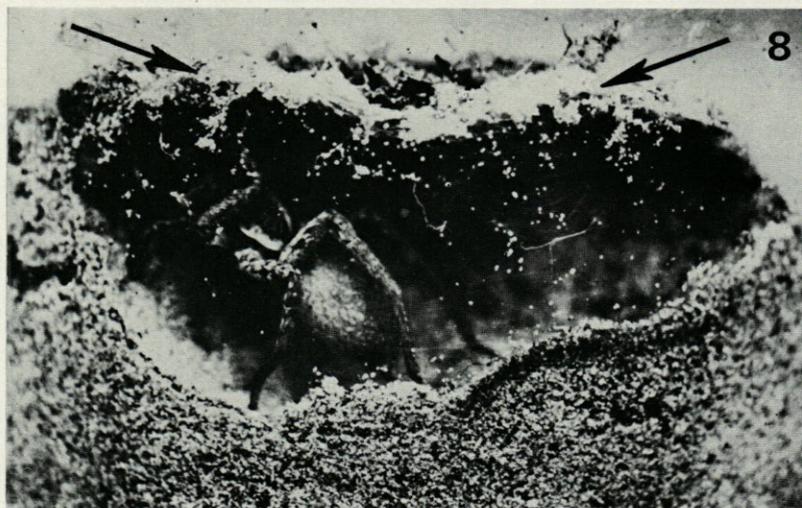


Fig. 7. — Foto tomada en el campo, de la porción aérea de un nido de cría. Esta parte del nido de cría la realiza la araña en la unidad de construcción.  
Fig. 8. — Foto de un agujero de muda hecho por un juvenil, para mudar. La fotografía fue tomada a través de uno de los frascos usados en el laboratorio y descrito en *método*. Las flechas indican la capa de seda que obtura el agujero, la que no sobrepasa el nivel del suelo.

(Foto Omar Trujillo-Cenoz).

### 3) AGUJEROS ABIERTOS OCUPADOS POR LAS ARAÑAS.

Independientemente de la oviposición y de la muda, las arañas habitaron también agujeros abiertos hechos en el suelo. Aquí se presentaron 2 casos a estudiar : a) Cuando la araña cavó su propio agujero en el suelo para ocuparlo y b) Cuando el animal utilizó simplemente un agujero prehecho y lo ocupó.

La primera situación se observó directamente en el laboratorio. Las arañas se mostraron capaces de hacer sus propios agujeros abiertos en el frasco donde se criaron. El modelo de conducta contuvo solo 2 unidades sucesivas : *búsqueda y cavado* (Fig. 5 C). Después del cavado la araña ocupó el agujero.

Para estudiar el segundo caso, se hizo el siguiente experimento. A arañas que generalmente no cavaron sus hoyos, se les practicó como estímulo un agujero vertical en el suelo dentro del frasco donde estaban ubicadas. El diámetro fue similar al del cuerpo de la araña; su profundidad no excedió los 2 cms. A los 2 días de hecho este agujero experimental, las arañas lo ocuparon. Luego lo profundizaron hasta llegar al fondo del frasco (6 cms). En algunos casos el agujero fue continuado por la araña y torcido perpendicularmente. En todos los casos las arañas expulsaron la arena fuera del agujero. Nunca lo revistieron con seda.

#### *Discusión.*

BUCHERL (1969) comentó en términos generales la posibilidad de las Lycosidae de hacer agujeros casi verticales en el suelo. Lamentablemente no indicó las especies sobre las que hizo sus observaciones; por lo tanto sus resultados y los nuestros no son comparables. Este hecho, sin embargo, quedó probado aquí, para *Lycosa malitiosa*. Pero interesa destacar que se trata de observaciones sobre casos estudiados en el laboratorio. Además, en condiciones bióticas tan especiales, como lo son el interior de los frascos donde se criaron las arañas, fue posible desencadenar el comportamiento cavador experimentalmente, horadando un agujero en el suelo, que actuó como estímulo. Esta reacción de los especímenes en el laboratorio, sirve para transportarla al campo, porque seguramente es análoga cuando la especie carece de biotopos del tipo I (Agrupaciones de piedras).

## RÉSUMÉ

*Lycosa malitiosa* Tullgren est une araignée loup qui vit en Argentine, Bolivie et Uruguay. Cette espèce se trouve dans deux principaux biotopes : sol couvert d'herbes basses et groupes de rochers. A différentes époques de l'année cette espèce laisse ses habitats usuels pour occuper deux types de refuges fermés. Dans ce travail ils sont nommés : *nid d'élevage* et *trou de mue*.

Nous avons démontré que la construction d'un nid d'élevage a lieu près de la ponte (avant ou après). Les cocons semblent être un stimulus physique très important pour déclencher le comportement constructeur de nids. Les nids d'élevage ont des caractères complexes qui sont en relation avec le comportement maternel; chacun d'eux se compose d'un tube aérien en soie relié au trou du sol. Les femelles adultes et les jeunes spécimens suivent une conduite (pattern) de creusement semblable.

Les jeunes araignées se cachent aussi périodiquement. Dans ce cas le stimulus qui déclenche le creusement d'un trou refuge fermé paraît être l'approche de la mue. Les trous de mue sont plus simples que ceux d'élevage. (Ils n'ont pas de tube aérien en soie).

Nos études expérimentales ont démontré que la *Lycosa malitiosa* creuse aussi de très simples trous ouverts. Au laboratoire la présence d'un trou bas et incomplet provoque le comportement de creusement. Les araignées finissent leur trou et l'occupent. Puisque la *Lycosa malitiosa* a été décrite comme une espèce errante nous considérons ce genre d'études particulièrement important pour compléter la recherche taxonomique du groupe des licosides.

## ZUSAMMENFASSUNG

*Lycosa malitiosa* Tullgren ist eine Wolfsspinne, die in Argentinien, Bolivien und Uruguay lebt. Diese Art findet man vorwiegend in zwei Hauptbiotopen : auf Böden mit kurzem Grasbewuchs und Felsgruppen. Zu verschiedenen Zeiten des Jahres verlässt die Art ihren gewohnten Lebensraum um zweierlei Schlupfwinkel aufzusuchen. In dieser Arbeit erwähnen wir folgende zwei : den Brutort und den Ort zum Häuten.

Wir haben bewiesen, dass der Bau eines Brutnestes vor oder nach der Eiablage stattfindet. Die Anwesenheit der Kokons scheint

sehr stimulierend zu sein für das Auslösen des Nestbautriebes. Die Brutnester haben vielseitige Charakteristika, die in enger Beziehung zum mütterlichen Verhalten stehen. Jedes Nest ist versorgt mit einem seidenen Luftschlauch, der mit dem Bodenloch verbunden ist. Erwachsene wie jüngere Weibchen zeigen ähnliches Verhalten im Bauen einer Höhle.

Junge Spinnen verstecken sich periodisch. In diesem Fall scheint der Antrieb zum Bau einer geschlossenen Fluchthöhle das Herannahen der Häutungszeit zu sein. Die Löcher für die Häutung sind viel einfacher als die der Brut. Sie haben keinen seidenen Luftschlauch.

Unsere experimentellen Versuche haben gezeigt, dass *Lycosa malitiosa* auch sehr einfache offene Löcher gräbt. Im Laboratorium löst die Anwesenheit eines niederen und unvollständigen Loches das Graben aus. Die Spinnen bauen ein solches Loch zu Ende und beziehen es. Da *Lycosa malitiosa* als eine umherziehende Art beschrieben worden ist, betrachten wir diese Beobachtungen als besonders wichtig, um die taxonomische Forschung der Gruppe der Lycosiden zu vervollständigen.

#### BIBLIOGRAFIA

- BONNET, P., 1945. Bibliographia Araneorum.
- BUCHERL, W., 1969. In Biogeography and Ecology in South America, 2 : 764-793. W. Junk N.V. Publ. The Hague.
- EMERTON, J.H., 1912. Four burrowing *Lycosa* (*Geolycosa* Montg. *Scaptocosa* Banks) including one new species. *Psyche, Cambridge*, 19 : 25-36.
- ENGELHARDT, W., 1964. Die Mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C.L. Koch, 1848 (Aranea, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autoökologie. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 54 : 219-392.
- FABRE, J.H., 1905. La Lycose de Narbonne. Souvenirs Entomologiques, 9 cap. I, Le terrier, Delagrave Edit.
- HANCOCK, J.L., 1899. The Castle-building spider (*Lycosa domifex*). *Ent. News*, 10 (6) : 168-170.
- Mc COOK, H.C., 1833. Note on the intelligence of the american Turret spider. *Am. Nat.*, 15 : 396-400.
- Mc COOK, H.C., 1888. The Turret spider on Coffin's beach. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 40 (3) : 333-337.
- Mc COOK, H.C., 1888 a. Nesting habitats of the american Purseweb spider. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 40 : 203-220.
- MILLOT, J., 1949. In *Traité de Zoologie*, P.P. Grassé, 6 : 589-743. Masson et Cie, Edit., Paris.

- ROEWER, C.F., 1945. Katalog der Araneae. 2 b : 927-1751. Bruxelles.
- TREAT, M. 1879. The habits of a Tarantula. *Am. Nat.*, 13 : 495-489.
- TREAT, M. 1880. Home studies in nature. *Harper N. Month. Mag.*, 40 (359) : 710-718.
- TULLGREN, A., 1905. Araneida from the swedish expedition through the Gran Chaco and the Cordilleras. *Ark. Zool.*, 2 (19) : 1-81.
- ZAPFE-MANN, H., 1971. Distribución ecológica de Lycosidae (Araneae) en Chile. *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 15 (180) : 3-7.

*Reçu le 10 février 1975.*



## ÉCOLOGIE DU GASTÉROPODE TERRESTRE *CEPAEA NEMORALIS* LINNÉ EN LANGUEDOC ET EN ROUSSILLON

par Joël ANDRÉ

*Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry, Montpellier*

### ABSTRACT

The divergence of different authors' conclusions on the role of the environmental factors in the establishment of polymorphism in natural populations of *Cepaea nemoralis*, suggests that it is the relevant factors which prevent a clear understanding of the phenomenon.

To try to resolve this problem, a precise description of the biotopes inhabited by the species is necessary. A method, borrowed from the Phytosociologists of Montpellier has been selected. This method allows the inventory and rapid quantification of the environmental variables of the mollusc. Then a simple computer analysis allows a classification of the variables, at least one of which has an important effect on this gasteropod. Finally, when a comparison is made between the reactions of *Cepaea nemoralis* to the mean reactions calculated for all the gasteropods present in the same biotope, the really important variables for this species emerge.

This ecological study was undertaken in the region of Languedoc-Roussillon, at the limits of distribution of the species. This particular geographic situation allows the knowledge a priori that key factors in the ecology of this species are present, limiting the distribution of the natural populations.

On this basis, the probable effect of about forty variables on the distribution of this species have been studied.

The results of the classification show that only thirteen variables have a determining role in the ecology of *Cepaea nemoralis*. They are : temperature and mean annual precipitations, mean summer and winter temperature, duration of the dry season; the vegetation stage, the type

and population of the plant cover; the presence and nature of litter as well as the nature of slope. The effect of these various factors on the frequency of the populations is measurable and allows the definition with some precision of the broad lines of the ecology of this gasteropod.

The calculated frequency of the populations of *Cepaea nemoralis* inside the ecological regions of Languedoc-Roussillon is in agreement with the natural distributions of the populations.

It confirms the statistical value of the method with respect to the ecological requirements of the species. Nevertheless a few exceptions to these requirements are still inexplicable, particularly in the Albères region and on the Côte Vermeille.

## INTRODUCTION

Depuis la description de l'Escargot des bois sous le nom d'*Helix nemoralis* par LINNÉ en 1758, de nombreux auteurs ont décrit son polymorphisme.

En dehors de l'étude de l'aspect descriptif des variétés, les recherches ont porté depuis une vingtaine d'années sur la valeur adaptative et évolutive du polymorphisme. Ainsi, un certain nombre de lois de la structure génétique des populations, ont été vérifiées sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis*, pour expliquer la diversité phénotypique et le mode de transmission des caractères (LAMOTTE, 1951; WOLDA, 1963, etc.).

Si le déterminisme génétique des principaux caractères est connu, par contre le déterminisme des caractéristiques du polymorphisme est loin d'être élucidé. Comment expliquer la diversité de composition des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* ?

A cette question, qui pose le problème de l'existence d'un ajustement, entre la composition phénotypique des populations et les conditions du milieu par le biais de la sélection naturelle, de nombreux auteurs ont tenté de répondre. Il y a ceux qui concluent que l'effet du milieu sur les fréquences relatives des différentes variétés est négligeable (DIVER, 1939; SCHILDER, 1950; CAIN et CURREY, 1963; CARTER, 1968) ou peu important (HARVEY, 1971). D'autres auteurs reconnaissent l'action du milieu sur certains phénotypes; le rôle des facteurs climatiques et celui de l'habitat sont fréquemment démontrés (CAIN et SHEPPARD, 1950, 1954; GUERRUCCI-HENRION, 1966; LAMOTTE, 1966; ARNOLD, 1968, 1969; CAMERON *et al.*, 1973, etc.).

Ces divergences prouvent que les résultats obtenus et les conclusions formulées peuvent être discutables; elles soulignent en

fait la difficulté de définir avec précision les biotopes complexes et diversifiés occupés par *C. nemoralis*.

Pour résoudre ce problème, nous avons tenté de décrire les biotopes par la mesure d'une quarantaine de variables, selon des méthodes empruntées aux phytosociologues. Notre première tâche a été d'étudier l'écologie de *Cepaea nemoralis* grâce à ces méthodes. Pour cela nous avons choisi une région à la limite de distribution de l'espèce, c'est-à-dire là où l'action des facteurs sélectifs doit être déterminante.

## I. — LA RÉGION ÉTUDIÉE

### 1) LE CHOIX DE LA RÉGION.

Deux faits essentiels ont conduit au choix du Languedoc et du Roussillon comme champ d'étude. C'est d'abord le fait que cette région est limitée par des obstacles naturels, des Pyrénées au Rhône, et que son unité écologique est assurée par le climat méditerranéen. Le second fait est que *C. nemoralis* atteint, ici, sa limite méridionale de répartition.

Ces conditions réunies semblent idéales pour l'étude écologique d'un Gastéropode terrestre tel que *nemoralis*. L'action des facteurs du milieu, les plus favorables ou les plus contraignants, ne doit pas manquer d'apparaître dans la distribution et l'écologie de l'espèce.

### 2) PARTICULARITÉS DE LA RÉGION.

On ne saurait présenter cette région sans se référer aux divisions écologiques proposées par le centre d'études phytosociologiques et écologiques de Montpellier dans le cadre de l'Atlas du Languedoc-Roussillon, 1973 (fig. 1). Ces divisions correspondent schématiquement de la mer vers l'intérieur aux zones littorales, aux plaines, aux piémonts et aux montagnes. Ce type de distribution des paysages fait exception en Lauraguais où le seuil de Naurouze assure la communication entre la région atlantique et la région méditerranéenne.

Les conséquences de cette topographie particulière sont l'existence de gradients climatiques de la côte vers l'intérieur, directement visibles par l'étagement de la végétation. Ces gradients sont exprimés sous forme de diagrammes de BAGNOULS et GAUSSEN

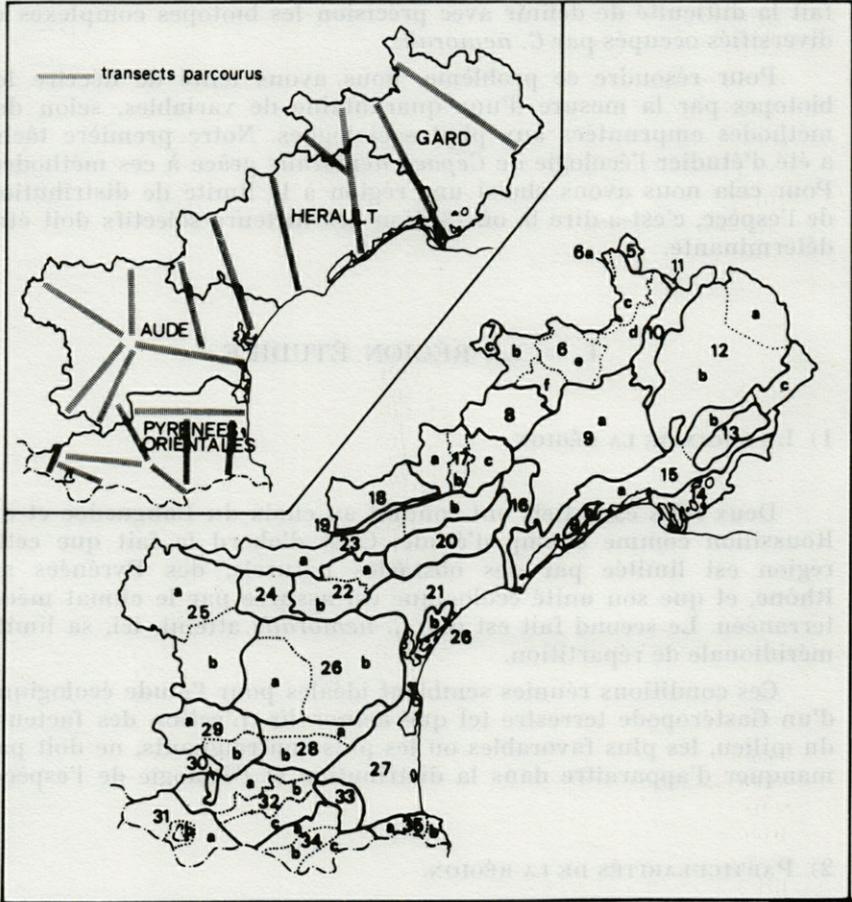


FIG. 1. — Les régions écologiques selon l'Atlas du Languedoc-Roussillon et les transects parcourus.

*Légende des régions écologiques*

- 6 : Cévennes, a) massif du Lozère, b) Aigoual et Bougès; c) hautes vallées  
d) bordures cévenoles; e) massif du Liron; f) couloir viganais.  
7 : Causses Lozériens (Lozère), c) Causse Noir.  
8 : Causse du Larzac.  
9 : Montpelliérans, a) garrigues du Montpelliérans; b) La Gardiole.  
10 : Zone d'Alès, a) bassin d'Alès; b) pays de Lédignan.  
11 : Bas Vivarais Gardois.  
12 : Uzègeois, a) Bagnolais; b) garrigue de l'Uzègeois.  
13 : Costière.  
14 : Petite Camargue.  
15 : Plaines littorales et sublittorales, a) plaine littorale; b) vallée de la Vis-  
trenque; c) couloir de Théziers-Roquemaure.  
16 : Basse plaine de l'Hérault.  
17 : Lodévois, a) monts de Mare; b) Escandorgue; c) bassin du Lodévois.

(fig. 2), qui font apparaître, à partir des moyennes mensuelles thermiques et pluviométriques, la durée de la saison sèche dans diverses stations.

Les gradients de végétation sont matérialisés par les cartes de la végétation de la France (C.N.R.S.) qui conviennent bien à l'étude des Mollusques. Ces gradients sont constitués par la succession des étages méditerranéen, subméditerranéen, atlantique, montagnard et subalpin. Ces étages se manifestent respectivement par les séries du Chêne liège et du Chêne vert; puis du Chêne pubescent ou du faciès à Châtaignier, les séries du Chêne pédonculé et du Chêne sessile, celles du Hêtre et du Sapin et enfin la série du Pin à crochets. Ces divisions sont très pratiques à utiliser dans la description des biotopes. Mais on doit tenir compte aussi, à l'échelle des Gastéropodes, des modifications, même peu importantes, apportées par l'Homme au milieu.

Les bords de routes, fossés, chemins, décombres, détritiques... constituent très souvent l'habitat effectif des Mollusques. Cette remarque soulève d'ailleurs le problème de la description exacte des habitats. On connaît l'importance de ces zones anthropozoogènes depuis longtemps (BRAUN-BLANQUET, 1915), c'est pourquoi nous avons réservé dans notre étude une place particulière aux milieux cultivés et rudéraux. Les botanistes reconnaissent ces derniers par l'abondance des plantes nitrophiles qui y croissent.

SACCHI (1954) remarque au sujet des milieux rudéraux que ce sont des gîtes à Mollusques; ils offrent une mosaïque de conditions permettant aux espèces étrangères de s'y cantonner en attendant des possibilités d'expansion. Cette loi pourrait expliquer la présence de quelques populations isolées de *C. nemoralis* dans des régions strictement méditerranéennes.

Les gradients mentionnés favorisent la création de biotopes fort différents. Cette variété de conditions, offertes au peuplement de *Cepaea nemoralis*, bien plus élevée que n'importe où, doit aider dans la recherche des facteurs déterminant son écologie et sa présence.

18 : Espinouse.

19 : Sillon de l'Orbe et du Thore.

20 : Piémont biterrois.

21 : Plaines du Narbonnais et du Biterrois.

22 : Minervois, a) haut Minervois; b) bas Minervois.

23 : Montagne Noire, a) Montagne Noire occidentale; b) Montagne Noire orientale.

24 : Carcassès.

25 : Lauraguais, a) plaine du Lauraguais; b) Razès.

26 : Corbières, a) Corbières occidentales; b) Corbières orientales; c) La Clape.

27 : Plaine du Roussillon.

28 : Fenouillèdes, a) vallée de l'Agly; b) massif du Fenouillède.

29 : Pays de Sault, a) plateau de Sault; b) Quérigut.

30 : Capcir.

31 : Cerdagne, a) monts de Cerdagne; b) plaine de Cerdagne.

32 : Conflent, a) Conflent (Soulane); b) vallée de la Têt; c) Conflent (Bac).

33 : Aspres.

34 : Vallespir, a) Canigou (Soulane); b) vallée supérieure du Tech; c) Vallespir (Bac).

35 : Albères, a) mont des Albères; b) Banyuls.

Ces préalables succints sur la région mettent en place les grandes lignes qui ont orienté le travail de prospection sur le terrain.

## II. — LE MATÉRIEL RÉCOLTÉ ET LES MÉTHODES UTILISÉES

### 1. LES MOLLUSQUES.

#### 1.1. *Cepaea nemoralis* Linné 1758.

Cette espèce de taille moyenne est bien connue pour son polymorphisme. De nombreux travaux depuis ceux de TAYLOR (1914) décrivent les variétés de l'espèce. Ces variétés ont une coquille pigmentée en jaune, rose ou brun, ornée d'un système de bandes dont le maximum est cinq. Une notation permet de caractériser les 32 combinaisons possibles entre l'absence de bandes notée 00000 et la présence de cinq bandes notée 12345.

La figure 3 présente les phénotypes 00000, 00300, 00345, 12345 et le phénotype 12345 à bandes pâles hachurées. Les différences avec l'espèce voisine, *Cepaea hortensis*, sont nettes pour la taille et la forme de la coquille, ainsi que pour la teinte du péristome.

#### 1.2. *Les espèces annexes.*

L'utilisation de la méthode statistique dite de l'information mutuelle (GUILLERM 1971), permet de situer les réactions d'une espèce parmi les réactions moyennes d'autres espèces. C'est pourquoi nous avons récolté avec *C. nemoralis* un certain nombre d'autres Gastéropodes.

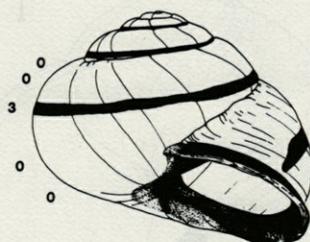
Nous nous sommes limité à un critère de taille minimum pour le choix de ces espèces. Au total onze Gastéropodes ont été retenus, ce sont : *Helix aspersa* Müller 1774 - *Eobania vermiculata* Müller 1774 - *Rumina decollata* Linné 1758 - *Zonites algiris* Linné 1758 - *Euparypha pisana* Müller 1774 - *Cepaea hortensis* Müller 1774 - *Cyclostoma elegans* Müller 1774 - *Pseudotachea splendida* Draparnaud 1801 - *Theba carthusiana* Müller 1774 - *Helicigona lapicida* Linné 1758 - *Helix pomatia* Linné 1958 - (fig. 4). Ces espèces appartiennent au cortège de *nemoralis* dans la région. Leur aire de répartition est indiquée dans la figure 5. Il est intéressant de noter que parmi ces espèces, certaines sont strictement méditerranéennes.



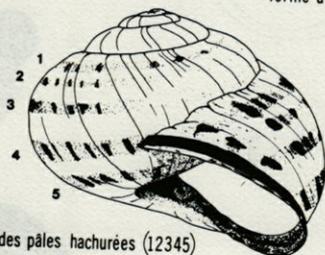
*Cepaea nemoralis*



forme sans bandes (00000)



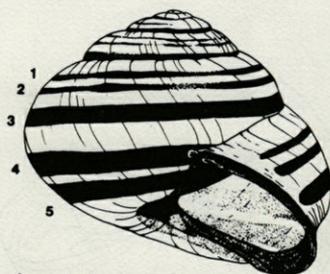
forme à une bande (00300)



forme à bandes pâles hachurées (12345)



forme à trois bandes (00345)



forme à cinq bandes (12345)

*Cepaea hortensis*

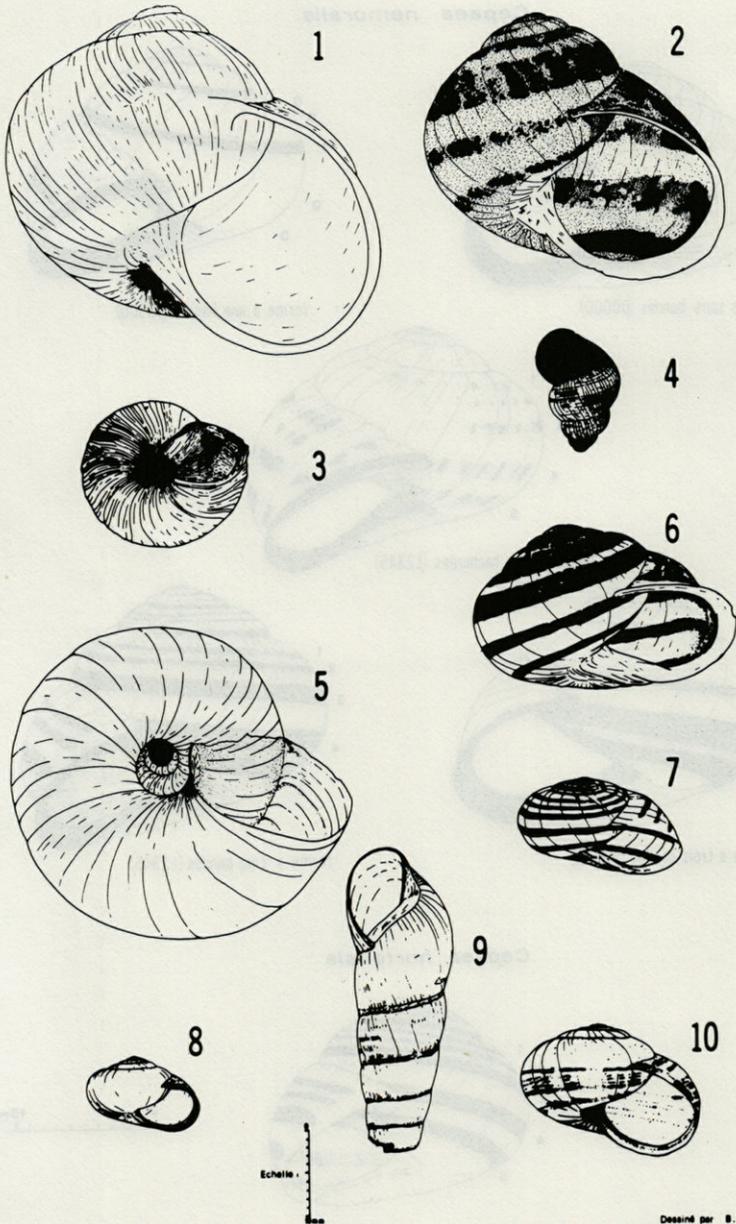


forme à cinq bandes (12345)



Dessiné par B. DARRAS

FIG. 3. — Phénotypes de l'espèce *Cepaea nemoralis* et variété de *Cepaea hortensis*.



Dessiné par B. DARRAS.

FIG. 4. — Espèces de Gastéropodes de taille moyenne rencontrées avec *Cepaea nemoralis*. *Helix pomatia* (1) — *Helix aspersa* (2) — *Helicigona lapicida* (3) — *Cyclostoma elegans* (4) — *Zonites algirus* (5) — *Eobania vermiculata* (6) — *Pseudotachea splendida* (7) — *Theba carthusiana* (8) — *Rumina decollata* (9) — *Euparypha pisana* (10).

néennes comme *Eobania vermiculata*, alors que d'autres ont une valence écologique élevée comme *Helix aspersa*.

## 2. L'ÉCHANTILLONNAGE.

### 2.1. *Les transects.*

Pour tenir compte des variations de milieu les plus importantes, nous avons suivi des transects, orientés selon les principaux gradients. Selon l'accès routier et le relief de la région, ces transects ont été multipliés ou réduits en nombre et taille (fig. 1).

### 2.2. *Le choix du relevé.*

Le choix des stations a été déterminé, avant tout, par la variation des biotopes et non par la présence probable de l'espèce. Pour localiser un relevé, nous avons tenu compte à la fois de l'homogénéité de la station et de son caractère perturbé ou naturel. La distance entre deux relevés sur un transect est d'autant plus grande que les paysages sont monotones.

### 2.3. *La recherche des Gastéropodes.*

La nature de la végétation, la topographie, la météo influencent beaucoup la recherche des Mollusques. C'est pourquoi nous n'avons pas mesuré les surfaces prospectées. Toutefois, nous avons consacré à la recherche un temps moyen de 20 minutes, lorsque l'espèce était abondante. Dans d'autres cas, nous avons épuisé les colonies de *C. nemoralis* dont la taille est en général faible dans le Sud-Est (LAMOTTE, 1951). L'absence de *nemoralis* était notée après un effort de recherche supplémentaire; dans certains biotopes, la densité est tellement faible que les probabilités de captures sont infimes; plusieurs fois nous avons trouvé une seule coquille sans possibilité d'en trouver d'autre !

Conformément à la méthode statistique, nous avons récolté les Gastéropodes annexes dans chaque station, même dans celles où *nemoralis* était absent.

### 3. LES VARIABLES MESURÉES.

Deux fiches de station, inspirées du formulaire d'inventaire écologique de la végétation et des caractères externes du substrat de la végétation (GODRON *et al.* 1968 - Relevé méthodique de la végétation et du milieu p. 251 et 254), ont permis de coder, sur le terrain, un ensemble de mesures et d'informations relatives à la station. Un certain nombre de ces mesures ont été complétées au laboratoire, en particulier les mesures climatiques et les analyses de sol.

Au total, l'inventaire des variables mesurées est le suivant (les abréviations sont celles utilisées dans les figures) :

#### *Variables climatiques estimées dans la station.*

Température moyenne annuelle .....	T°a.
Précipitations moyennes annuelles .....	Pp.a.
Température moyenne du mois le plus chaud .....	T°m.c.
Température moyenne du mois le plus froid .....	T°m.f.
Durée moyenne de la saison sèche selon Bagnouls et Gausson ..	S.s.

#### *La végétation dans la station.*

Etage de végétation .....	E.v.
Série de végétation .....	S.v.
Type de peuplement de la végétation .....	T.v.
Formation végétale .....	F.
Degré d'ouverture de la végétation .....	D.o.
Recouvrement de la végétation .....	C.v.

#### *Description du recouvrement du sol de la station.*

Recouvrement de la végétation .....	C.v.
Recouvrement de la roche .....	C.r.
Recouvrement des pierrailles .....	C.p.
Recouvrement de la terre .....	C.t.
Recouvrement de la litière .....	C.l.

#### *Litière de la station.*

Recouvrement de la litière .....	C.l.
Nature de la litière .....	N.l.

#### *Le substrat dans la station.*

##### a) *La roche.*

Affleurement de la roche .....	A.r.
--------------------------------	------

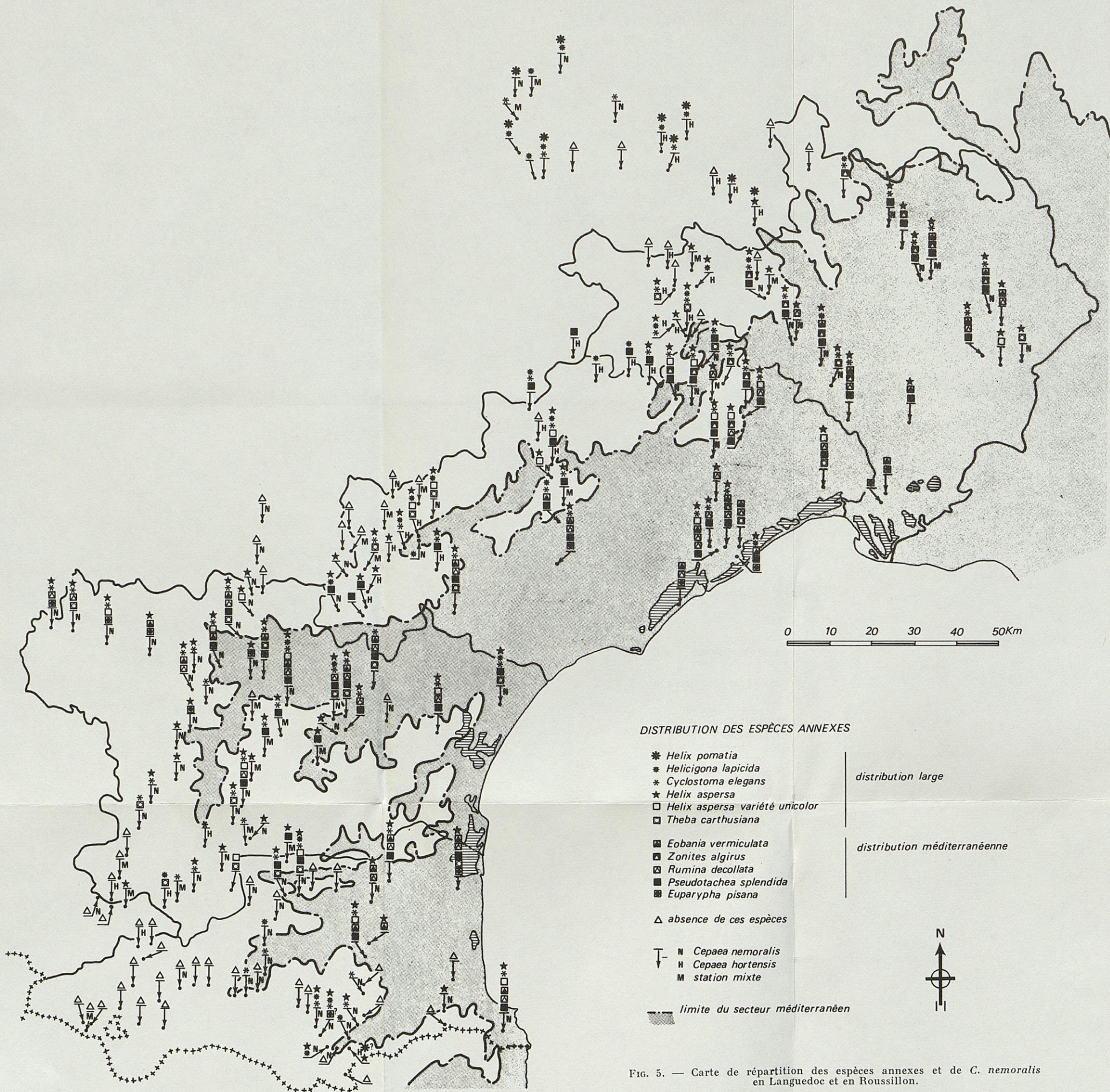


FIG. 5. — Carte de répartition des espèces annexes et de *C. nemoralis* en Languedoc et en Roussillon.

Age de la roche .....	Agr.
Réaction à l'acide chlorhydrique de la roche .....	Hcl r.

b) *Le sol.*

Réaction à l'acide chlorhydrique du sol .....	Hcl s.
pH du sol .....	pH s.
Teneur du sol en fer réel .....	Fe r.
Teneur du sol en fer corrigé .....	Fe c.
Teneur du sol en phosphore réel .....	P r.
Teneur du sol en phosphore corrigé .....	P c.
Teneur du sol en calcium réel .....	Ca r.
Teneur du sol en calcium corrigé .....	Ca c.
Teneur du sol en sodium réel .....	Na r.
Teneur du sol en potassium réel .....	K r.
Teneur du sol en magnésium réel .....	Mg r.
Teneur du sol en magnésium corrigé .....	Mg c.

*Localisation géographique de la station.*

Région naturelle .....	R.n.
Distance à la mer .....	D.a.m.
Altitude .....	Alt.

*Topographie de la station.*

Exposition .....	Ex.
Influence climatique locale .....	I.c.l.
Position topographique .....	P.t.
Pente .....	P.

*Conditions hygrométriques au niveau de la station.*

Humidité .....	H.
----------------	----

*Action de l'Homme sur le milieu végétal dans la station.*

Artificialisation .....	A.
-------------------------	----

Notre étude écologique est en fait le résultat de l'analyse de près de 7 000 informations sur le milieu, exprimant la diversité rencontrée dans 170 relevés effectués sur 20 transects.

## 4. PRINCIPES DE LA MÉTHODE DES PROFILS ÉCOLOGIQUES ET DE L'INFORMATION MUTUELLE.

L'utilisation de cette méthode constitue un pas pour tenter de débrouiller l'écologie de *C. nemoralis*. Elle ne constitue nullement une fin, mais un moyen rapide d'exploiter des résultats si l'on dispose d'un ordinateur.

Nous rappellerons uniquement les principes de la méthode. Les références principales sont : GODRON M. (1965-1968), DAGET, GODRON, GUILLERM *et al.* (1970), GUILLERM (1969-1971).

#### 4.1. *Le profil écologique d'ensemble.*

Le profil écologique d'ensemble est constitué pour une variable par les nombres de relevés effectués dans chaque classe de cette variable.

#### 4.2. *Entropie relative à une variable écologique.*

Un profil d'ensemble est une distribution de fréquences absolues. Celles-ci permettent de calculer des fréquences relatives, assimilables selon l'échantillonnage aux probabilités de présence d'un relevé dans les classes des variables étudiées. Avec le calcul de l'entropie, on mesure l'indétermination d'un relevé relatif à une variable. Ainsi pour une variable bien échantillonnée, l'indétermination d'un relevé est grande car les relevés sont bien répartis dans ses diverses classes.

L'entropie mesure une quantité d'information, en fait, une variété de possibilités. Par exemple, dans un choix de messages possibles, plus le choix est grand, plus le message choisi contient d'information. L'entropie est exprimée en bits ou binons (BONSACK 1961, BRILLOUIN 1959).

#### 4.3. *Entropie maximale.*

Pour une variable, la valeur maximale de l'entropie correspond au meilleur échantillonnage possible, c'est-à-dire un nombre égal de relevés dans chaque classe.

Le rapport de l'entropie observée à l'entropie maximale permet d'estimer a priori la qualité de l'échantillonnage, celui-ci étant le meilleur possible lorsque ce rapport égale 1.

#### 4.4. *Profil écologique d'une espèce pour une variable.*

Ce profil matérialise la répartition des présences d'une espèce dans les différentes classes d'une variable et donne une idée du comportement de celle-ci vis-à-vis de ses divers états. Il est construit grâce au calcul d'un indice de fréquence corrigé, qui tient compte du profil d'ensemble. Les résultats obtenus sont ainsi moins dépen-

dants de l'échantillonnage. On obtient cet indice, pour une espèce et pour chaque état d'une variable, en faisant le produit de sa fréquence relative dans la classe considérée, par l'inverse de la fréquence relative moyenne des présences de cette espèce dans l'ensemble des relevés.

Ce profil permet d'apprécier la différence des exigences écologiques de chaque espèce.

#### 4.5. *Information mutuelle entre espèce et variable écologique.*

Le profil écologique d'une espèce, relativement à une variable écologique, permet d'estimer une quantité d'information mutuelle. Ainsi par exemple, on exprime la mesure de la liaison entre le degré de présence de *C. nemoralis* et la température moyenne annuelle d'une station, par une certaine quantité d'information mutuelle. Cette information mutuelle représente, en fait, l'entropie commune entre la variable et l'espèce (GODRON, 1965, 1968). Plus la liaison est forte plus l'information est élevée.

#### 4.6. *Valeur indicatrice des espèces.*

On connaît depuis longtemps la valeur indicatrice de certaines espèces végétales. On qualifie cette valeur indicatrice en classant les espèces par valeur décroissante d'information mutuelle.

Les Mollusques, animaux peu mobiles, doivent aussi présenter une certaine valeur indicatrice du substrat (SCHIMEK, 1930). Ainsi, on peut penser que *nemoralis* va caractériser certaines formes de milieux que nous allons définir.

### III. — *CEPAEA NEMORALIS* ET LES VARIABLES : RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION ÉCOLOGIQUE

#### 1. ENTROPIE RELATIVE AUX VARIABLES ÉTUDIÉES. QUALITÉ A PRIORI DE L'ÉCHANTILLONNAGE DES VARIABLES.

Le graphique (fig. 6) où sont tracées les droites correspondant au rapport  $Q(L)$  de l'entropie observée à l'entropie maximale pour les valeurs 1-0,8-0,6, situe l'échantillonnage des diverses variables. Compte tenu du fait que par définition, l'entropie reflète dans une certaine mesure le nombre de classes de la variable, nous pouvons

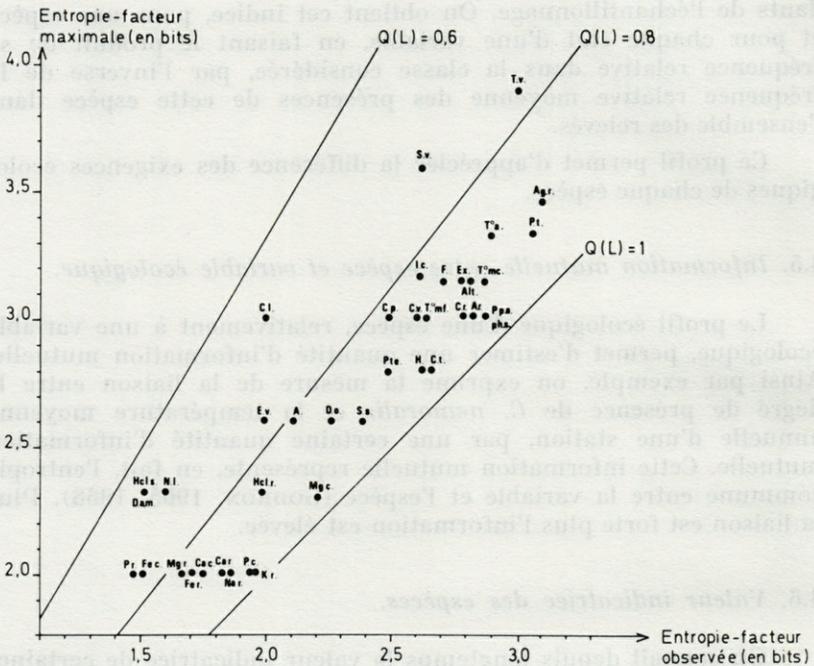


Fig. 6. — Comparaison des entropies observées et maximales pour les diverses variables écologiques étudiées.

distinguer sur cette figure les variables mal échantillonnées des autres. Dans l'ensemble les variables dont  $Q(L)$  est compris entre 0,8 et 1 ont un échantillonnage satisfaisant a priori.

## 2. L'INFORMATION MUTUELLE MOYENNE.

L'intérêt de cette valeur est de permettre de situer la sensibilité d'une espèce à diverses variables, parmi celle d'autres espèces. En fait, nous avons préféré nous référer à l'information mutuelle *moyenne* des espèces compagnes de *Cepaea nemoralis* pour chaque variable, plutôt qu'utiliser une comparaison espèce par espèce. Cette convention doit faire saillir les variables importantes sans ambiguïté.

Un premier travail consiste à réaliser un graphique sur lequel on porte en ordonnée l'information mutuelle moyenne et en abscisse l'entropie observée pour la variable. Ce graphique (fig. 7) donne directement l'importance moyenne des variables pour l'ensemble des Gastéropodes

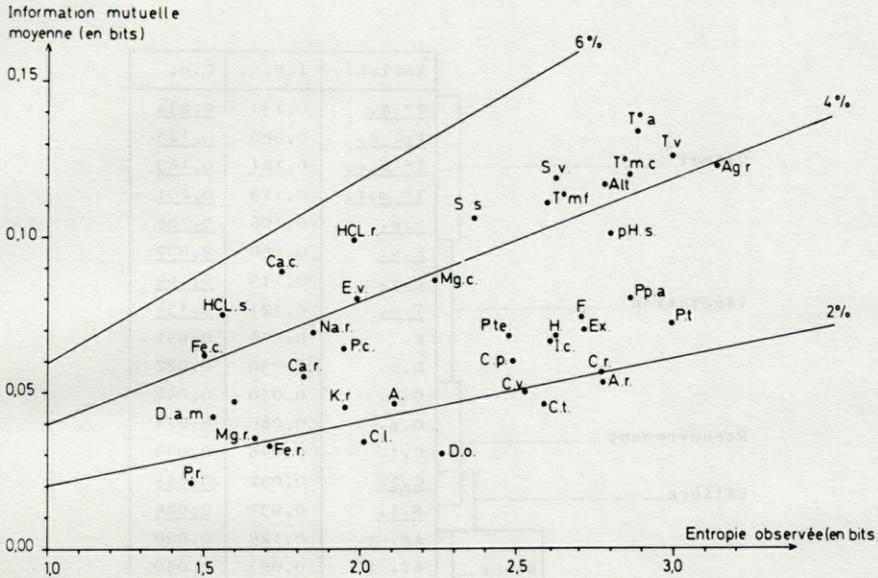


FIG. 7. — Relations entre l'information mutuelle moyenne espèce-facteur et l'entropie observée des variables étudiées.

récoltés. Plusieurs cas sont possibles; il y a des variables fournissant une bonne information avec une forte entropie observée (température annuelle moyenne) ou une faible entropie observée (réaction du sol à l'acide chlorhydrique). Il y a au contraire des variables contenant peu d'information, que l'échantillonnage soit satisfaisant ou non (affleurement de la roche et teneur du sol en phosphore réel).

### 3. RÉSULTATS OBTENUS AVEC LA MÉTHODE DE L'INFORMATION MUTUELLE.

Pour les quarante variables, l'information mutuelle moyenne (I.M.M.) des Gastéropodes et l'information mutuelle spécifique de *nemoralis* (fig. 8) constituent les résultats de l'analyse.

Par convention, nous admettons que lorsque l'information entre *C. nemoralis* et une variable est supérieure à la moyenne, la « liaison » entre *nemoralis* et cette variable est forte. Les facteurs ainsi définis, apparaissent soulignés dans le tableau de la figure 8. Cette convention ne sous-entend pas que les autres variables sont négligeables, mais qu'elles sont mineures par rapport aux précédentes.

	Variable	I.M.M.	C.n.
Climat	<u>T° a.</u>	0,134	<u>0,234</u>
	<u>Pp. a.</u>	0,080	<u>0,125</u>
	<u>T° m.c.</u>	0,121	<u>0,163</u>
	<u>T° m.f.</u>	0,113	<u>0,201</u>
	<u>S.s.</u>	0,106	<u>0,108</u>
Végétation	<u>E.v.</u>	0,080	<u>0,097</u>
	<u>S.v.</u>	0,119	<u>0,164</u>
	<u>T.v.</u>	0,121	<u>0,174</u>
	F.	0,074	0,051
	D.o.	0,030	0,022
Recouvrement	C.v.	0,050	0,046
	C.p.	0,060	0,074
	C.t.	0,046	0,033
Litière	<u>C.l.</u>	0,032	<u>0,055</u>
	<u>N.l.</u>	0,039	<u>0,086</u>
Roche	Ag. r.	0,124	0,090
	Af. r.	0,063	0,030
	Hcl r.	0,099	0,033
	Hcl s.	0,075	0,036
	pH s.	0,108	0,089
Sol	Fe r.	0,033	0,028
	Fe c.	0,062	0,048
	<u>p r.</u>	0,021	<u>0,021</u>
	p c.	0,064	0,034
	<u>Ca r.</u>	0,055	<u>0,055</u>
	Na r.	0,069	0,023
	Mg c.	0,086	0,033
	<u>R. n.</u>	0,206	<u>0,298</u>
	<u>D.a.m.</u>	0,042	<u>0,044</u>
	Alt.	0,117	0,0785
Situation	Ex.	0,070	0,063
	I.c.l.	0,066	0,032
	<u>Pte.</u>	0,068	<u>0,073</u>
	P.t.	0,072	0,045
Humidité locale	H.	0,078	0,024
Artificialisation	Art.	0,046	0,043

FIG. 8. — Tableau de l'information mutuelle moyenne (I.M.M.), pour l'ensemble des espèces et information spécifique de *C. nemoralis* pour chaque variable.

Dans ces conditions, treize variables se dégagent de l'ensemble. Ce sont les variables climatiques et les variables concernant la végétation, qui interviennent surtout dans l'écologie et la répartition de *nemoralis*.

Pour apporter quelques précisions sur le mode d'action de ces variables, on trace les profils écologiques à partir des indices de fréquence corrigée. Ces profils (fig. 9 a et b) traduisent l'étendue et la fréquence des présences de *C. nemoralis* dans les divers états des facteurs. Les indices et les profils permettent de définir les conditions optimales de développement de l'espèce.

Les moyennes climatiques annuelles idéales se situent entre 10° et 13° pour la température et entre 800 mm et 1 100 mm pour les précipitations. La moyenne des températures estivales et hivernales intervient aussi. En été, les moyennes situées entre 18° et 20° sont les plus favorables, en hiver ce sont les moyennes comprises entre 2° et 4°. La saison sèche selon BAGNOULS et GAUSSEN ne doit pas être supérieure à une durée de deux mois.

La distance à la mer, bien que résultante complexe de diverses influences, est un bon indicateur de la présence de *nemoralis*. Les calculs montrent que ce paramètre intervient en tout premier lieu dans la nature des biotopes. L'analyse prouve qu'à 10 km de la côte l'espèce disparaît totalement; sauf une exception dans les Albères où l'espèce atteint le rivage.

La distribution de l'espèce dans les étages de végétation se répartit selon un schéma simple. Les indices de fréquence corrigée indiquent une forte présence dans l'étage de végétation atlantique, représenté par la série du Chêne pédonculé. Cet étage correspond en fait aux conditions écologiques moyennes rencontrées par *C. nemoralis* en Europe occidentale.

Dans des formations végétales plus caractéristiques de la région, comme la série du Chêne vert et la série du Chêne pubescent pour les étages méditerranéen et subméditerranéen, les valeurs de fréquence corrigée sont voisines. D'ailleurs ces séries sont les seules du domaine méditerranéen, à être colonisées par *C. nemoralis* avec une certaine importance.

Au niveau stationnel, la présence de l'espèce est assez fortement liée à certains types de peuplement de la végétation. Ce sont en particulier, selon notre classement, les chênaies, les garrigues et les peuplements rudéraux. En revanche les fréquences corrigées sont très faibles pour les châtaigneraies et les peuplements de résineux. Ceci souligne la rareté de *nemoralis* dans ces derniers types.

Pour les variables concernant la litière, l'information mutuelle est faible (fig. 8), cependant la nature et l'importance du recouvre-

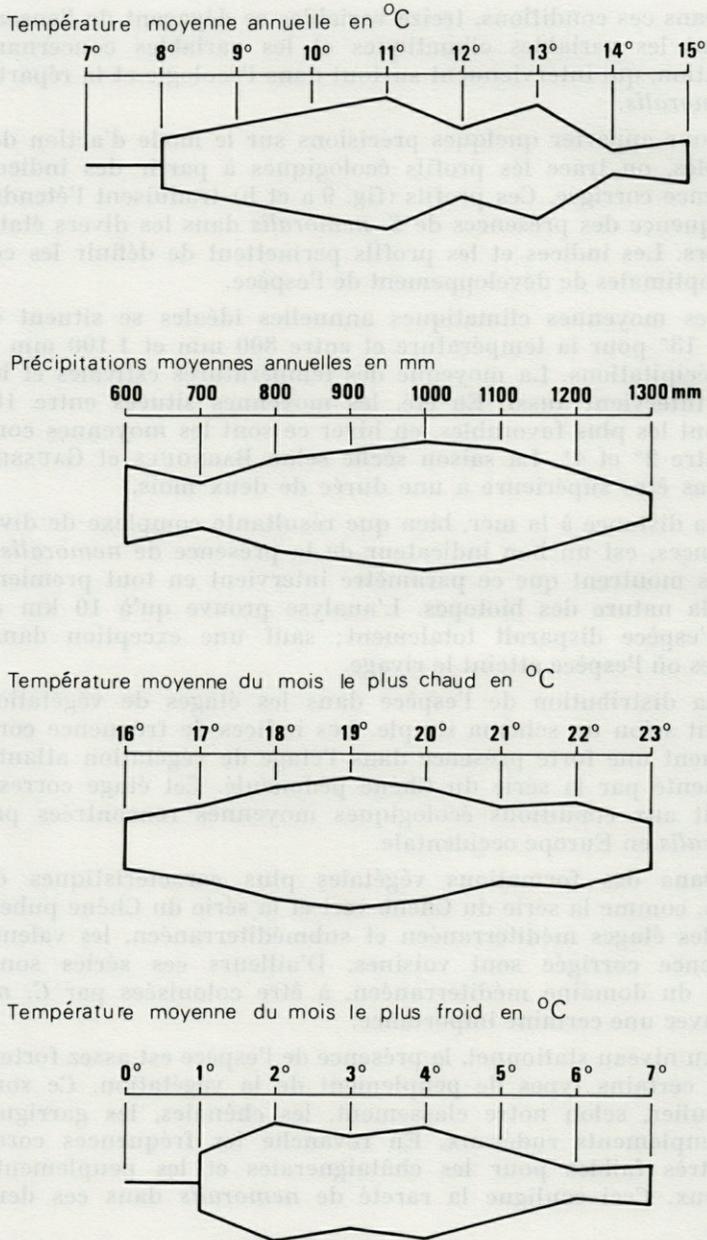
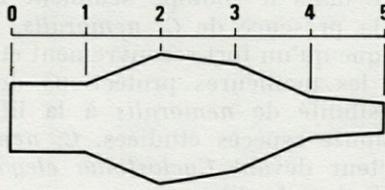
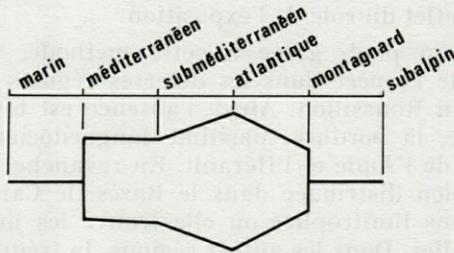


FIG. 9 a et b. — Profils écologiques de *C. nemoralis* pour les variables auxquelles il est le plus sensible.

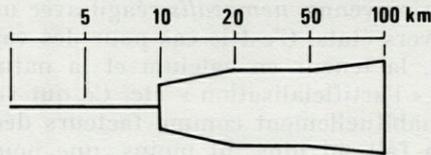
Saison sèche selon Bagnouls et Gausson \*



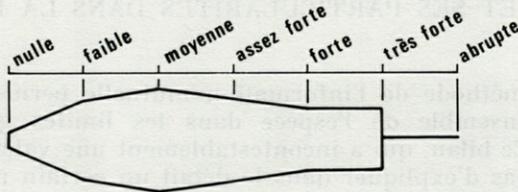
Etage de végétation



Distance à la mer en Km



Pente



\* Cette légende issue d'un code mécanographique est à lire de la façon suivante : 0 : pas de saison sèche ; 1 : un contact entre les courbes ; 2 : un contact à un mois ; 3 : un à deux mois ; 4 : deux à trois mois ; 5 : trois à quatre mois.

ment de la litière dans le biotope semblent avoir un rôle non négligeable dans la présence de *C. nemoralis*. Si les profils sont discrets, on remarque qu'un fort recouvrement et une litière foliacée aérée constituent les meilleures protections de l'espèce. Ce fait, exprimant la sensibilité de *nemoralis* à la litière, mérite d'être signalé. Sur les douze espèces étudiées, *C. nemoralis* est la plus sensible à ce facteur devant *Cyclostoma elegans* à laquelle elle est souvent associée dans les litières.

Pour la variable pente, les résultats en faveur d'une préférence pour les pentes moyennes ne sont pas très significatifs, mais sont surtout le reflet du rôle de l'exposition.

Enfin, on peut, grâce à cette méthode, faire apparaître la fréquence de l'espèce dans les diverses régions naturelles du Languedoc et du Roussillon. Ainsi, l'absence est totale dans le Capcir, la Cerdagne, la bordure maritime languedocienne, les plaines du Roussillon, de l'Aude et l'Hérault. En revanche l'espèce est particulièrement bien distribuée dans le Razès, le Carcassès et le Lauragais, régions limitrophes où elle trouve les meilleures conditions pour s'installer. Dans les autres régions, la fréquence de l'espèce est liée aux facteurs dominants les plus actifs. C'est pourquoi la distribution de l'espèce peut sembler a priori anarchique, si l'on ne tient compte de la variation de ces facteurs dominants lorsqu'on passe d'une région à l'autre.

Quant aux autres variables dont l'information mutuelle est inférieure à la moyenne, *nemoralis* réagit avec une certaine ubiquité pour leurs divers états. C'est le cas pour des variables liées comme le pH du sol, la teneur en calcium et la nature de la roche; de l'altitude; de « l'artificialisation » etc. Ce qui veut dire que ce que l'on prenait habituellement comme facteurs décisifs pour l'espèce, ne le sont en fait, ni plus, ni moins, que pour les autres Gastéropodes.

#### IV. — LA DISTRIBUTION DE L'ESPÈCE ET SES PARTICULARITÉS DANS LA RÉGION

La méthode de l'information mutuelle permet d'établir l'écologie d'ensemble de l'espèce dans les limites géographiques de l'étude. Ce bilan, qui a incontestablement une valeur statistique, ne permet pas d'expliquer dans le détail un certain nombre de points de la répartition. Ce sont ces quelques points que nous voulons développer ici.

La répartition de *nemoralis* est indiquée dans la figure 10.

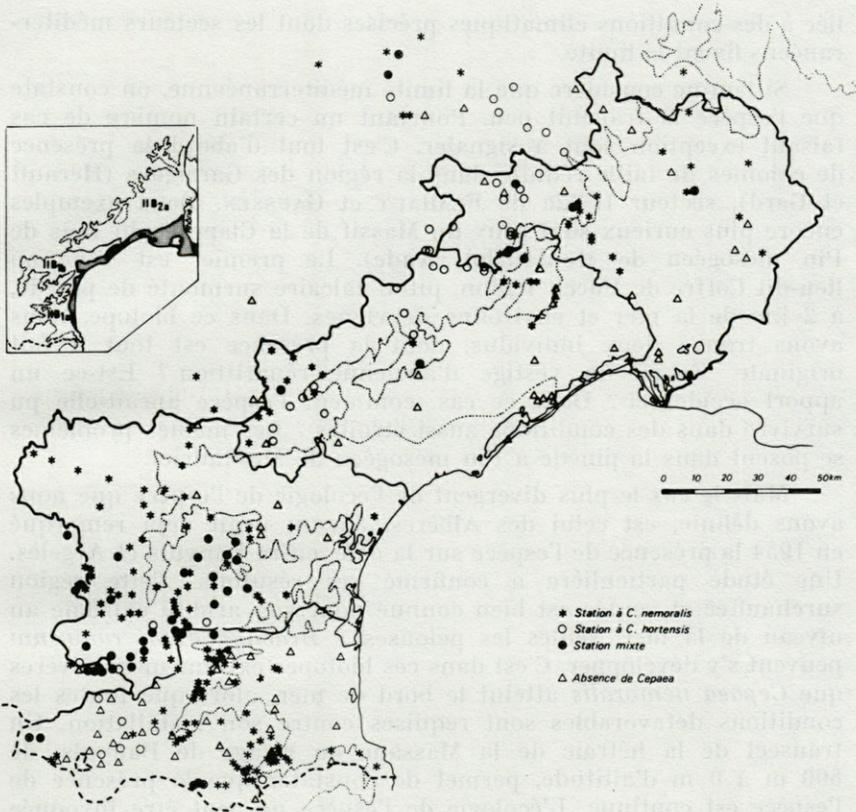


FIG. 10. — Répartition de *C. nemoralis* et de *Cepaea hortensis*. La cartouche représente les secteurs méditerranéens selon GAUSSEN.

Nous y avons figuré, pour comparaison, la répartition de l'espèce voisine *Cepaea hortensis*, ainsi que la limite du secteur méditerranéen selon FLAHAUT et GAUSSEN, 1948 (Atlas de France).

Les vastes zones d'exclusion des plaines, citées au chapitre précédent, sont bien définies sur cette carte. Cette exclusion est le fait de plusieurs influences dont la plus importante est celle de l'Homme. Les actions culturales intensives, telle la vigne, repoussent l'espèce vers les dernières formations végétales favorables. Celles-ci sont en général les garrigues à Chêne vert. Le phénomène est particulièrement net dans l'Hérault et le Gard.

A cette barrière constituée par la culture de la vigne, se superpose le rôle joué par la limite méditerranéenne *sensu stricto*, définie par FLAHAUT et GAUSSEN. Il est d'ailleurs difficile de démêler l'action propre de l'une et de l'autre, la culture de la vigne étant

liée à des conditions climatiques précises dont les secteurs méditerranéens fixent la limite.

Si l'on ne considère que la limite méditerranéenne, on constate que l'espèce la franchit peu. Pourtant un certain nombre de cas faisant exception sont à signaler. C'est tout d'abord la présence de colonies de taille réduite dans la région des Garrigues (Hérault et Gard), secteur II B2a de FLAHAUT et GAUSSEN. Deux exemples encore plus curieux sont ceux du Massif de la Clape et du Bois de Pin mésogéen de Montauriol (Aude). Le premier est situé au lieu-dit Coffre de Puech Redon, piton calcaire surmonté de pinède, à 2 km de la mer et environné de vignes. Dans ce biotope, nous avons trouvé deux individus, dont la présence est tout à fait originale. Est-ce un vestige d'ancienne répartition ? Est-ce un apport accidentel ? Dans ce cas, comment l'espèce aurait-elle pu survivre dans des conditions aussi étroites ? Les mêmes problèmes se posent dans la pinède à Pin mésogéen de Montauriol.

Mais le cas le plus divergent de l'écologie de l'espèce que nous avons définie, est celui des Albères. SACCHI avait déjà remarqué en 1954 la présence de l'espèce sur la côte, entre Banyuls et Argelès. Une étude particulière a confirmé ses résultats. Cette région surchauffée et ventée est bien connue pour son aridité extrême au niveau de la mer, seules les pelouses à *Brachypodium ramosum* peuvent s'y développer. C'est dans ces biotopes extrêmement sévères que *Cepaea nemoralis* atteint le bord de mer, alors que toutes les conditions défavorables sont requises contre son installation. Un transect de la hêtraie de la Massane au rivage de Banyuls, de 800 m à 0 m d'altitude, permet de constater que la présence de l'espèce est continue. L'écologie de l'espèce ne peut être invoquée ici pour résoudre ces phénomènes. Seules des formations rudérales pourraient expliquer cette colonisation, mais ce serait faire de la loi proposée par SACCHI en 1954 une exception, puisque le cas est unique sur les 250 km de côte de notre étude.

#### CONCLUSION — DISCUSSION

Le choix d'une méthode phytoécologique pour décrire les milieux occupés par *C. nemoralis*, permet de tenir compte de nombreuses variables auxquelles l'espèce peut être sensible et jusque là négligées devant leur nombre, comme le signale LAMOTTE (1966).

Avec cette méthode, il est possible de traiter un nombre très grand de données concernant l'environnement d'un Mollusque.

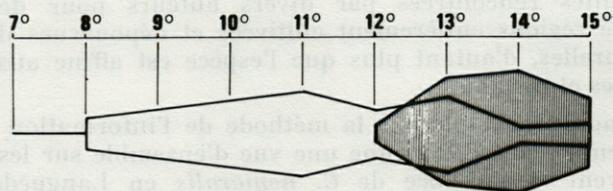
Encore faut-il que cet environnement soit quantifiable. La région méditerranéenne se prête bien à ce type d'étude, car elle présente encore beaucoup de formations naturelles. On connaît, par ailleurs, les difficultés rencontrées par divers auteurs pour décrire les milieux de régions entièrement cultivées et dépourvues de formations naturelles, d'autant plus que l'espèce est affine aux milieux hétérogènes et instables.

Une analyse simple par la méthode de l'information mutuelle est un premier pas. Elle donne une vue d'ensemble sur les facteurs qui motivent la présence de *C. nemoralis* en Languedoc et en Roussillon. Si le choix de l'analyse est arbitraire, puisqu'il conduit à étudier chaque variable isolément, en ne tenant compte que de la présence ou l'absence d'une espèce, il permet toutefois de dégager rapidement les principales caractéristiques écologiques d'un mollusque sur une grande aire géographique.

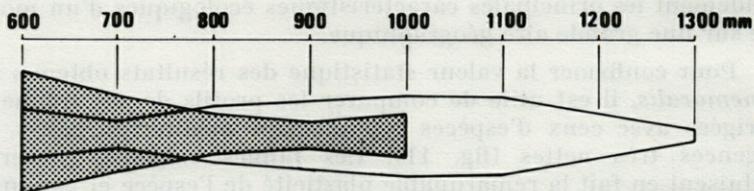
Pour confirmer la valeur statistique des résultats obtenus avec *C. nemoralis*, il est utile de comparer les profils de ses fréquences corrigées avec ceux d'espèces typiquement méditerranéennes, aux exigences très nettes (fig. 11). Les faibles exigences observées traduisent en fait la remarquable plasticité de l'espèce et expliquent son adaptation au midi de la France où elle atteint sa limite méridionale d'extension (LAMOTTE, 1951). Cette limite, qui suit grossièrement la limite méditerranéenne proposée par FLAHAUT et GAUSSEN (1948), est liée principalement aux variables climatiques locales. A ces variables prépondérantes s'ajoutent l'action d'autres variables, liées ou non, qui complètent l'éventail de conditions offertes au peuplement de l'espèce. Ainsi agissent les caractéristiques de la végétation et la présence de litière d'une part, et d'autre part la situation géographique. En dehors de ces « macro-facteurs » dont la valeur statistique est élevée, il faut tenir compte des autres facteurs à valeur statistique faible, tels les facteurs édaphiques et topographiques. Ceux-ci n'agissent que ponctuellement pour les cas extrêmement défavorables de leurs états. Ces variables, discrètes, faussent donc très souvent la valeur donnée aux « macro-facteurs » par l'analyse. Ainsi par exemple, seuls les pH de l'ordre de 4 limitent en quelques points la présence de *C. nemoralis*, qui se cantonne en compensation près des sources artificielles de calcaire : revêtement routier, ouvrage en béton, dépôt des ponts et chaussées, etc. Cet exemple souligne la difficulté de donner une valeur limite à l'action des variables sur la présence d'un Gastéropode, surtout lorsqu'on travaille à petite échelle.

D'autres problèmes se posent si l'on cherche la signification des exigences démasquées par la méthode phytoécologique. En ce qui concerne les facteurs climatiques, dont le contrôle est aisé dans les élevages expérimentaux en enceinte thermostatée, on peut rappo-

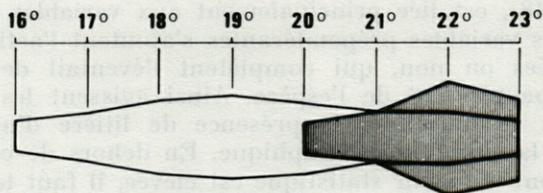
Température moyenne annuelle en °C.



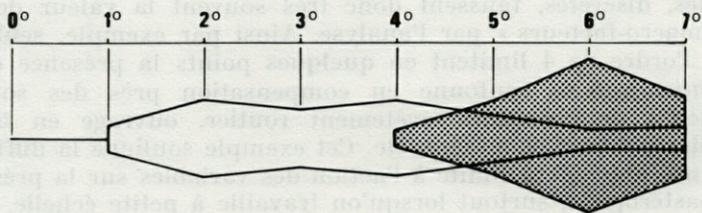
Précipitations moyennes annuelles en mm



Température moyenne du mois le plus chaud en °C.



Température moyenne du mois le plus froid en °C.



 *Cepaea nemoralis*

 *Eobania vermiculata*

 *Rumina decollata*

Saison sèche selon Bagnouls et Gausson

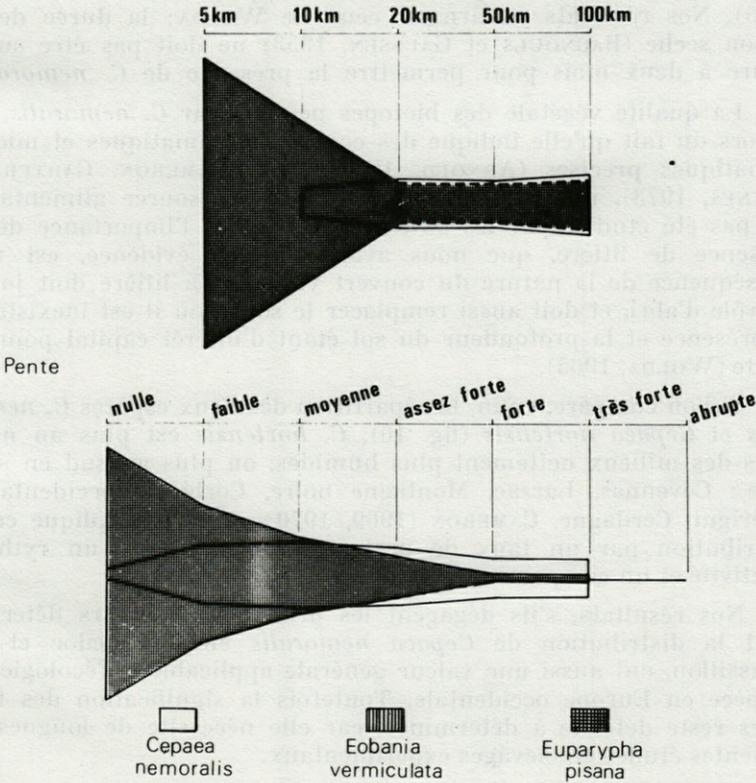
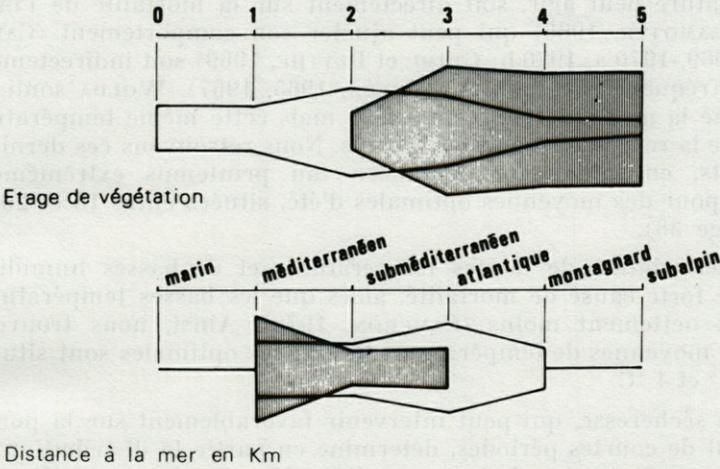


FIG. 11 a et b. — Profils écologiques comparés de *C. nemoralis* et d'espèces méditerranéennes ayant des exigences accusées.

cher les résultats obtenus par plusieurs auteurs. L'influence de la température peut agir, soit directement sur la mortalité de l'individu (LAMOTTE, 1966) qui peut ajuster son comportement (CAMERON, 1969, 1970 a, 1970 b; GRIME et BLYTHE, 1969) soit indirectement sur la fréquence des pontes (WOLDA, 1965, 1967). WOLDA souligne que l'été la mortalité est forte à 20°, mais cette même température favorise la reproduction au printemps. Nous retrouvons ces derniers résultats, en milieu méditerranéen (au printemps extrêmement court) pour des moyennes optimales d'été, situées entre 18 et 20 °C (cf. page 33).

L'association de hautes températures et de basses humidités est une forte cause de mortalité, alors que les basses températures le sont nettement moins (CAMERON, 1970). Ainsi, nous trouvons que les moyennes de températures hivernales optimales sont situées entre 2° et 4 °C.

La sécheresse, qui peut intervenir favorablement sur la ponte, pendant de courtes périodes, détermine en partie la distribution de l'espèce par le nombre de jours possibles de ponte des œufs (WOLDA, 1965). Nos résultats confirment ceux de WOLDA; la durée de la saison sèche (BAGNOULS et GAUSSEN, 1953) ne doit pas être supérieure à deux mois pour permettre la présence de *C. nemoralis*.

La qualité végétale des biotopes peuplés par *C. nemoralis*, en dehors du fait qu'elle indique des conditions climatiques et micro-climatiques précises (ARNOLD, 1968, 1969; CAMERON, CARTER et HAYNES, 1973), un certain éclaircissement et une source alimentaire, n'a pas été étudiée par les auteurs. Cependant, l'importance de la présence de litière, que nous avons mis en évidence, est une conséquence de la nature du couvert végétal. La litière doit jouer un rôle d'abri, et doit aussi remplacer le sol là où il est inexistant, la présence et la profondeur du sol étant d'intérêt capital pour la ponte (WOLDA, 1965).

Si l'on compare, enfin, la répartition des deux espèces *C. nemoralis* et *Cepaea hortensis* (fig. 10), *C. hortensis* est plus au nord dans des milieux nettement plus humides, ou plus au sud en altitude : Cévennes, Larzac, Montagne noire, Corbières occidentales, Quérigut, Cerdagne. CAMERON (1969, 1970 a, 1970 b) explique cette distribution par un taux de perte en eau différent, un rythme d'activité et un comportement adaptés.

Nos résultats, s'ils dégagent les principaux facteurs déterminant la distribution de *Cepaea nemoralis* en Languedoc et en Roussillon, ont aussi une valeur générale applicable à l'écologie de l'espèce en Europe occidentale. Toutefois la signification des facteurs reste délicate à déterminer, car elle nécessite de longues et patientes études en élevages expérimentaux.

## RÉSUMÉ

La divergence des conclusions formulées par les auteurs, sur le rôle des facteurs du milieu dans l'établissement du polymorphisme des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*, laisse supposer que la multiplicité des facteurs susceptibles d'intervenir est un obstacle à la compréhension et à l'appréhension simple des phénomènes.

Pour tenter de résoudre ce problème, une description fine des biotopes occupés par l'espèce est nécessaire. Pour ce faire, nous avons choisi une méthode empruntée aux Phytosociologues de Montpellier. Cette méthode permet un inventaire et une quantification rapide des variables constituant l'environnement du Mollusque. Ensuite, une analyse simple par les calculatrices permet un classement des variables dont au moins un état a un effet important sur le Gastéropode. Enfin en situant les réactions de *C. nemoralis*, par rapport aux réactions moyennes calculées pour un ensemble de Gastéropodes présents dans les mêmes biotopes, ont fait ressortir les variables réellement importantes pour l'espèce.

L'étude écologique porte sur la région du Languedoc Roussillon, à la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Cette situation géographique particulière, permet de savoir, qu'*a priori*, l'on est en présence de facteurs limitant la distribution des populations naturelles, donc de facteurs « clé » dans l'écologie de l'espèce.

Sur ces bases, nous avons étudié l'effet probable d'une quarantaine de variables sur la distribution de l'espèce.

Les résultats du classement montrent que seules treize variables ont un rôle déterminant dans l'écologie de *C. nemoralis*. Il s'agit des facteurs : températures et précipitations moyennes annuelles, températures moyennes estivales et hivernales, durée de la saison sèche; étagement de la végétation, nature de la formation végétale et type de peuplement des végétaux; nature et présence de la litière ainsi que nature de la pente. L'action des divers états de ces facteurs, sur la fréquence des populations, est mesurable et permet de définir avec une certaine précision les grandes lignes de l'écologie du Gastéropode.

La fréquence calculée des populations de *C. nemoralis* à l'intérieur des régions écologiques du Languedoc et Roussillon, est en accord avec la distribution naturelle des populations. Ce qui confirme la valeur statistique de la méthode, quant aux exigences

écologiques de l'espèce. Toutefois quelques exceptions à ces exigences sont encore inexplicables, notamment dans les Albères et sur la Côte Vermeille.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die voneinander abweichenden Schlussfolgerungen verschiedener Autoren über die Bedeutung von Umweltfaktoren beim Auftreten von Polymorphismus in natürlichen Populationen von *Cepaea nemoralis* lässt vermuten, dass die Vielfältigkeit der dabei zu Tage tretenden Faktoren ein einfaches Verständnis hemmt.

Um zu versuchen dieses Problem zu lösen, ist eine genaue Beschreibung der Biotope, die von dieser Art besiedelt sind, notwendig. Dazu haben wir eine Methode gewählt, wie sie die Phytosoziologen in Montpellier anwenden. Diese Methode erlaubt eine Bestandsaufnahme und eine rasche Quantifikation der Umweltvariablen der Mollusken. Danach erlaubt eine einfache Analyse durch einen Computer eine Einstufung der Variablen, von denen zumindest eine einen Einfluss auf diesen Gastropoden hat. Schliesslich, wenn Vergleiche angestellt werden zwischen den Reaktionen von *Cepaea nemoralis* und den durchschnittlichen Reaktionen, berechnet für alle Gastropoden im selben Biotop, lassen sich die wirklich wichtigen Variablen für diese Art hervorheben.

Diese oekologische Studie bezieht sich auf die Region Languedoc-Roussillon, der Grenze des Lebensraumes dieser Art. Diese besondere geographische Lage lässt a priori auf die Anwesenheit von Faktoren schliessen, die die Verbreitung der natürlichen Populationen limitieren. Es sind also « Schlüsselfaktoren » in der Oekologie dieser Art.

Mit dieser Grundlage haben wir den wahrscheinlichen Effekt von etwa 40 Variablen auf die Ausbreitung dieser Art studiert.

Die Resultate zeigen, dass nur 13 Variable eine ausschlaggebende Bedeutung haben in der Oekologie von *Cepaea nemoralis*. Es handelt sich um folgende Faktoren: Temperatur und jährliche durchschnittliche Niederschlagsmenge, Sommer- und Winterdurchschnittstemperaturen, Länge der trockenen Jahreszeit, Abstufung der Vegetation, Art der Vegetation und Typ des Pflanzenbewuchses; die Anwesenheit und die Natur des Bodengrundes und der Hangefälle. Der Effekt dieser verschiedenen Faktoren auf die Häufigkeit der Populationen ist messbar und erlaubt uns mit ziemlicher Genauigkeit die grossen Linien der Oekologie dieses Gastropoden zu definieren.

Die berechnete Frequenz der Populationen von *Cepaea nemoralis* im Innern der oekologischen Regionen des Languedoc-Roussillon steht im Einklang mit der natürlichen Verbreitung der Populationen. Es bestätigt den statistischen Wert der Methode bezüglich der oekologischen Anforderungen dieser Art. Allerdings sind einige Ausnahmen dieser Voraussetzungen noch nicht erklärbar, speziell in der Region der Albères und an der Côte Vermeille.

- ARNOLD, R.W., 1968. Climate selection in *Cepaea nemoralis* L. in the Pyrénées. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, **253** : 549-593.
- ARNOLD, R.W., 1969. The effects of selection by climate on the land snail *Cepaea nemoralis* L. *Evolution*, N.Y., **23** (3) : 370-378.
- ATLAS DU LANGUEDOC ROUSSILLON, 1973. Berger-Levrault, Edit.
- BAGNOULS F. & M. GAUSSEN, 1953. Saison sèche et indice xérothermique. E. Privat Edit., Toulouse.
- BOFILL, A., 1890. Contribution à la faune malacologique de la Catalogne. *Bull. Soc. malac. Fr., Paris*, **8** : 251-279.
- BONAVITA, A., 1962. Contribution à l'étude écologique d'*Euparypha pisana* Müller des rivages méditerranéens de la Provence. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **32** : 189-204 (suppl.).
- BONSACK, F., 1961. Information, thermodynamique, vie et pensée. Gauthiers-Villars, Edit., Paris, 191 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1915. Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Etude phytogéographique. *Thèse Doc. Fac. Sci., Montpellier*.
- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE & R. NEGRE, 1951. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Edit. C.N.R.S., 283 p.
- BRILLOUIN, L., 1959. La science et la théorie de l'information. Masson, Edit., Paris, 302 p.
- BUCQUOY, E., 1890. Mollusques terrestres du Roussillon. *Helices. Bull. Soc. scient. Nancy*, **2** (10) : 56-93.
- CAIN, A.J., J.D. CURREY, 1963. Area effects in *Cepaea*. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, **246** : 1-81.
- CAIN, A.J. & P.M. SHEPPARD, 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity Lond.*, **4** : 275-294.
- CAIN, A.J. & P.M. SHEPPARD, 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, **39** : 89-116.
- CAMERON, R.A.D., 1968. The distribution and variation of three species of land snail near Rickmansworth-Hertfordshire. *Zool. J. linn. Soc.*, **48** : 83-111.
- CAMERON, R.A.D., 1969. The survival, weight loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity. *J. Zool., Lond.*, **162** : 303-315.

- CAMERON, R.A.D., 1970a. The effects of temperature on the activity of three species of Helicid snail (Mollusca : Gastropoda). *J. Zool., Lond.*, **162** : 303-315.
- CAMERON, R.A.D., 1970b. Differences in the distributions of three species of Helicid snail in the limestone district of Derbyshire. *Proc. R. Soc., B*, **176** : 131-159.
- CAMERON, R.A.D., M.A. CARTER & F.N. HAYNES, 1973. The variation of *Cepaea nemoralis* in three pyrenean valleys. *Heredity Lond.*, **31** (1) : 43-74.
- CARTER, M.A., 1968. Area effects and visual selection in *C. nemoralis* (L.) and *C. hortensis* (L.). *Phil. Trans. R. Soc., B*, **253** : 397-441.  
C.N.R.S. Cartes de Végétation de la France au 1/200 000.
- COMPANYO, L., 1861. Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales. Imprimerie Alzine, Perpignan, 930 p.
- DAGET, Ph., M. GODRON, J. GUILLERM & al., 1970. Profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques. 14<sup>e</sup> Symposium de Phytosociologie. C.N.R.S., Montpellier.
- DIVER, C., 1939. Aspect of the study of variation in snails. *J. Conch., Lond.*, **21** : 91-141.
- DUBREUIL, E., 1869. Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Hérault. Montpellier.
- FAGOT, P., 1892. Faune malacologique terrestre et des eaux douces et saumâtres de l'Aude. *Bull. Soc. études scient. Aude*, **7** : 119-140.
- FLAHAUT, C. & M. GAUSSEN, 1948. Atlas de France.
- GERMAIN, L., 1930. Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune Fr.* **21**, 897 p. Lechevallier Edit., Paris.
- GODRON, M. 1965. Les principaux types de profils écologiques. C.E.P.E., Montpellier, 8 p.
- GODRON, M., 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Œcol. Plant.*, **3** : 185-212.
- GODRON, M. & al., 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GRIME, J.P. & G.M. BLYTHE, 1969. An investigation of the relationships between snails and vegetation at the winnats pass. *J. Ecol.*, **57** : 45-66.
- GUERRUCCI-HENRION, M.A., 1966. Recherches sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* en Bretagne. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (3) : 369-417.
- GUILLERM, J.L., 1969. Relations entre la végétation spontanée et le milieu dans les terres cultivées du Bas-Languedoc. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle Ecologie, Fac. Sci., Montpellier*, 165 p.
- GUILLERM, J.L., 1971. Profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques. *Œcol. Plant.*, **6**, 209-225.
- HARVEY, P.H., 1971. Populations of *Cepaea nemoralis* from southwestern France and northern Spain. *Heredity, Lond.*, **27** (3) : 353-363.
- LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **35** : 1-239.

- LAMOTTE, M., 1966. Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* L. *Lav. Soc. Malac. it.*, **3** : 33-73.
- SACCHI, C.F., 1954. Relations entre les groupements malacologiques terrestres et les conditions biogéographiques et biohistoriques des étangs roussillonnais. *Vie Milieu*, **5** (4) : 530-564.
- SCHILDER, F.A., 1950. Die Ursachen der Variabilität bei *Cepaea*. *Biol. Zbl.*, **69** : 79-103.
- SHIMEK, B., 1930. Land snails as indicators of ecological conditions. *Ecology*, **14** (4) : 673-686.
- TAYLOR, J.W., 1914. Land and freshwater mollusca of the British Isles. Endodontidae, Helicidae.
- WOLDA, H., 1963. Natural populations of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* L. *Archs néerl. Zool.*, **16**, 381-471.
- WOLDA, H., 1965. The effect of drought on egg production in *Cepaea nemoralis* L. *Archs néerl. Zool.*, **16** (3) : 387-399.
- WOLDA, H., 1967. The effect of temperature of the land snail *Cepaea nemoralis* L. *Evolution*, **21** (1) : 117-129.

Reçu le 12 juillet 1974.



**RECHERCHES EXPÉRIMENTALES  
SUR L'ÉVOLUTION LARVAIRE  
DE *SKRJABINGYLUS NASICOLA*  
(*NEMATODA* : *METASTRONGYLOIDEA*)  
CHEZ DEUX MOLLUSQUES TERRESTRES**

par André THÉRON  
Département de Biologie Animale,  
Centre Universitaire, F 66025 Perpignan

**ABSTRACT**

*Skrjabingylus nasicola*, a nematode parasite of the frontal sinus of Mustelids, has been found in *Mustela nivalis* from the South of France.

The extra-mammalian larval stages of *S. nasicola* develop experimentally in two terrestrial snails: *Helicella arenosa* and *Euparypha pisana*.

According to the type of vector, the length of larval development is different. This development is faster in *H. arenosa* than in *E. pisana*.

Third-stage larvae are not encysted in the intermediate host.

**INTRODUCTION**

*Skrjabingylus nasicola* (LEUCKART, 1842), est un Nématode parasite des sinus frontaux des Mustelidae, connu de diverses localités d'Europe et d'Amérique du Nord. Nous l'avons découvert chez les *Mustela nivalis* de la plaine du Roussillon, qui sont à l'état adulte parasités à 100 %.

Les travaux expérimentaux de DUBNITSKY A.A., 1956, ont montré que les premiers stades larvaires du cycle biologique de ce

Nématode évoluent chez différentes espèces de Mollusques terrestres. D'après HANSON I., 1967, des poïkylothermes et certains micro-mammifères peuvent intervenir, en tant qu'hôtes paraténiques, dans ce cycle. L'évolution des larves du 3<sup>e</sup> stade se poursuit chez le Carnivore où leur migration vers le microbiotope définitif entraîne des troubles pathologiques importants (LANKESTER M.W. et ANDERSON R.C., 1971).

Nous avons recherché les modalités du développement larvaire de *S. nasicola* chez deux Gastéropodes terrestres : *Helicella arenosa* Ziegler, 1837 et *Euparypha pisana* (Müller, 1774) Germain, 1929.

## RÉSULTATS

Les adultes (1) récoltés dans les sinus frontaux, permettent par dilacération de l'utérus des femelles gravides, d'obtenir des larves infestantes en abondance (les femelles sont vivipares). Les infestations sont réalisées en réunissant, dans un cristalliseur saturé de vapeur d'eau, les larves réparties sur un papier filtre et les Gastéropodes. Après 24 heures, ces derniers sont placés dans une enceinte climatique à + 20 °C et 100 % d'humidité relative.

Des dissections à intervalles réguliers permettent de suivre l'évolution du parasite chez le vecteur.

### 1. LARVE DU 1<sup>er</sup> STADE (Fig. 1 b et c).

Les larves L<sub>1</sub> mesurent 330 μ de long et 19 μ de large; le collier nerveux est à peine ébauché, la lumière du tube digestif est très étroite.

Ces larves pénètrent dans le pied des Mollusques. La première mue n'a lieu qu'après une période de croissance où apparaissent les ébauches des systèmes génital, nerveux et excréteur. Le tube digestif distendu est rempli de nombreuses granulations très réfringentes. Après 8 jours, la larve mesure 515 μ de long.

(1) Mentionnons à ce propos que les Nématodes adultes sont porteurs dans l'ensemble de leurs tissus, d'un pigment rouge vif qui ne se trouve pas chez les larves. Une analyse spectrophotométrique en lumière visible de ce pigment en solution saline nous a montré un pic important à 413 mμ et deux pics d'absorption plus faible à 450 et 576 mμ. Le premier de ces pics ou bande de Soret est caractéristique des porphyrines et l'ensemble du spectre est analogue à celui d'une solution d'hémoglobine diluée. Le pigment rouge de *S. nasicola* est donc de nature hémoglobinique.

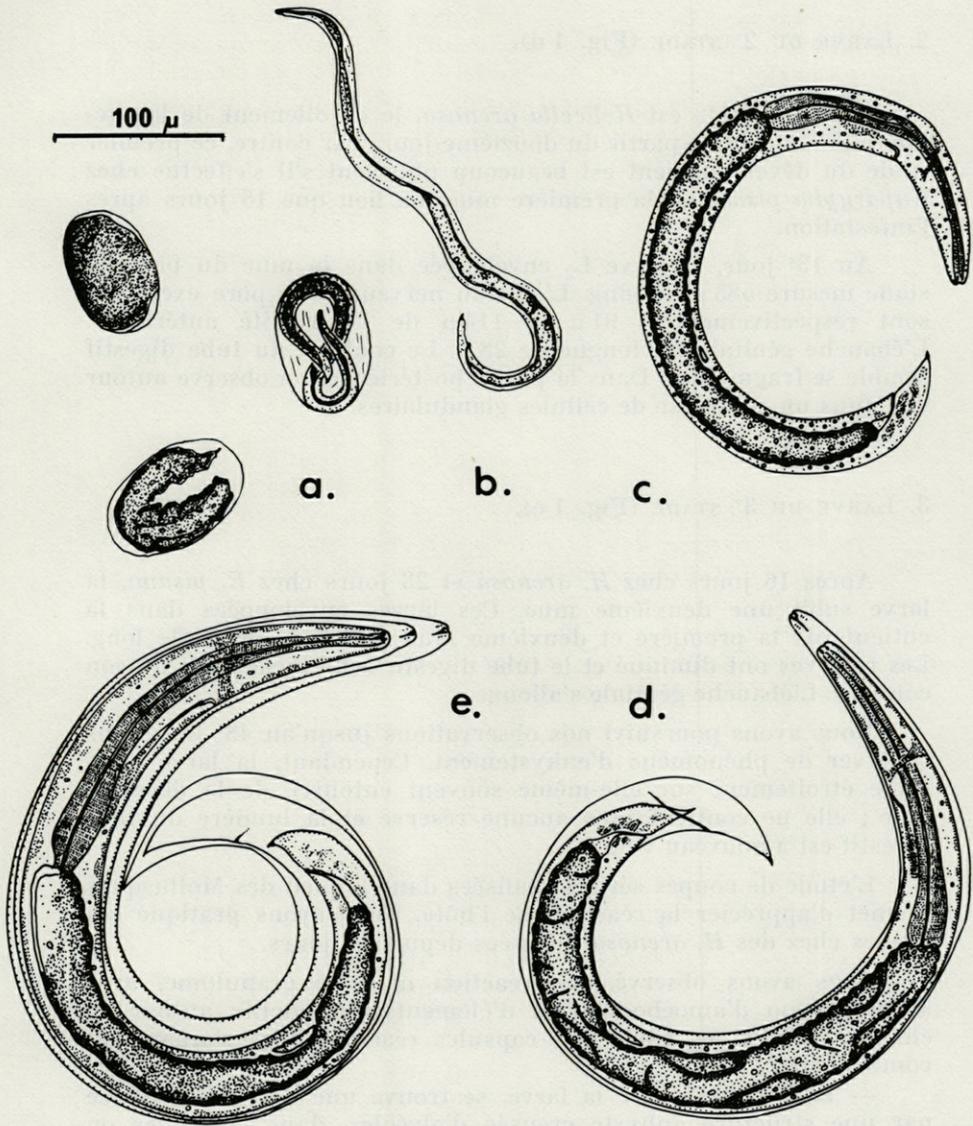


FIG. 1. — *Skrjabinngylus nasicola* (Leuckart, 1842). Evolution larvaire chez *Helicella arenosa*. a : œufs à des stades différents du développement; b : larve L<sub>1</sub> libre; c : larve du premier stade L<sub>1</sub> huit jours après l'infestation du Mollusque; d : L<sub>2</sub> douze jours après l'infestation; e : L<sub>3</sub> seize jours après l'infestation.

## 2. LARVE DU 2° STADE (Fig. 1 d).

Lorsque l'hôte est *Helicella arenosa*, le décollement de la première mue débute à partir du douzième jour. Par contre, ce premier stade du développement est beaucoup plus lent s'il s'effectue chez *Euparypha pisana* et la première mue n'a lieu que 18 jours après l'infestation.

Au 13<sup>e</sup> jour, la larve L<sub>2</sub> enveloppée dans la mue du premier stade mesure 585  $\mu$  de long. L'anneau nerveux et le pore excréteur sont respectivement à 91  $\mu$  et 114  $\mu$  de l'extrémité antérieure. L'ébauche génitale est longue de 28  $\mu$ . Le contenu du tube digestif semble se fragmenter. Dans la partie postérieure, on observe autour de l'anus un complexe de cellules glandulaires.

## 3. LARVE DU 3° STADE (Fig. 1 e).

Après 16 jours chez *H. arenosa* et 23 jours chez *E. pisana*, la larve subit une deuxième mue. Ces larves enveloppées dans la cuticule de la première et deuxième mue mesurent 660  $\mu$  de long. Les réserves ont diminué et le tube digestif semble se vider de son contenu. L'ébauche génitale s'allonge.

Nous avons poursuivi nos observations jusqu'au 48<sup>e</sup> jour sans observer de phénomène d'enkystement. Cependant, la larve s'enroule étroitement sur elle-même souvent entourée de la dernière mue ; elle ne contient plus aucune réserve et la lumière du tube digestif est à nouveau vide.

L'étude de coupes sériées réalisées dans le pied des Mollusques permet d'apprécier la réaction de l'hôte. Nous avons pratiqué ces coupes chez des *H. arenosa* infestées depuis 21 jours.

Nous avons observé une réaction de type granulome, avec accumulation d'amoebocytes et d'éléments conjonctifs autour de chaque larve. A ce stade, ces capsules réactionnelles s'organisent comme suit :

— au centre, contre la larve, se trouve une zone caractérisée par une structure anhyste creusée d'alvéoles, dans lesquelles on peut voir une substance amorphe ayant la même affinité pour le bleu d'aniline que le contenu intestinal de la larve. Dans cette zone, qui semble résulter de l'activité trophique de la larve, ont pénétré quelques noyaux turgescents et dégénératifs ;

— à la périphérie, on observe une zone représentée essentiel-

lement par une accumulation importante de noyaux amoebocytaires. Ces noyaux ne semblent pas montrer de caractères pathologiques; près de la zone centrale, ils s'orientent tangentiellement à celle-ci.

Cet agglomérat d'amoebocytes, au fur et à mesure de sa croissance repousse à la périphérie les fibres conjonctives voisines. Ces fibres se tassent les unes contre les autres sans toutefois individualiser la capsule réactionnelle.

## DISCUSSION

*H. arenosa* et *E. pisana* sont des hôtes expérimentaux nouveaux pour le développement larvaire de *S. nasicola*. Il est intéressant de souligner, que pour des conditions expérimentales en totalité identiques, la vitesse du développement est différente chez ces deux vecteurs.

L'évolution chez *H. arenosa* est plus rapide que chez *E. pisana*, mais moins toutefois que chez *Agriolimax reticulatus* d'après les observations de DUBNITSKY comme en témoigne le tableau suivant :

Mollusque vecteur	Première mue	Deuxième mue
<i>A. reticulatus</i>	8 jours	15 jours
<i>H. arenosa</i>	12 jours	16 jours
<i>E. pisana</i>	18 jours	23 jours

Soulignons enfin, que contrairement à DUBNITSKY, nous n'avons pas observé d'enkystement des larves chez l'hôte intermédiaire mais seulement des capsules réactionnelles non individualisées par une paroi kystique.

## RÉSUMÉ

*Skrjabingylus nasicola*, Nématode parasite des sinus frontaux de Mustelidés, a été trouvé chez *Mustela nivalis* dans le Midi de la France.

Les stades larvaires extramammaliens de *S. nasicola* évoluent

expérimentalement chez deux Mollusques terrestres : *Helicella arenosa* et *Euparypha pisana*.

La durée du développement larvaire est différente suivant le vecteur. Celle-ci est plus rapide chez *H. arenosa* que chez *E. pisana*.

Les larves du 3<sup>e</sup> stade ne sont pas enkystées chez l'hôte intermédiaire.

### ZUSAMMENFASSUNG

*Skrjabinogylus nasicola*, schmarotzender Nematode aus den frontalen Stirnhöhlen der Musteliden, wurde in Süd-Frankreich bei *Mustela nivalis* entdeckt.

Die bei Säugetieren nicht vorkommenden Larvalstadien entwickeln sich experimentell in zwei terrestrischen Mollusken : *Helicella arenosa* und *Euparypha pisana*. Die larvale Entwicklungsdauer verläuft schneller bei *H. arenosa* als bei *E. pisana*. Die Larven des dritten Stadiums verkapseln sich nicht im Zwischenwirt.

### BIBLIOGRAPHIE

- DUBNITSKY, A.A., 1956. A study of the life cycle of the Nematode *Skrjabinogylus nasicola*, a parasite of the frontal sinus of furbearing animals of the marten family (in Russian). *Karakule. Zverov.*, **9** : 59-61.
- HANSON, I., 1967. Transmission of the parasitic nematode *Skrjabinogylus nasicola* (Leuckart, 1842) to species of *Mustela* (Mammalia). *Oikos*, **18** : 247-252.
- LANKESTER, M.W. & R.C. ANDERSON. The route of migration and pathogenesis of *Skrjabinogylus* spp. (Nematoda : *Metastrongyloidea*) in Mustelids. *Can. J. Zool.*, **49** : 1283-1293.

Reçu le 14 janvier 1975.

ÉTUDE DU CYCLE BIOLOGIQUE  
DE *BLASTOPHAGUS PINIPERDA* L.  
(COL. SCOLYTIDES) DANS LA NATURE.

I. — ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION DES STADES LARVAIRES  
ET NYMPHAUX DANS LA RÉGION TOULOUSAINNE

par D. LARROCHE

Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé, B.P. 812

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier, 31000 Toulouse

ABSTRACT

Larval and nymphal stages of *Blastophagus piniperda* were collected from under the bark of pine trees and adults either from cages or from infected trees enclosed in a sleeve. The results are described in terms of the evolution of the larval and nymphal stages of this insect in the Bouconne forest.

Des études antérieures nous ont permis de montrer le rôle important joué par *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytides) dans le dépérissement du peuplement de pins maritimes de la forêt de Bouconne (région toulousaine) (LARROCHE, 1971; LARROCHE et TOROSSIAN, 1971; ALAUZET, LARROCHE et TOROSSIAN, 1971; LARROCHE, 1972; LARROCHE, 1973).

Bien que de nombreux auteurs parmi lesquels PERRIS (1855), FEYTAUD (1927), BARBEY (1925), NAEGELI (1928), SAALAS (1949), MASUTTI (1959), CHARARAS (1962), TURCEK (1964), MAJEWSKI (1965), SROT (1966 et 1968), aient contribué à l'étude biologique de

*Blastophagus piniperda*, il nous a paru intéressant de préciser son cycle évolutif dans les conditions naturelles propres à la région toulousaine; on sait d'après HENRY (1944), MOUTTAPA (1960), MALLET et LIWERANT (1956), que ce milieu forestier très particulier se caractérise par l'alternance des influences climatiques méditerranéennes et atlantiques.

Nous avons constaté, comme les auteurs précédemment cités, que la femelle de *Blastophagus piniperda* dépose ses œufs dans des encoches creusées dans les parois latérales d'une galerie longitudinale simple, caractéristique de l'espèce. Après l'éclosion, les jeunes larves quittent les encoches de ponte et creusent le liber perpendiculairement à la galerie maternelle. Très rapidement, les galeries larvaires deviennent sinueuses, s'infléchissent vers le bas ou vers le sommet de l'arbre et se croisent entre elles. Les larves âgées quittent la zone libérienne et migrent dans la partie subéro-phello-dermique où elles creusent une logette dans laquelle elles vont se nymphoser. L'étude de l'évolution des stades larvaires nécessitera donc une observation de la partie corticale des pins maritimes abritant *Blastophagus piniperda*.

### MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

Dans la forêt de Bouconne les dégâts causés par *Blastophagus piniperda* ne s'observaient dans les zones les plus ravagées que sur 4 % des pins (LARROCHE, 1971); il était donc nécessaire de repérer ces arbres dès le début de l'attaque des fûts par les adultes. La surveillance régulière de 1968 à 1970 de différents lots de 100 arbres répartis en divers points de la forêt nous a permis de déceler précocement les premiers symptômes d'attaque : apparition de la sciure dans les fissures de l'écorce ou sur le sol tout autour de l'arbre lors du forage de la galerie de ponte par la femelle. Ces arbres ainsi repérés étaient marqués et répertoriés pour qu'ils soient facilement retrouvés pour notre étude.

Pendant deux ans (1969 et 1970) ces pins ont été prélevés à raison de 4 ou 5 tous les quinze jours et ramenés au laboratoire pour y subir un écorçage complet. Compte tenu de la densité des attaques (LARROCHE, 1972) un minimum de 170 galeries maternelles a été observé pour chaque prélèvement. Les larves présentes ont été récoltées et mises dans des flacons contenant de l'alcool en vue d'une étude biométrique ultérieure pour déterminer d'une part, le nombre de stades larvaires et d'autre part, les proportions des différents stades larvaires trouvés pour chaque prélèvement.

Durant la période d'évolution larvaire, des cages éclosiers du type utilisé par d'autres auteurs (CARLE, 1968; ALAUZET, 1970) ont été remplies :

- le 16 mars et le 29 avril 1969,
- le 20 février, le 20 mars et le 20 mai 1970,

à l'aide de pins abritant *Blastophagus piniperda* et selon la méthode déjà employée pour l'étude faunistique des Scolytes de la forêt de Bouconne (LARROCHE et TOROSSIAN, 1971). Cette méthode présente cependant l'inconvénient de diminuer l'importance de l'action des facteurs climatiques (pluie, soleil...) sur les fûts. Nous l'avons donc complétée lors de nos prélèvements de l'année 1970 par des rondins de l'échantillonnage à écorcer placés dans des manchons de gaze et laissés dans la forêt suspendus à un mètre du sol. Cette expérience de contrôle permet de mettre éventuellement en évidence une action directe et instantanée des facteurs climatiques et de corriger le cas échéant les résultats obtenus dans l'expérimentation réalisée avec les cages éclosiers. Dans chaque cas (cages éclosiers, manchons) les jeunes insectes sortant des rondins sont récupérés et dénombrés à intervalles de temps réguliers. Par cette méthode, nous avons pu effectuer une étude chronologique de l'apparition des jeunes adultes et par conséquent préciser la fin de l'évolution des stades larvaires et nymphaux.

## RÉSULTATS

### 1) NOMBRE DE STADES LARVAIRES.

Les résultats obtenus par la mesure en vue dorsale de la longueur et de la largeur des capsules céphaliques de 200 larves environ provenant d'arbres prélevés en 1970 entre les mois de mars et de juin, nous permettent de tracer les histogrammes de la figure n° 1 et de déterminer ainsi le nombre de stades larvaires de *Blastophagus piniperda*.

### 2) EVOLUTION DES STADES LARVAIRES ET NYMPHAUX.

D'après les données fournies par l'écorçage du fût des pins, nous avons constaté en 1969 et 1970 qu'à partir de fin mars certaines galeries présentaient des larves. Le stade de ces larves a été déterminé par mesure de la longueur de la capsule céphalique, et

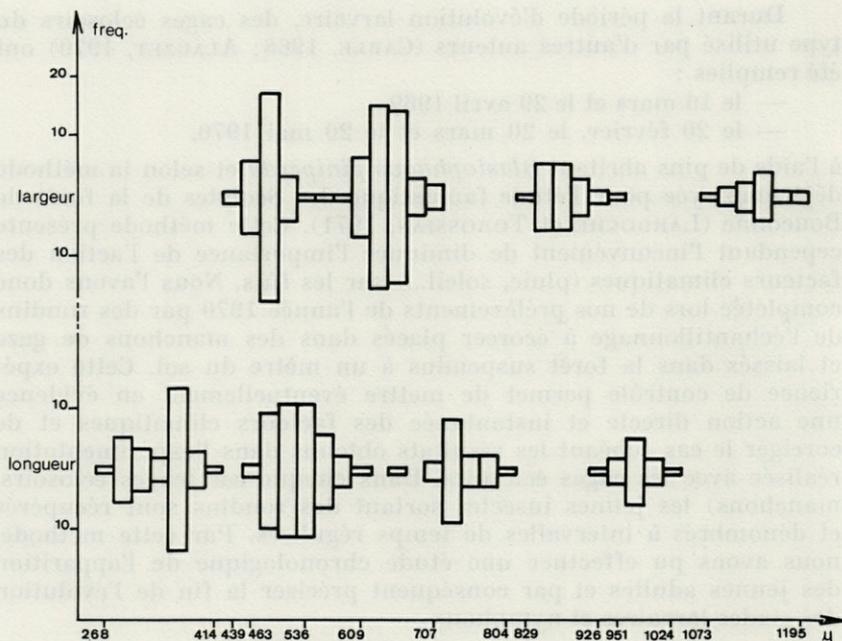


Fig. 1. — Etude biométrique de la capsule céphalique des larves de *Blastophagus piniperda* L. L'échelle des mesures en microns est portée en abscisses et celle des fréquences absolues en ordonnées.

un histogramme représentant le taux des différents stades du développement a été tracé pour chaque prélèvement de 1970 sur la figure n° 2.

Le dénombrement des jeunes imagos sortant des fûts contenus dans les trois cages éclosiers remplies en 1970 et le calcul du pourcentage cumulé des sorties, en fonction de la date, pour chaque cage, nous a permis d'établir le tableau I.

Les résultats du dénombrement des insectes récupérés dans les manchons laissés en forêt, sont reportés dans le tableau II.

A partir des résultats figurant dans les tableaux I et II nous avons tracé la figure n° 3.

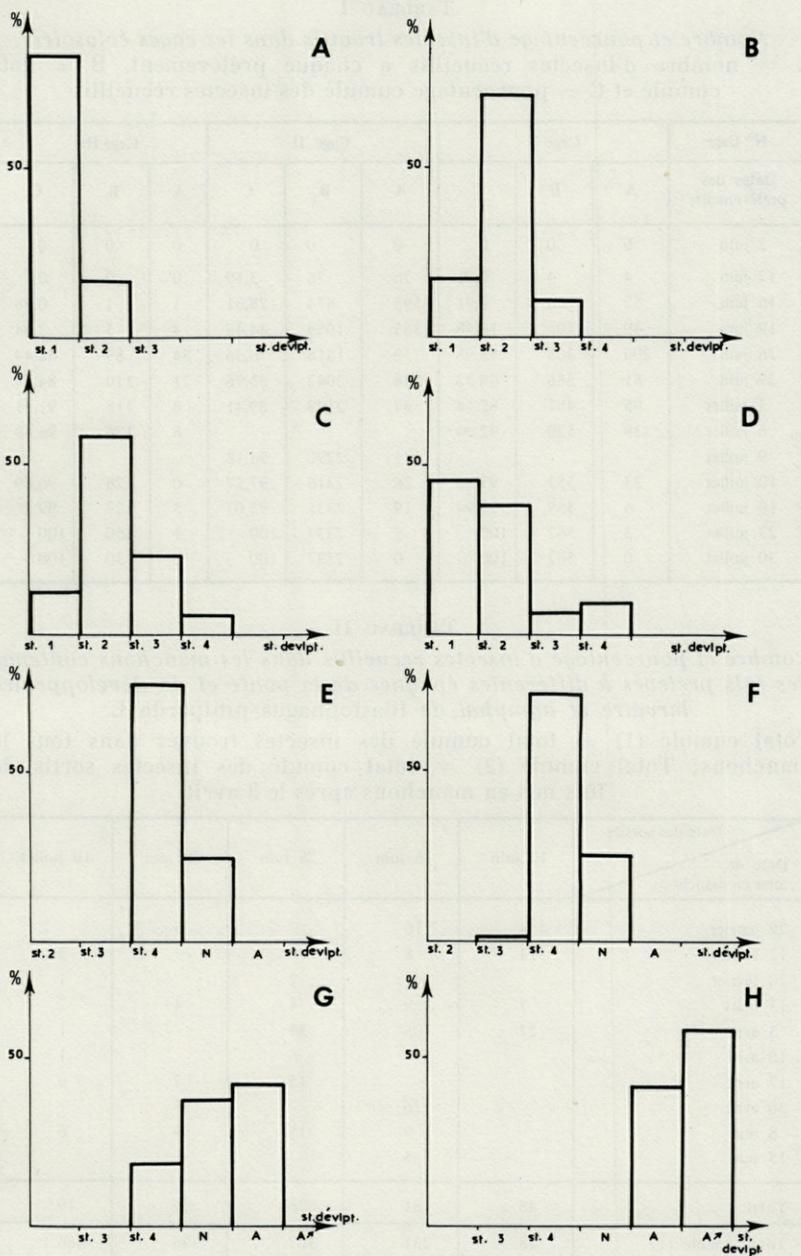


FIG. 2. — Evolution des stades du développement de *Blastophagus piniperda* L. pour l'année 1970. A, B, C, D, E, F, G, H, sont les histogrammes des prélèvements effectués le 27 mars, 17 et 30 avril, 8, 15 et 29 mai, 16 et 30 juin. En abscisses sont portés les différents stades évolutifs (St I... St IV = stades larvaires, N = nymphes, A = imago dans logette de nymphose, A♂ = adultes ayant quitté le fût) et en ordonnées la fréquence des différents stades pour chaque prélèvement.

TABLEAU I

*Nombre et pourcentage d'insectes trouvés dans les cages éclosoirs.*  
 A = nombre d'insectes recueillis à chaque prélèvement, B = total cumulé et C = pourcentage cumulé des insectes recueillis

N° Cage	Cage I			Cage II			Cage III		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
5 juin	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 juin	4	4	0,71	76	76	3,19	0	0	0
16 juin	52	56	9,91	598	674	28,31	1	1	0,76
19 juin	49	105	18,58	385	1059	44,48	4	5	3,84
26 juin	200	305	53,98	759	1818	76,36	84	89	68,44
29 juin	81	386	68,32	224	2042	85,76	21	110	84,59
3 juillet	95	481	85,14	87	2129	89,41	8	118	91,51
6 juillet	39	520	92,04				8	126	96,89
9 juillet				141	2290	96,18			
10 juillet	33	553	97,88	26	2316	97,27	0	126	96,89
18 juillet	6	559	98,94	19	2335	98,07	3	129	99,2
23 juillet	3	562	100	2	2337	100	1	130	100
30 juillet	0	562	100	0	2337	100	0	130	100

TABLEAU II

*Nombre et pourcentage d'insectes recueillis dans les manchons contenant des fûts prélevés à différentes époques de la ponte et du développement larvaire et nymphal de Blastophagus piniperda L.*

Total cumulé (1) = total cumulé des insectes trouvés dans tous les manchons; Total cumulé (2) = total cumulé des insectes sortis des fûts mis en manchons après le 3 avril

Date des sorties Date de mise en manchons	12 juin	16 juin	26 juin	29 juin	10 juillet
29 janvier	4	16		5	
12 février	14	8			2
20 février		3	2		1
13 mars	3	9	4	4	2
3 avril	27	105	34		1
10 avril			6		1
17 avril			15	7	6
30 avril		26		9	
8 mai		9	15	4	6
15 mai		5			
Total	48	181	76	29	19
Total cumulé (1)	48	231	307	336	356
% d'Insectes sortis (1)	13,44	64,68	85,96	94,08	100
Total cumulé (2)	0	41	77	97	110
% d'Insectes sortis (2)	0	36,9	69,3	87,3	100

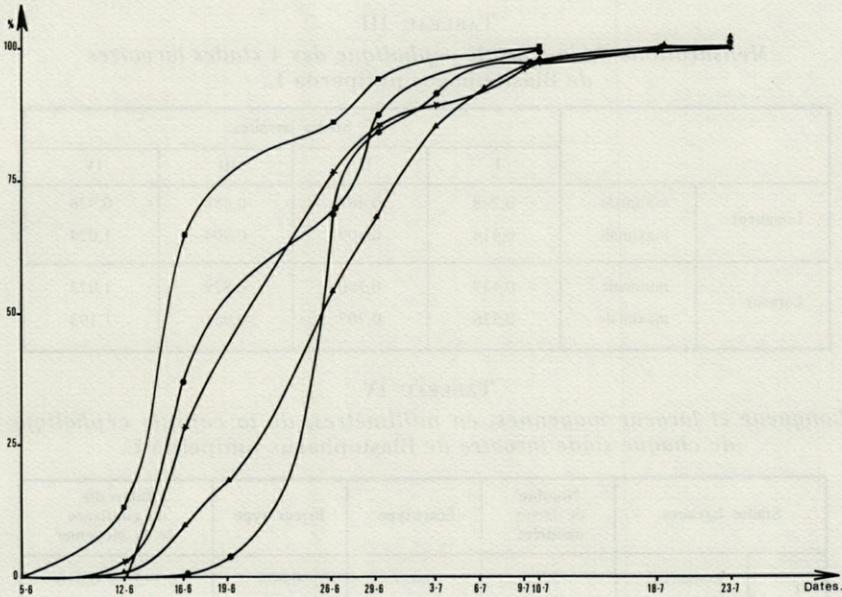


FIG. 3. — Etude de la fin du développement de *Blastophagus piniperda* L. Les courbes représentent les pourcentages cumulés des imagos recueillis dans les cages éclosiers ou les manchons entre le 5 juin et le 30 juillet : —▲— Courbe de la 1<sup>re</sup> cage remplie le 20 février, —★— Courbe de la 2<sup>e</sup> cage remplie le 20 mars, —✱— Courbe de la 3<sup>e</sup> cage remplie le 20 mai, —■— Courbe de l'ensemble des manchons, —●— Courbe des fûts mis en manchons à une date postérieure au 3 avril.

## DISCUSSION

### 1) NOMBRE DE STADES LARVAIRES.

Les histogrammes de la figure n° 1 mettent en évidence l'existence chez *Blastophagus piniperda* de quatre stades larvaires. Les longueur et largeur de chaque stade larvaire sont comprises entre les valeurs reportées sur le tableau III.

Pour chaque stade larvaire les longueur et largeur moyennes de la capsule céphalique calculées avec un coefficient de sécurité de 95 % sont figurées dans le tableau IV.

Nous remarquons une différence sensible entre les nombres de larves observées pour chaque stade : les larves des premiers stades étant plus nombreuses que celles des derniers stades. Le choix des

TABLEAU III  
*Mensurations de la capsule céphalique des 4 stades larvaires de Blastophagus piniperda L.*

		Stades larvaires			
		I	II	III	IV
Longueur	minimale	0,268	0,463	0,658	0,926
	maximale	0,414	0,609	0,804	1,024
Largeur	minimale	0,439	0,560	0,829	1,073
	maximale	0,536	0,707	0,951	1,195

TABLEAU IV  
*Longueur et largeur moyennes, en millimètres, de la capsule céphalique de chaque stade larvaire de Blastophagus piniperda L.*

Stades larvaires		Nombre de larves mesurées	Ecart-type	Erreur type	Intervalle de confiance de la moyenne
I	Longueur	57	0,037	0,005	0,345 ± 0,010
	Largeur	57	0,018	0,002	0,475 ± 0,005
II	Longueur	83	0,031	0,003	0,523 ± 0,007
	Largeur	83	0,028	0,003	0,643 ± 0,006
III	Longueur	32	0,028	0,005	0,740 ± 0,010
	Largeur	32	0,026	0,005	0,877 ± 0,009
IV	Longueur	21	0,021	0,005	0,975 ± 0,010
	Largeur	21	0,030	0,007	1,136 ± 0,014

larves mesurées ayant été fait proportionnellement au nombre de larves de chaque prélèvement, cette différence peut être considérée comme significative. Nous pouvons trouver une explication dans l'action du parasitisme s'exerçant, comme nous l'avons observé (LARROCHE, 1971), de façon très marquée sur les derniers stades larvaires.

## 2) EVOLUTION DES STADES LARVAIRES.

Bien que notre étude ait porté sur deux ans, seuls les résultats de 1970 complétés par des expériences de contrôle ont été utilisés.

L'observation des histogrammes de la figure n° 2 traduisant

les résultats des écorçages, montre que :

— l'éclosion des larves a lieu fin mars (l'histogramme A mettant en évidence la forte proportion de larves de premier stade et le faible taux de larves de deuxième stade) ;

— trois semaines plus tard, le 17 avril (histogramme B), c'est le stade larvaire II qui est prédominant; cependant, nous notons le taux non négligeable des larves du troisième stade ;

— fin avril (histogramme C) le deuxième stade larvaire est toujours dominant, le pourcentage du premier stade larvaire est plus faible, mais celui du troisième stade est plus élevé que précédemment. On constate l'apparition du quatrième stade larvaire ;

— le prélèvement du 8 mai (histogramme D) portant sur un seul arbre peut paraître aberrant car il ne correspond pas au prélèvement précédent en ce qui concerne le développement larvaire. En effet, on note une nette recrudescence du taux du premier stade larvaire et un pourcentage du quatrième stade supérieur à celui rencontré une semaine plus tôt. Ceci peut s'expliquer si l'on observe séparément les galeries trouvées sur cet arbre. On constate qu'elles ne sont pas toutes le point de départ d'un stade larvaire identique ou très voisin : les unes ont été abandonnées par les adultes et leurs larves appartiennent toutes à un stade âgé; les autres renferment encore le couple d'adultes ou uniquement la femelle : dans ce cas de jeunes larves commencent leurs galeries à la partie antérieure, alors que le stade œuf est encore présent dans la partie terminale. Nous avons donc sur le même arbre deux générations sœurs qui se côtoient. La deuxième ponte évoluera jusqu'à l'adulte car elle est déposée dans le cas présent, sur un arbre abritant déjà une première génération sœur qui, peu importante quantitativement, ne s'étend pas sur tout l'espace vital. Cette occupation partielle par la première génération sœur a eu pour conséquence d'affaiblir l'arbre (il était moribond), et d'empêcher les effets de la reprise de végétation. Il nous a paru intéressant d'isoler ce prélèvement car il met en évidence l'existence possible d'une deuxième génération sœur dans la forêt de Bouconne ;

— le 15 mai (histogramme E), le quatrième stade larvaire est le seul trouvé, mais nous remarquons que la nymphe a commencé ;

— le 29 mai (histogramme F) nous ne constatons pas de changement notable ;

— le 16 juin (histogramme G) le quatrième stade larvaire est encore rencontré, mais le taux des nymphes et des adultes prêts à émerger devient prédominant ;

— le 30 juin (histogramme H) nous ne trouvons plus de stades larvaires ni nymphaux, seuls sont présents dans leur logette de nymphe les adultes prêts à émerger alors qu'un taux important a déjà quitté le fût de l'arbre.

Le tableau I montre que l'émergence des insectes s'effectue pour les trois cages éclosiers de la mi-juin à la fin juillet avec un maximum très net fin juin. Ceci correspond aux résultats fournis par les écorçages. La différence entre les nombres d'insectes récupérés dans chaque cage tient à la variabilité en âge des arbres utilisés pour cette étude — les plus âgés présentant un nombre de galeries plus élevé (LARROCHE, 1972) et à l'action du parasitisme pour la cage III.

Les courbes de la figure n° 3 montrent, avec l'émergence des jeunes adultes, la fin du développement larvaire et nymphal. Elles représentent les pourcentages cumulés des insectes sortis de chaque cage et de l'ensemble des manchons en fonction des dates. La courbe de la cage III (cage remplie la dernière), est celle qui se rapproche le plus des résultats donnés par les écorçages : émergence maximum située entre le 19 juin et le 6 juillet. Cette émergence est rapide et se traduit par une montée brusque de la courbe. Nous retrouvons une même forme pour la courbe de l'émergence de la totalité des manchons, mais elle est bien plus avancée dans le temps (entre le 12 juin et le 26 juin). Les manchons auraient tendance à rendre l'émergence plus précoce, ce d'autant plus qu'ils sont plus anciens.

Si nous observons sur la figure n° 3 la courbe des pourcentages cumulés des sorties d'insectes pour les manchons postérieurs au 3 avril, nous constatons un déplacement de celle-ci vers la droite par rapport à la courbe de tous les manchons, elle se rapproche donc des courbes représentant les sorties des cages. La cage II présente une courbe intermédiaire entre celle des manchons et celle de la cage III. Mais cette cage II est de conception différente des cages I et III, elle possède un système de chicanes permettant une large aération tout en maintenant une obscurité interne. Toutefois, cette cage remplie le 20 mars et la cage I remplie le 20 février semblent étaler dans le temps l'émergence des adultes.

En observant les courbes des cages II et III, pour des taux supérieurs à 85 %, nous remarquons une inflexion qui correspondrait à la sortie des insectes de la deuxième génération sœur dont nous avons observé le point de départ lors de l'écorçage du prélèvement du 8 mai. Cette inflexion est également bien visible sur la courbe des pourcentages cumulés des fûts mis en manchons à une date postérieure au 3 avril (les femelles qui viennent de quitter les galeries de la première ponte, ont la possibilité à partir de cette date d'effectuer une nouvelle ponte (LARROCHE, 1971). De plus, en ne prenant pas les manchons antérieurs au 3 avril nous supprimons dans le décompte final un nombre important de scoytes de la première génération sœur. Il en résulte que comparativement le taux d'insectes de la deuxième génération sœur sera plus

élevé que pour la courbe de la totalité des manchons où il ne transparaît pratiquement pas. L'existence de cette deuxième génération sœur a été également observée dans la forêt de Bouconne en 1972 par BLANC. Il est à noter que bien que commençant par la ponte avec 2 à 3 mois de retard sur la première génération sœur, la deuxième ne se termine avec l'émergence des adultes que 3 à 4 semaines après. Il existe un rattrapage partiel dû à une évolution des différents stades de développement plus rapide avec des températures plus élevées (LARROCHE, 1971).

Si nous ne tenons compte que de chaque génération sœur prise séparément, il semblerait que l'émergence des adultes soit soumise à l'influence des facteurs climatiques. Mais la variation entraînée par ceux-ci dans les différentes courbes de la figure n° 3, ne dépasse guère la semaine et se traduit par une apparition plus ou moins étalée des émergents.

#### CONCLUSION

Nos prélèvements réalisés avec des intervalles de 15 jours nous ont permis de suivre le développement de *Blastophagus piniperda* dans son ensemble et de le situer dans le temps. Ainsi nous avons constaté que durant nos deux années d'observation, les stades larvaires et nymphaux n'étaient présents sur les fûts des pins maritimes que durant la période printanière (de fin mars à début juin). Ceci prouve qu'en forêt de Bouconne, cet insecte ne présente qu'une seule génération annuelle, pouvant dans certains cas résulter de la succession de deux cycles de ponte de la part des femelles parentales. Les œufs déposés lors du deuxième cycle de ponte, peu nombreux dans les conditions climatiques de Bouconne, donnent des larves qui ne peuvent évoluer normalement que sur des arbres auparavant affaiblis par la première génération sœur ou par tout autre ravageur ou parasite.

La fin du développement marquée par la sortie des jeunes imagos qui ne pourront être observés sur les fûts pendant plus de 6 mois, nous conduit à envisager l'étude du nouveau biotope et le devenir des *Blastophagus piniperda* adultes après leur émergence.

## RÉSUMÉ

L'étude des stades larvaires et nymphaux de *Blastophagus piniperda* trouvés par écorçage sur le fût des pins pour chaque prélèvement, ainsi que le relevé des sorties des adultes des cages éclosiers et des manchons de gaze où étaient stockés des arbres infestés naturellement, permettent de définir l'évolution des stades larvaires et nymphaux de cet insecte dans la forêt de Bouconne.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Studie der larvalen und nymphalen Stadien von *Blastophagus piniperda* erlaubt, die Entwicklung derselben im Walde von Bouconne zu definieren. Für die Proben wurden die larvalen und nymphalen Stadien durch Abschälen der Rinde der Pinien gesammelt und die adulten Tiere beim Verlassen der Schlüpfkasten und der von Gazemuffen umgebenen natürlich befallenen Bäume registriert.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALAUZET, C., 1970. Cycle biologique de *Pissodes notatus* dans la région toulousaine. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse.*
- ALAUZET, C., D. LARROCHE & C. TOROSSIAN, 1971. Etude du dépérissement des pins maritimes dans la forêt domaniale de Bouconne (Haute-Garonne). Communication au 96<sup>e</sup> Congrès des Sociétés Savantes de Toulouse.
- BARBEY, A., 1925. *Traité d'Entomologie forestière.* Berger-Levrault édit., Paris, 2<sup>e</sup> édition.
- BLANC, M., 1972. Etude de l'Entomofaune des pins maritimes de la forêt de Bouconne. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse.*
- CARLE, P., 1968. Le dépérissement du pin maritime dans le Var. Epidémiologie. Symptomalogie. Cause primaire. *Revue for. fr.*, 3 : 185-203.
- CHARARAS, C., 1962. Scolytes des conifères. P. Lechevalier édit., Paris.
- FEYTAUD, J., 1927. Les insectes parasites du pin. Les Hylésines ou Myélophiles (*Myelophilus piniperda* L. et *Myelophilus minor* Hartig). *Revue Zool. agr. appl.*, 8 : 113-121.

- HENRY, S., 1944. La forêt de Bouconne. Etude de Géographie historique, Toulouse.
- LARROCHE, D., 1971. Importance et cycle biologique de *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytides) dans la forêt de Bouconne. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse*.
- LARROCHE, D. & TOROSSIAN, 1971. Etude de la faune des Scolytes des pins maritimes de la forêt de Bouconne. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, **107** (1, 2) : 312-315.
- LARROCHE, D., 1972. Etude de la répartition des galeries de *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytides) sur le fût des jeunes pins maritimes de la forêt de Bouconne (Haute-Garonne). *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, **108** (1, 2) : 287-293.
- LARROCHE, D., 1973. Etude des facteurs ayant permis l'invasion de *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytides) en forêt de Bouconne. *Revue for. fr.*, **25** : 293-297.
- MAJEWSKI, Z., 1965. Observations sur *Blastophagus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytidae) au moment où il quitte ses abris d'hiver. *Sylvan*, **109** : 33-36.
- MALLET, J. & LIWERANT, 1956. Bouconne, chênaie dégradée du pays toulousain. *Revue for. fr.*, **11** : 725-746.
- MASUTTI, L., 1959. Pinete dei litorali e *Blastophagus piniperda* L. una difficile convivenza. *Monti Boschì*, **20** : 15-27.
- MOUTTAPA, F., 1960. La forêt de Bouconne. Relations entre le sol et la végétation. *Bull. Ser. Carte phytogéogr.*, **6** (1) : 5-75.
- NAEGELI, W., 1928. Observations sur les couloirs de ponte de l'Hylésine du pin *Myelophilus piniperda* L. *J. for. suisse, Berne*, **3** : 68-72.
- PERRIS, E., 1855. Histoire des insectes du pin maritime. *Annls Soc. ent. Fr.*, 3<sup>e</sup> sér., **4** : 208-222.
- SAALAS, U., 1966. Suomen metsähyönteiset sekä muut metsälle vahingolliset ja hyödylliset eläimet. 719 p. Porvoo, édit. Helsinki.
- SROT, M., 1966. Nové poznarky o zakla dani sesterkého lykohuba sosnového (*Myelophilus piniperda* L.) v borovych porostech v ceskych zemich. *Lesn. Casn.*, **12** : 563-576.
- SROT, M., 1968. Contribution à la bionomie de *Myelophilus piniperda* L. et nouvelles méthodes de lutte chimique contre les insectes nuisibles. *Lesn. Casn.*, **14** : 375-390.
- TURCEK, F.J., 1964. Betrachtungen über Zuwachsverlust an Jungkiefern durch den Ernährungsfrass des grossen Waldgärtners *Myelophilus piniperda* L. (Col. Scolytidae). *Z. angew. Ent.*, *Hamburg*, **54** (3) : 310-315.

Reçu le 25 juin 1974.

- HENRY, S. 1944. La forêt de Bouconne. Etude de Géographie Historique. Louvain.
- LAMONTE, D. 1971. Importance et cycle biologique de *Metopium* pluricaule L. (Omb. Scrophilac) dans la forêt de Bouconne. Thèse de Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- LAMONTE, D. & LAMONTE, 1971. Etude de la forêt de Bouconne des pins maritimes de la forêt de Bouconne. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 107 (1-2) : 313-315.
- LAMONTE, D. 1973. Etude de la répartition des espèces de *Metopium* pluricaule L. (Omb. Scrophilac) sur le sol des forêts pins maritimes de la forêt de Bouconne (Haute-Garonne). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 108 (1-2) : 287-293.
- LAMONTE, D. 1975. Etude des facteurs ayant permis l'extension de *Metopium pluricaule* L. (Omb. Scrophilac) en forêt de Bouconne. Revue For. Fr. 25 : 285-297.
- MAZUREK, A. 1965. Observations sur *Metopium pluricaule* L. (Omb. Scrophilac) au moment où il quitte ses stades d'hiver. Sylwan 109 : 23-30.
- MERCIER, A. & LAMONTE, 1950. Bouconne, chaîne dégradée du pays bouconnois. Revue For. Fr. 11 : 225-240.
- MERCIER, J. 1950. Points de floraison et répartition géographique L. dans l'histoire contemporaine. Revue For. Fr. 11 : 23-27.
- MERCIER, J. 1950. La forêt de Bouconne. Relations entre le sol et la végétation. Bull. Soc. Géogr. Bot. Fr. 6 (1) : 5-75.
- NEUBERT, W. 1938. Observations sur les colonies de ponte de *Metopium pluricaule* L. A. For. Suisse, Berna 3 : 68-73.
- PERROT, L. 1955. Histoire des insectes de pin maritimes. Ann. Soc. Ent. Fr. 7 (2) : 208-232.
- PERROT, L. 1960. *Stenomacrus melanocephalus* ssp. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae) et sa répartition en France. Bull. Hist. Nat. Toulouse 106 (1-2) : 1-11.
- PERROT, L. 1960. *Stenomacrus melanocephalus* ssp. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae) et sa répartition en France. Bull. Hist. Nat. Toulouse 106 (1-2) : 1-11.
- PERROT, L. 1962. Contribution à la biologie de *Metopium pluricaule* L. et nouvelles méthodes de lutte chimique contre les insectes nuisibles. Ann. Soc. Ent. Fr. 7 (2) : 233-250.
- PERROT, L. 1964. Beitrage über *Stenomacrus* an *Pinus maritima* durch den Entomologen des grossen Weidwirts Metopium pluricaule L. (Omb. Scrophilac). X. Jahres. Ber. Weidwirts. 54 (3) : 310-312.

## CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES SIPHONAPTÈRES DE CATALOGNE FRANÇAISE ET ESPAGNOLE

par J.C. BEAUCOURNU \* et J. GOSALBEZ \*\*

\* *Section d'Epidémiologie du Laboratoire de Parasitologie,  
Prof. J.M. DOBY, Faculté de Médecine, 35000 Rennes,  
U.E.R. « Santé dans la Collectivité ».*

\*\* *Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Barcelone, Espagne*

### ABSTRACT

Forty species or sub-species of fleas were recorded in Catalonia, six being new for Spain. Probably about thirty more species could be discovered.

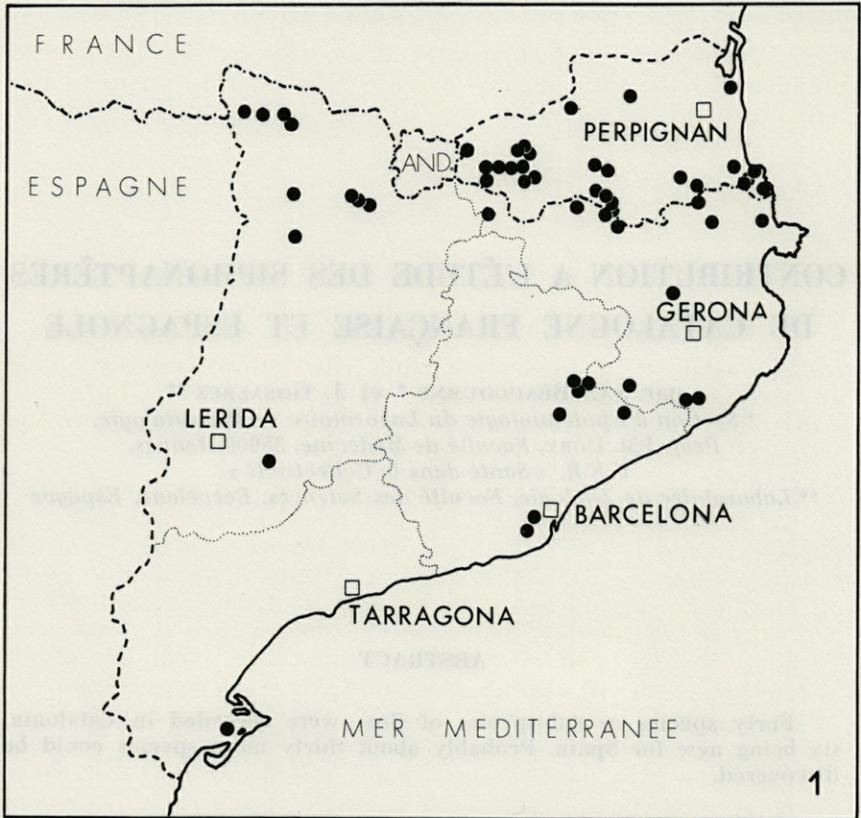
Ce travail (1) présente le résultat des investigations des auteurs dans la partie nord-est de l'Espagne et la partie adjacente française sur les Siphonaptères de micromammifères (2).

Le territoire couvert par nos recherches correspond, en fait, à la Catalogne : nous y avons donc fait figurer, pour l'Espagne, les récoltes effectuées dans les provinces de Lerida, Gerona, Barcelona et Tarragona ; pour la France, celles du seul département des Pyrénées-Orientales.

Bien que nos récoltes aient presque uniquement porté sur les puces de micromammifères terrestres, nous pensons qu'il est préfé-

(1) Travail effectué avec la participation financière de l'INSERM (C.R.L., n° 73.1.039.3).

(2) Nous devons remercier ceux de nos collègues qui ont bien voulu, au cours d'autres recherches, nous prélever des Siphonaptères dans cette région : Mlle CLERC, MM. BERNARD, FORMIC, JOURDANE et RIOUX.



CARTE 1. — Prélèvements personnels de Siphonaptères en Catalogne.

nable d'inclure dans cette note toutes les données dont nous disposons (bibliographiques ou personnelles) concernant les espèces parasites d'autres groupes animaux : carnivores, chiroptères et oiseaux.

La majorité des Siphonaptères concernant la partie française de la Catalogne a déjà été signalée dans diverses publications (ROTHSCHILD, 1911; JORDAN, 1951; THÉODORIDÈS, 1954; CARON et JARRY, 1956; SMIT, 1960; BEAUCOURNU et RAULT, 1962; CLERC, 1967; LUMARET et LUMARET, 1970; BEAUCOURNU, 1971; BEAUCOURNU et LUMARET, 1972; BEAUCOURNU, 1973 a; 1973 b; 1973 c et 1974). Nous redonnerons ici ces références : d'une part il y a une unité certaine avec la faune catalane espagnole et cela peut montrer les espèces à rechercher sur le versant ibérique, d'autre part, nombre de stations ne figurent pas, ou seulement de façon imprécise, dans les publications antérieures.

Pour la partie espagnole, les travaux sont nettement moins abondants (CARTAÑA CASTELLA et GIL COLLADO, 1934; GIL COLLADO, 1934; BALCELLS, 1956; SMIT, 1960; BEAUCOURNU, 1967 et 1973 b).

Avec la présente note, 40 espèces et sous-espèces sont connues de Catalogne tant espagnole que française, dont 10 signalées pour la première fois de cette région; 6 sont citées pour la première fois d'Espagne.

#### Famille PULICIDAE

Cinq espèces sont connues de Catalogne : *Pulex irritans* L., *Xenopsylla cheopis* (Rothschild 1903), *Archaeopsylla erinacei* (Bouché 1835), *Ctenocephalides f. felis* (Bouché 1835), *C. canis* (Curtis 1826). Notons l'absence, certainement provisoire, de *Spilopsyllus cuniculi* (Dale 1878) inféodé au lapin : de toutes manières l'étude de la répartition des diverses puces de cet animal est à faire, non seulement dans toute la zone ibérique, mais aussi dans toute son aire méditerranéenne de répartition.

Deux espèces seulement appellent quelques commentaires :

*X. cheopis*, puce des rats, est surtout célèbre par son rôle dans l'épidémiologie de la peste. Elle n'est encore signalée, pour la Catalogne, que de Barcelona, et n'a été trouvée que sur des rats de la ville ou des navires. Elle représente (CARTAÑA CASTELLA et GIL COLLADO, 1934) l'espèce la plus abondante sur ces rongeurs, particulièrement pendant l'été : au total 1985 exemplaires, sur 4992 puces, en furent récoltés. Nous ne l'avons pas retrouvée sur les 12 rats (*Rattus norvegicus*) de Molins de Rei, San Vicens dels Horts (Barcelona), Vidreras (Gerona), Miralcamp (Lerida) et Amposta (Tarragona). Pour autant que nous puissions l'affirmer, tous étaient d'ailleurs non synanthropes. Ceci est tout particulièrement à souligner dans une optique épidémiologique, car est ainsi montrée, une fois encore, l'absence de *X. cheopis* en Europe, hors des zones où l'homme l'introduit.

*Archaeopsylla erinacei* n'est connue de Catalogne tant française qu'espagnole, que par la sous-espèce *maura* Jordan et Rothschild 1911, ibérique et nord-africaine. Elle atteint, semble-t-il, dans les Pyrénées-Orientales la limite nord de son aire.

*Pyrénées-Orientales* : Banyuls (LUMARET et LUMARET, 1970).

*Gerona* : Campmany; Massanet de la Selva.

### Famille VERMIPSYLLIDAE

De trop rares récoltes de grands carnivores ne nous permettent pas de donner un tableau valable de cette famille. L'un de nous (BEAUCOURNU, 1973 c) a seulement signalé des Pyrénées-Orientales la rare *Chaetopsylla matina*; trouvée d'abord sur le renard, elle a été depuis récoltée dans la même région (Lac de la Bouillouse) sur une marte (*Martes martes*) qui est son hôte normal.

### Famille ISCHNOPSYLLIDAE

Cette famille est inféodée aux chiroptères qui, nous l'avons dit, n'ont pas fait l'objet, sous cet angle, de recherches approfondies dans la région.

Trois espèces sont notées cependant :

*Rhinolophosylla unipectinata unipectinata* (Taschenberg 1880), parasite de *Rhinolophus*, signalée de Banyuls, grotte de Pouade, Pyrénées-Orientales (THEODORIDÈS, 1954) et de Gerona (GIL COLLADO, 1934). Il est à noter que la citation espagnole est celle de la description d'*Araeopsylla hispanica* Gil Collado 1934, qui est un synonyme de *R.u. unipectinata* (teste Hopkins et Rothschild, 1956).

*Ischnopsyllus simplex* Rotschild 1906 a été signalé par BALCELLS (1956) de l'Avenc del Castellet de Dalt, Castellar del Vallès (Barcelona) sur *Myotis nattereri*.

*I. octactenus* (Kolenati 1856) est connu par un exemplaire prélevé sur *Pipistrellus pipistrellus* à Torrelles (Pyrénées-Orientales) (CLERC, 1967).

Il est évident, pour qui connaît la richesse de la Catalogne en chiroptères, que ces quelques espèces ne représentent absolument pas la faune de la région.

### Famille LEPTOPSYLLIDAE

#### *Leptopsylla segnis* (Schönherr 1816)

*L. segnis* est un parasite banal de la souris *Mus musculus*. Il est plus fréquent sur les exemplaires ou sous-espèces synanthropes que sur les selvatiques (BEAUCOURNU, 1973 a). Cette puce a déjà été signalée de Barcelona par CARTAÑA CASTELLA et GIL COLLADO (1934).

*Pyrénées-Orientales* : Banyuls; Caldegas.

*Barcelona* : Barcelona.

*Leptopsylla taschenbergi amitina* (Jordan et Rothschild 1914)

Parasite des *Apodemus sylvaticus* et *flavicollis*, c'est la seule représentante de l'espèce dans la Péninsule ibérique où elle semble commune (BEAUCOURNU, 1973 a, BEAUCOURNU et coll., 1973, BEAUCOURNU, 1974 b). Dans les Pyrénées-Orientales, elle est répandue de 0 à plus de 2 000 m.

*Pyrénées-Orientales* : Porté (1 580 m); Massif du Canigou (2 100 m); Lac de la Bouillouse (2 000 m); Banyuls, station Arago; Banyuls, vallée de la Baillaurie; Banyuls, La Massane; Banyuls, Puig-del-Mas; Sorède; Cerbère; St-Sauveur (1 400 m); Estavar; Belesta, Col de la Bataille; Mosset; Planès.

*Barcelona* : Balenya près Tona; Aiguafreda.

*Lerida* : Albet.

*Gerona* : San Pedro de Roda; Campmany.

*Peromyscosylla spectabilis* (Rothschild 1898)

Ce parasite est inféodé aux microtidés, essentiellement *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus* mais aussi *Microtus nivalis* (BEAUCOURNU 1973 a). C'est une espèce estivale.

*Pyrénées-Orientales* : Massif du Canigou (2 100 m); Lac de la Bouillouse (2 000 m); La Preste (800 m); Les Angles (1 700 m); La Llagonne (1 600 m), Planès (1 600 m).

*Gerona* : Caralps (1 100 m).

*Lerida* : San Juan de L'Herm (1 700 m).

*Peromyscosylla bidentata gervasii* Beaucournu 1974

C'est également une puce de microtidé, *Microtus agrestis* et *Clethrionomys glareolus* essentiellement. Il s'agit d'une espèce peu commune et, en Europe occidentale, à vie imaginaire restreinte aux mois froids de l'année; parallèlement, il s'agira d'une puce d'altitude ou de semi-altitude.

*P. bidentata* est une espèce nouvelle pour l'Espagne; *P. b. gervasii* n'est, en dehors de ce pays, connue que de France.

*Pyrénées-Orientales* : Lac de la Bouillouse (2 000 m); les Angles (1 700 m).

*Lerida* : Gausac, près Viella (1 200 m).

Famille HYSTRICHOPSYLLIDAE

*Hystrichopsylla talpae* (Curtis 1826), *sensu* Skuratowicz, 1972

Largement répandue dans toute la chaîne pyrénéenne qu'elle dépasse d'ailleurs largement, c'est un parasite de micromammifères à nids souterrains, ubiquiste, demandant seulement une hygrométrie élevée.

Elle est très abondante sur le versant français de la Catalogne au-dessus des limites du climat méditerranéen.

*Pyrénées-Orientales* : Porté, Col de Puymorens (1 900 m); Les Angles (1 700 m); La Llagonne (1 660 m); Lac de la Bouillouse (de 1 700 à 1 900 m); Saint-Pierre-dels-Forcats (1 600 m); Planès; Bolquère (1 800 m); Targasonne (1 500 m).

*Lerida* : région de Las Bordas-Tredos (2 200 m); Puerto de la Bonaigua (2 072 m).

*Gerona* : Caralps (1 100 m).

*Atyphloceras nuperus* (Jordan 1931)

C'est un parasite rare de microtidés. Contrairement à ce que l'on pourrait penser, les exemplaires récoltés dans les Pyrénées sont plus proches de la « sous-espèce *palinus* (Jordan 1931) » que de la forme type décrite du Massif Central. Il est toutefois très vraisemblable qu'*A. nuperus* est une espèce monotypique avec d'assez grandes variations individuelles (BEAUCOURNU, 1974).

*A. nuperus* est une espèce nouvelle pour l'Espagne.

*Pyrénées-Orientales* : Lac de la Bouillouse (1 700 et 1 800 m); Les Angles (1 800 m).

*Lerida* : Gausac, près Viella (1 200 m).

*Typhloceras poppei* Wagner 1903

Il s'agit d'une espèce subatlantique parasite du mulot. Elle est répandue, mais rarement commune, dans toute la France. Les premières citations espagnoles sont celles de BEAUCOURNU et coll. (1973) qui la capturent dans les provinces de Jaen, Murcia, Albacète et Teruel.

*Pyrénées-Orientales* : Cerbère (LUMARET, *in litt.*); Banyuls, station Arago.

*Gerona* : Vidreras; Campmany.

*Stenoponia t. tripectinata* (Tiraboschi 1902)

La première citation de cette espèce pour la Catalogne, et pour l'Espagne, est celle de CARTAÑA CASTELLA et GIL COLLADO (1934) qui la signalent comme espèce rare sur les rats de Barcelone : 3 exemplaires pour 4 992 puces étudiées. Récemment l'un de nous a constaté que cette espèce se rencontrait, au moins, dans la moitié sud de la Péninsule (BEAUCOURNU, 1973 b). Nous ne l'avons pas encore récoltée dans les Pyrénées-Orientales.

*Barcelona* : Barcelona; Molins de Rei; San Vicens dels Horts.

*Rhadinopsylla (Actenophthalmus) pentacantha* (Rothschild 1897)

Toutes les puces de ce sous-genre rencontrées en Europe sont des parasites de microtidés. Bien que *R. pentacantha* soit l'espèce la plus banale du genre *Rhadinopsylla*, et qu'elle soit en particulier largement répandue en France, elle n'est connue que d'une station en Espagne : Cercedilla (Madrid : GIL COLLADO, 1948).

En dépit de nombreuses récoltes de Siphonaptères dans les Pyrénées-Orientales nous ne l'y avons pas encore trouvée. Nous la citons, par contre, de Catalogne espagnole.

*Lerida* : Gaussac, près Viella (1 200 m).

*Rhadinopsylla (A.) pitymydis* ? (Zavattari 1914)

En Europe occidentale, cette puce est seulement connue d'Italie (*terra typica*) et, avec réserves, des Pyrénées-Orientales : bien que récoltée à plusieurs reprises dans cette région, l'identité de nos exemplaires ne peut être affirmée car leur morphologie diffère quelque peu de celle du matériel type.

*Pyrénées-Orientales* : Massif du Lac de la Bouillouse (1 700, 1 800 et 2 000 m); Saint-Pierre-dels-Forcats (1 600 m).

*Gerona* : Caralps (1 100 m).

*Rhadinopsylla (A.) integella* (Jordan et Rothschild 1921)

Cette espèce est cantonnée aux zones montagneuses, Alpes et Pyrénées pour l'Europe occidentale. Nous la citons ici pour la première fois d'Espagne.

*Pyrénées-Orientales* : Porté, Col de Puymorens (1 900 m).

*Lerida* : Gausac, près Viella (1 200 m).

*Palaeopsylla minor* (Dale 1878)

Ce parasite exclusif de la taupe (essentiellement, ou uniquement, *Talpa europaea*) est commun dans toute la zone qui nous occupe, dans la mesure évidemment où son hôte s'y rencontre. Ceci explique sa plus grande fréquence sur la partie française de la Catalogne, plus humide. Elle est déjà connue d'Espagne : provinces de Madrid et de Segovia.

*Pyrénées-Orientales* : Col d'Arès (1 400 m); Les Angles (1 700 m); Lac de la Bouillouse (1 900 m); St-Pierre-dels-Forcats (1 600 m); Porté, Col de Puymorens (1 900 m).

*Lerida* : Torre de Capdella (1 150 m); Puerto de la Bonaigua (2 000 m).

*Gerona* : Caralps (1 100 m).

*Palaeopsylla soricis* ssp.

Puce inféodée aux soricidés, *P. soricis* a sa répartition calquée sur celle de ses hôtes, *Sorex* et *Neomys*. Elle sera donc peu abondante ou absente sur le versant espagnol en dehors des Pyrénées. Elle manque dans tous les biotopes méditerranéens.

L'un de nous l'a déjà signalée de la province de Gerona (BEAUCOURNU, 1967).

*Pyrénées-Orientales* : Les Angles (1 700 m); Gorguja; Estavar; Caldegas; Bourg Madame.

*Gerona* : Mollo (1 250 m); Caralps (1 100 m); Setcases (1 500 m); Alp (1 100 m).

*Doratopsylla dasyncnema dasyncnema* (Rothschild, 1897)

*D. dasyncnema* est, comme la précédente, une puce de musaraigne; sa spécificité est toutefois moins stricte et elle n'est pas rare sur les crociduridés. Elle est, le plus souvent, associée sur les soricidés à *P. soricis*.

En dehors d'une sous-espèce de description récente, *D. d. dasyncnema* est la seule forme connue en Espagne (Gerona : BEAUCOURNU, 1967; 1974 b).

*Pyrénées-Orientales* : Les Angles (1 700 m); Gorguja; Estavar; Caldegas; Bourg-Madame.

*Gerona* : Mollo (1 250 m); Alp (1 100 m); Caralps (1 100 m); Setcases (1 500 m).

*Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) nobilis dobyi* Beaucournu 1962

*C. n. dobyi* est, pour le moment, de répartition exclusivement catalane. Il est cantonné, sur le versant français à la « Haute vallée du Tech... et au système orographique dont elle dépend » (BEAUCOURNU, 1971). L'un de nous l'a déjà signalé sur le versant espagnol.

Comme la majorité des *Ctenophthalmus* s. sto., *C. n. dobyi* a une spécificité écologique et se rencontre indifféremment sur *Apodemus*, *Clethrionomys* et *Microtus*.

*Pyrénées-Orientales* : La Preste (*terra typica*) 950 m; Prats de Mollo (de 800 à 900 m); Col d'Arès (1 400 m); St-Sauveur (1 400 m); St Laurent de Cerdans (670 m); Maureillas.

*Gerona* : Mollo (1 250 m); Setcases (1 300 m); Arbucias (300 m); Caralps (1 100 m).

*Ctenophthalmus (C.) and. andorrensis* Smit 1960

Récemment, la récolte de nombreux exemplaires de *C. andorrensis* en Espagne du Sud et du Sud-Est a conduit l'un de nous (BEAUCOURNU 1973 b; BEAUCOURNU *et coll.* 1973) à isoler une forme extrême du Sud de la Péninsule (Granada) sous le nom de *C. a. veletensis* et une autre, la plus nordique et provenant des Pyrénées-Orientales, sous le nom de *C. a. catalaniensis*. Le taxon *C. a. andorrensis* concerne, dans cette optique, non seulement les exemplaires d'Andorre (*terra typica*), mais aussi ceux des provinces de Murcia, Cuenca, Teruel et Burgos.

L'examen de plusieurs stations de Catalogne espagnole nous a montré qu'il existe dans cette région une zone d'hybridation entre *C. a. andorrensis* et *C. a. catalaniensis*. Nous classerons ces exemplaires avec la forme type en faisant suivre la commune de (H.). Il est à noter que les exemplaires de San Juan de l'Herm et d'Albet (Lerida) sont indistinguables de l'holotype figuré par Smit.

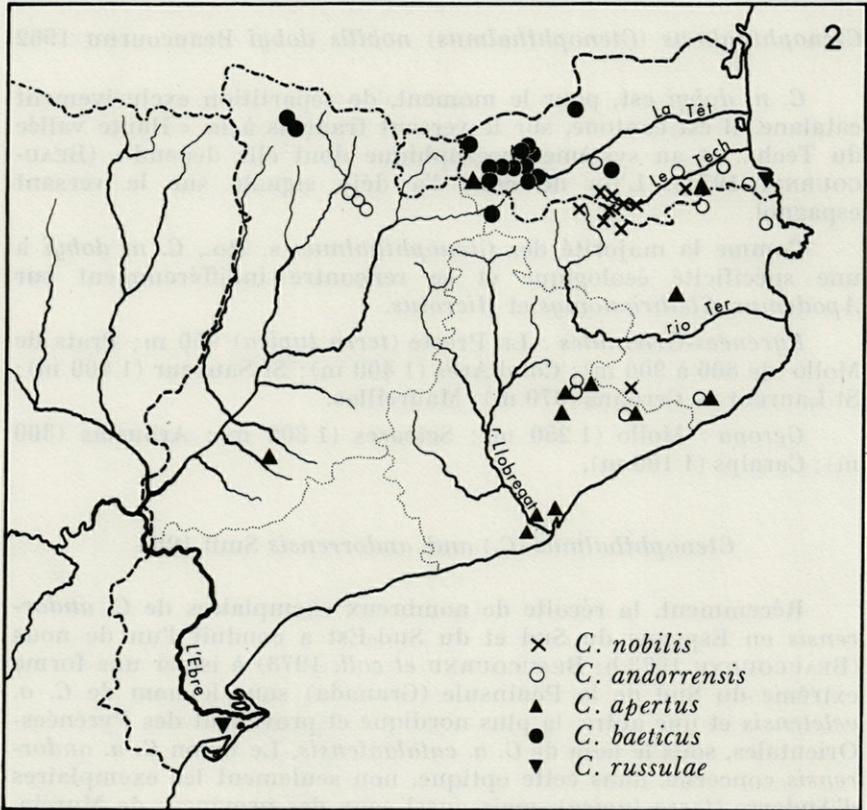
*Barcelona* : Aiguafreda (H).

*Lerida* : Six (1 200 m); Albet (1 000 m); San Juan de l'Herm (1 700 m).

*Ctenophthalmus (C.) andorrensis catalaniensis* Beaucournu 1973

Cette sous-espèce est limitée à l'ouest de la Catalogne.

*Pyrénées-Orientales* : Fillols, Col des Millères (*terra typica*)



CARTE 2. — Répartition connue du genre *Ctenophthalmus* en Catalogne.

(1 100 m); Banyuls, la Massane (800 m); Sorède; Céret, le Pont de Reynès.

*Gerona* : Vidreras; Cantallops; San Pedro de Roda.

*Barcelona* : Tona; Campins.

*Ctenophthalmus* (*C.*) *apertus apertus* (Jordan et Rothschild 1921)

*C. apertus* est, nous en avons maintenant la conviction, l'un des rares *Ctenophthalmus* s. st. à avoir une spécificité réelle : c'est essentiellement un parasite des *Pitymys* (3), accessoirement rencontré sur d'autres microtidés *Microtus* et *Arvicola*. Les captures

(3) Ce qui peut être un argument en faveur de l'autonomie de ce genre, autonomie encore mise en doute par certains mammalogistes, soviétiques en particulier.

sur d'autres rongeurs, sans être aussi rares que chez *C. solutus* ou surtout *C. bisoctodentatus* respectivement parasites des *Apodemus* et de *Talpa europaea*, sont néanmoins accidentelles.

La forme nominale que nous citons ici est nouvelle pour la Catalogne espagnole. Elle vient d'être signalée, par ailleurs, dans la province de Teruel (BEAUCOURNU et coll., 1973). En France elle est disséminée dans le Midi méditerranéen et tout le couloir rhodanien (BEAUCOURNU, 1971).

*Pyrénées-Orientales* : Maureillas; ? Bourg-Madame (1 femelle).

*Gerona* : Vidreras; Banyoles.

*Lerida* : Miralcamp.

*Barcelona* : Barcelona; Campins, Aiguafreda; San Vincens-dels-Horts; Molins-de-Rei; Riells del Fai; Brull.

#### *Ctenophthalmus (C.) baeticus arvernus* Jordan 1931

*C. b. arvernus* a une large spécificité écologique et colonise, depuis la Bretagne, une grande partie de la moitié ouest de la France, pratiquement toutes les Pyrénées et l'est de la Cordillère Cantabrique. Il ne cohabite pas normalement avec *C. nobilis* ni, sans doute, avec *C. andorrensis* (BEAUCOURNU, 1971). SMIT (1960) le signale de la province de Lerida et des Pyrénées-Orientales (un exemplaire pour chacune de ces régions). BEAUCOURNU et RAULT (1962) citent plusieurs stations de Catalogne française; toutes ces indications sont reprises ci-dessous :

*Pyrénées-Orientales* : Porté, Col de Puymorens (de 1 700 à 1 900 m); Massif du Canigou (2 100 m); Lac de la Bouillouse (1 200 m); Les Angles (1 700 m); la Llagonne (de 1 600 à 1 750 m); Estavar; Caldegas; Bourg-Madame; Font-Romeu (2 000 et 2 100 m); Mosset; Planès; St-Pierre-dels-Forcats (1 600 m); Bolquère (de 1 600 à 1 800 m); Targassonne (1 500 m).

*Gerona* : Alp.

*Lerida* : région de las Bordas-Tredos; Sorpe; Puerto de la Bonaigua (2 000 m).

#### *Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) russulae galloibericus* Beaucornu et Lumaret 1972

Cette puce, encore très peu connue, atteint pour le moment en Catalogne française le point le plus septentrional de sa répartition. Bien qu'il s'agisse, essentiellement, d'un parasite de croci- dures, les deux exemplaires étudiés ici en provenance de Catalogne

espagnole, ont été prélevés sur *Rattus norvegicus*. Nous n'avons pas eu la possibilité d'examiner des musaraignes de la même station.

Rappelons que le matériel type de *C. r. galloibericus* provient à la fois de Contreras (province de Cuenca (4)) et de Banyuls (Pyrénées-Orientales).

*Pyrénées-Orientales* : Banyuls, Mas de la Serre (250 m) (paratype).

*Tarragona* : Amposta.

#### Famille CERATOPHYLLIDAE

##### *Paraceras melis melis* (Walker 1856)

*P. melis* est, en Europe, un parasite très banal du blaireau et, à un moindre degré, du renard. Les lacunes de sa répartition, et particulièrement son absence de Catalogne espagnole, proviennent seulement des difficultés rencontrées dans l'étude des carnivores.

*Pyrénées-Orientales* : Collioure.

##### *Callopsylla (C.) saxatilis* Ioff et Argyropoulo 1934

Cette intéressante espèce est un parasite hautement spécifique de *Microtus nivalis*. Décrite d'Arménie, elle fut retrouvée (mais non identifiée) dans les Hautes-Pyrénées par JORDAN (1938). Par la suite, cette puce fut signalée en Espagne et dans les Alpes. Elle est nouvelle pour la Catalogne.

*Gerona* : Caralps (1 100 m).

##### *Myxopsylla laverani laverani* (Rothschild 1911)

Parasite spécifique du lérot (*Eliomys quercinus*) et particulièrement abondant sur cet animal dans le sud de la France et sans doute dans la Péninsule ibérique, cette puce a été signalée par SMIT (1960) de la province de Lerida.

*Pyrénées-Orientales* : Fillols, Col des Millères (1 100 m); Lac de la Bouillouse (de 1 800 à 2 000 m); la Llagonne (1 600 m); Les Angles (1 700 m); Bourg Madame; Belesta, Col de la Bataille.

*Lerida* : région de Las Bordas - Tredos.

(4) Et non d'Utiel comme indiqué par erreur par les auteurs. Utiel est la ville la plus voisine mais appartient à la province de Valencia, celle-ci étant séparée de Contreras par le Rio Gabriel, au bord duquel les captures furent faites.

*Tarsopsylla octodecimdentata octodecimdentata* (Kolenati 1863)

Cette puce est inféodée à l'écureuil, *Sciurus vulgaris*. Elle a été signalée d'Espagne (province de Madrid : GIL COLLADO, 1948) et de France (Isère; Alpes de Haute-Provence : BEAUCOURNU et GILOT, 1971).

*Pyrénées-Orientales* : environs du Lac de la Bouillouse.

*Malareus (Amalareus) penicilliger mustelae* (Dale 1878) (5)

Cette puce, parasite des microtidés, décrite de Grande-Bretagne, fut pour la première fois signalée sur le continent d'Andorre et des Pyrénées-Orientales par BEAUCOURNU et RAULT (1962). Elle a été retrouvée dans de nombreux pays d'Europe. Elle n'a pas été signalée d'Espagne, à l'exception possible de 3 exemplaires récoltés par WATSON et coll. (1972) dans la région du Col du Pourtalet (Pyrénées-Atlantiques ou Huesca). Malheureusement les récoltes de petits mammifères de ces auteurs s'étagèrent sur près de 60 km de part et d'autre de la frontière et il est impossible d'après leur texte de préciser la localisation de cette puce. De toutes manières, il est évident qu'elle se rencontre dans les Pyrénées espagnoles, bien que des piégeages récents aux époques favorables effectués dans la province de Lerida ne l'aient pas trouvée (6).

*Pyrénées-Orientales* : Massif du Canigou (2 100 et 2 400 m); Lac de la Bouillouse (de 1 700 à 2 000 m); Les Angles (1 700 m); la Llagonne (1 600 m); Font-Romeu (2 000 et 2 100 m); Porté, Col de Puymorens (1 800 et 1 900 m); St-Pierre-dels-Forcats (1 600 m); Bolquère (1 800 m); Planès (1 600 m).

*Megabothris turbidus* (Rothschild 1909)

Cette puce est un élément atlantique typique, parasite en particulier de *Clethrionomys glareolus* et d'*Apodemus sylvaticus*. Elle est citée ici pour la première fois en Espagne où, vraisemblablement, elle ne doit pas dépasser la zone humide pyrénéenne.

*Pyrénées-Orientales* : Lac de la Bouillouse (de 1 800 à 2 000 m); Les Angles (1 700 m); La Llagonne (1 600 m).

*Lerida* : Gaussac, près Viella (1 200 m).

(5) Les exemplaires pyrénéens viennent d'être isolés (*M. penicilliger pyrenaicus*), par BRINCK-LINDROTH G., 1975, *Ent. scand.*, 5, 265-276.

(6) Nous venons de la capturer en Espagne : Gerona (La Molina et Caralps).

*Nosopsyllus (Nosopsyllus) fasciatus* (Bosc d'Antic 1801)

*N. fasciatus* est un parasite banal des rats (*R. rattus* et *R. norvegicus*) mais qui est classique, en Europe, sur de nombreux autres rongeurs (*Apodemus*, *Microtus arvalis*, etc.). Il ne se rencontre pas en altitude sur des hôtes non synanthropes, à moins que l'influence méditerranéenne ne soit dominante.

*N. fasciatus* a été signalé par CARTAÑA CASTELLA et GIL COLLADO (1934) sur les rats de Barcelona. Il y est très abondant mais ne parvient qu'en seconde position quantitativement : 1643 exemplaires contre 1985 *Xenopsylla cheopis*.

*Pyrénées-Orientales* : Banyuls; Sorède; St-Sauveur (1 400 m).

*Lerida* : Miralcamp.

*Barcelona* : Barcelona; Molins de Rei; San Vincens-dels-Horts.

*Tarragona* : Amposta.

*Dasypsyllus g. gallinulae* (Dale 1878)

Cette espèce est un parasite de divers oiseaux (passereaux surtout) dont le nid possède une hygrométrie notable. Elle est déjà connue d'Espagne (Granada : BEAUCOURNU et coll., 1973).

*Pyrénées-Orientales* : Prats-de-Mollo (900 m); Col d'Arès (1 400 m); Pic du Neoulous.

*Monopsyllus sc. sciurorum* (Schrank 1803)

*M. sciurorum* est un parasite de l'écureuil, beaucoup plus répandu que l'autre espèce déjà citée, *T. octodecimdentata*. Il est moins spécifique et est fréquent sur les gliridés dans les zones où ces rongeurs cohabitent avec l'écureuil. Il est évident qu'en Espagne sa répartition doit être lacunaire avec celle de son hôte normal.

*Pyrénées-Orientales* : Banyuls, La Massane (800 m); Fillols, Col des Millères (1 100 m); Prats-de-Mollo (900 m); Les Angles (1 700 m).

*Barcelona* : Massif du Montseny.

*Lerida* : région de Las Bordas-Tredos.

*Ceratophyllus (C.) gallinae* (Schrank 1803)

C'est un parasite de passereaux très largement répandu en Europe mais qui ne semble pas fréquent en montagne.

*Pyrénées-Orientales* : Les Angles.

*Ceratophyllus (C.) garei borealis* (Rothschild 1907)

Il s'agit également d'un parasite d'oiseaux, mais essentiellement rencontré en altitude. Nous l'avons collecté dans les Pyrénées-orientales au niveau de la frontière et il est donc à ajouter à la faune espagnole.

*Pyrénées-Orientales - Gerona* : Col d'Arès (1 400 m).

## PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Nous pensons qu'il peut être utile de signaler, *in fine*, les espèces encore inconnues de Catalogne, mais dont la répartition ou celle de leurs hôtes, laisse préjuger de leur présence très vraisemblable dans cette région.

Parmi les Pulicidae, *Archaeopsylla erinacei erinacei* doit se rencontrer au moins dans la partie nord des Pyrénées-Orientales. *Spilopsyllus cuniculi* et *Xenopsylla cunicularis* sont à rechercher sur le lapin, la première de ces deux puces y existant certainement.

Les Vermipsyllidae sont, au moins, représentées par deux autres *Chaetopsylla*, *trichosa* et *rothschildi*. Dans la partie ouest de la Catalogne, et dans la mesure où s'y aventure encore l'Ours, on peut espérer la présence de l'holarctique *C. (Arctopsylla) tuberculaticeps*...

Si l'on se réfère aux publications ayant trait aux Chiroptères de Catalogne, on peut penser que 7 *Ischnopsyllidae* sont encore à y découvrir : *Araeopsylla gestroi*, parasite de *Tadarida taeniotis*, *Ischnopsyllus hexactenus* des *Plecotus*, *I. variabilis*, *Nycteridopsylla longiceps* et *a. ancyluris* inféodés aux *Pipistrellus*, *I. intermedius* puce de *Myotis myotis* et d'*Eptesicus serotinus* et enfin, peut-être, *N. pentactena* également sur la sérotine et *Barbastella barbastellus*.

C'est uniquement chez les Amphipsyllinae que de nouveaux Leptopsyllidae sont à espérer. *Odontopsyllus quirosi*, du lapin et *Frontopsylla laeta* de l'hirondelle *Delichon urbica* nichant en sites rupestres sont les plus vraisemblables. L'étude des nids de *Pyrrhonorax* pourrait révéler *F. frontalis*; la parasitofaune des *Microtus*, livrer une *Amphipsylla (sibirica)* en hiver et en altitude; *rossica* plutôt en été mais sans doute en altitude ou semi-altitude).

Parmi les Hystrihopsyllidae, *T. favosus* est à rechercher au printemps et en automne sur *Crocidura russula*, *Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) nivalis ianlinni* en été sur *Microtus nivalis*,

*Rhadinopsylla mesoides* en hiver sur les microtidés. Il est vraisemblable qu'un autre *Ctenophthalmus apertus* que la forme nominale se rencontrera, dans le Sud-Ouest de la Catalogne espagnole, sur les *Pitymys*.

A l'intérieur des *Ceratophyllidae*, les recherches les plus nécessaires sont à faire dans les nids d'oiseaux où 9 espèces sont à découvrir : *C. fringillae* (nid de *Passer*), *C. columbae* (nid de *Columba livia*), *C. hirundinis*, *C. rusticus*, *C. farreni* et *Callopsylla waterstoni* (nids de *Delichon urbica*), *Ceratophyllus vagabundus* et peut être *C. rossitensis*, respectivement dans les nids de *Pyrrhonorax* et de *Coloeus*, *C. styx styx* enfin dans ceux de *Riparia*. Cette liste, qui n'est pas limitative, montre les énormes lacunes de nos connaissances sur l'ectofaune des oiseaux.

## CONCLUSIONS

En dépit de la variété des prélèvements qui ont livré 40 espèces ou sous-espèces différentes, il est bien certain que la faune catalane est infiniment plus riche.

Sans négliger, d'ailleurs, l'aspect purement faunistique de cette prospection, il faut souhaiter que ces recherches puissent se poursuivre. La Catalogne est, comme le Pays basque mais sans aucun doute d'une façon plus marquée, l'une de ces zones d'un grand intérêt zoogéographique où des faunes se sont rencontrées : l'ibérique et les « continentales » dans le cas qui nous occupe. Les découvertes, faites en d'autres points de l'Espagne d'éléments eurasiatiques par exemple, ne peuvent s'expliquer que par une ancienne colonisation de la Catalogne. Il n'y a pas de raison, à priori, pour que des éléments relictés n'y soient pas demeurés. Ces jalons permettront de mieux comprendre peut-être la genèse de la faune ibérique, comme celle de la faune méditerranéenne française.

## RÉSUMÉ

Les auteurs signalent la présence de 40 espèces ou sous-espèces de puces en Catalogne, six étant nouvelles pour l'Espagne. Il est vraisemblable qu'une trentaine d'espèces sont encore à y découvrir.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren melden 40 Arten oder Unterarten von Flöhen aus Katalonien; sechs davon sind neu für Spanien. Es ist anzunehmen, dass etwa dressig weitere Arten noch aufzufinden sind.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALCELLS, E.R., 1956. Estudio biológico y biometrico de *Myotis nattereri* (Chir., Vespertilionidae). *Publnes Inst. Biol. apl. Barcelona*, **23** : 37-78.
- BEAUCOURNU, J.C., 1962. *Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) nobilis dobyt*, subsp. nova, Siphonaptère nouveau en provenance des Pyrénées-Orientales. *Bull. Soc. zool. France*, **87** : 235-241.
- BEAUCOURNU, J.C., 1967. Hystrichopsyllidae (Insecta, Siphonaptera) nouveaux pour la faune espagnole. Description de *Ctenophthalmus (C.) baeticus boisseaui* ssp. nova. *Bull. Soc. Scient. Bretagne*, **42** : 241-248.
- BEAUCOURNU, J.C., 1971. Répartition française des *Ctenophthalmus s. sto.* (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Apports à leur biogéographie et à leur éthologie. *Annl's Parasit. hum. comp.*, **46** : 719-735.
- BEAUCOURNU, J.C., 1973 a. Notes sur les Leptopsyllidae (Siphonaptera) de la faune française (1<sup>e</sup> partie : répartition, biologie). *Annl's Soc. ent. Fr.*, (N.S.), **9** : 483-499.
- BEAUCOURNU, J.C., 1973 b. Quatre siphonaptères nouveaux pour la faune française. Description de *Ctenophthalmus (C.) andorrensis catalaniensis* ssp. nova. *Bull. Soc. Scient. Bretagne*, **47** : 169-175.
- BEAUCOURNU, J.C., 1973 c. Notes sur les siphonaptères parasites de carnivores en France. *Annl's Parasit. hum. comp.*, **48** : 497-516.
- BEAUCOURNU, J.C., 1974. Notes sur les représentants des genres *Typhloceras* Wagner 1903 et *Atyphloceras* Jordan et Rothschild 1915 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) en France. Description du mâle de *Typhloceras favosus rolandi* Jordan 1938. *Annl's Soc. ent. Fr.* (N.S.), **10** : 129-148.
- BEAUCOURNU, J.C., 1974 b. Contribution à l'étude des puces (*Siphonaptera*) du Nord-Ouest de l'Espagne. Description de quatre nouvelles sous-espèces. *Annl's Soc. ent. Fr.* (N.S.), **10** : 885-901.
- BEAUCOURNU, J.C. & B. GILOT, 1971. Additions au catalogue provisoire des Siphonaptères de la Faune française. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **76** : 46-48.

- BEAUCOURNU, J.C., B. GILOT & J. VERICARD, 1973 a. Deux *Ctenophthalmus* nouveaux (Siphonaptera, Hystrichosyllidae) du Sud-Est ibérique. *Revta Iber. Parasit.*, 33 : 127-134.
- BEAUCOURNU, J.C., B. GILOT & J. VERICARD, 1973 b. Contribution à l'étude des Siphonaptères du Sud-Est de la Péninsule ibérique. *Eos*, 49 : 49-78.
- BEAUCOURNU, J.C. & LUMARET, 1972. *Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) russulae galloibericus* ssp. nova de France et d'Espagne (Siphonaptera, Hystrichosyllidae). *Bull. Soc. Scient. Bretagne*, 47 : 123-126.
- BEAUCOURNU, J.C. & B. RAULT, 1962. Contribution à l'étude des siphonaptères de Mammifères dans la moitié orientale des Pyrénées. *Vie Milieu*, 13 (3) : 571-597.
- CARON, J. & D. JARRY, 1956. Première contribution à l'étude des endoparasites des petits mammifères de Banyuls. *Vie Milieu*, 7 (1) : 116-120.
- CARTAÑA CASTELLA, P. & J. GIL COLLADO, 1934. Estudio de las ratas y de sur ectoparasitos en ocasion del brote epidemico de peste en Barcelona en 1931. *Publnes commn perm investnes sanitarias*, 116 p.
- CLERC, B., 1967. Recherches éco-parasitologiques sur l'Helminthofaune des Chiroptères des Pyrénées Orientales. *D.E.S. Montpellier*, 113 p.
- GIL COLLADO, J., 1934. Sobre dos especies nuevas de Afanipteros espanoles. *Eos*, 10 : 153-160.
- GIL COLLADO, J. 1948. Las especies espanolas de Afanipteros. *Eos*, 24 : 247-256.
- JORDAN, K., 1938. Where subspecies meet. *Nov. Zool.*, 41 : 103-111.
- JORDAN, K., 1951. On *Leptosylla taschenbergi* Wagner 1898. *Eos*, tomo extraord. : 19-26.
- LUMARET, R. & J.P. LUMARET, 1970. Note sur la présence dans les Pyrénées-Orientales de deux puces nouvelles pour la France : *Archaeopsylla erinacei maura* Jordan et Rothschild 1912, et *Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) russulae* Jordan et Rothschild 1912. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 39 : 116-119.
- ROTHSCHILD, N.C., 1911. Liste des Siphonaptera du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, accompagnée de descriptions des espèces nouvelles. *Annls Sci. nat. Zool.*, 12 : 203-216.
- SMIT, F.G.A.M., 1960. Records of Siphonaptera from the Pyrénées, with the description of a new species. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 19 : 11-16.
- THEODORIDES, J., 1954. Première contribution à l'étude des ectoparasites de vertébrés des Pyrénées-Orientales. *Vie Milieu*, 4 : 753-756.
- WATSON, J., R. CALLANDER, D. COOK & A. HENDERSON, s.d., 1972. Expedition to the Western Pyrénées (June-July 1972) : Final report. Aberdeen University Exploration Society, doc. roneo. 32 p.

Reçu le 24 avril 1974.

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE  
DE *PERIPATUS ACACIOI*  
MARCUS ET MARCUS (ONYCHOPHORE).

III. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DE L'HABITAT

par R. LAVALLARD \*, S. CAMPIGLIA \*\*, E. PARISI ALVARES \*\*\*  
et C.M.C. VALLE \*\*\*\*

\* Département de Physiologie Générale de l'Institut de Biosciences de l'Université de São Paulo et Laboratoire de Physiologie des Insectes de l'Université de Paris VI, C.P. 11230, São Paulo, SP Brésil.

\*\* Département de Physiologie et de Pharmacologie de l'Institut des Sciences Bio-médicales de l'Université de São Paulo, C.P. 4365, São Paulo, SP, Brésil.

\*\*\* Département d'Histologie et d'Embryologie de l'Institut des Sciences Bio-médicales de l'Université de São Paulo, C.P. 4365, São Paulo, SP, Brésil.

\*\*\*\* Département de Zoologie et de Parasitologie de l'Institut des Sciences Biologiques de l'Université Fédérale de Minas Gerais, C.P. 2486, Belo Horizonte, MG, Brésil.

ABSTRACT

The study population of *Peripatus acacioi* Marcus and Marcus is located near to Ouro Preto (state of Minas Gerais, Brazil) at around 1 170 m altitude in the valley of Tripuí which has been deforested since the 18th Century. The climate is characterized by two distinct seasons, a mild cloudy and rainy summer from October to March; and from April to September a dry winter with a clear sky and a mean temperature which does not exceed 18 °C. The terricolous habitat of *P. acacioi* consists of cavities in the ground where humidity is at saturation, there is darkness or low light intensity and a stable temperature of less than 20 °C. During the dry season the *Peripatus* gather in galleries deep in the soil where moisture remains. When the rains return, they climb back near to the surface of the ground and disperse. The main physical

characteristics of the soil vary with the habitats; the pH alone shows some constancy with a mean value of  $5.5 \pm 0.08$ . A terrestrial planarian, several species of opilionids (Gonyleptidae) and a species of cockroach are the most characteristic representatives of the fauna associated with *Peripatus acacioi*.

## INTRODUCTION

"The ecology of the Onychophora is still very incompletely known. For zoogeographical purposes, the reactions to environmental conditions of a species or series of species present a useful method for estimating the amplitudes which make existence or dispersal possible or not so during various physiographic conditions".

Ces lignes de BRINCK (1957) suffiraient à justifier, sur le plan général de l'écologie des Onychophores, une étude de l'habitat du *Peripatus acacioi*. Cependant, ce sont surtout des difficultés d'élevage qui nous ont amenés à ce travail. En effet, lors des premières récoltes, la plupart des animaux rapportés au laboratoire refusaient toute nourriture et perdaient régulièrement du poids. Ils mouraient en quelques mois, le plus souvent durant l'exuviation, trop faibles pour se sortir de l'ancienne cuticule. Les jeunes nés en captivité ne survivaient que peu de temps et les accidents de parturition, avec mort de la mère et des petits, étaient fréquents. Nous avons donc entrepris l'examen des principales conditions du milieu d'origine de ces animaux, pour tenter de les reproduire le plus fidèlement possible au laboratoire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'espèce dont il s'agit a été décrite sous le nom de *Peripatus (Macroperipatus) acacioi* par MARCUS et MARCUS (1955) et fut réétudiée par FROEHLICH (1968). Certains caractères d'intérêt physiologique en ont déjà été examinés sur plusieurs centaines d'exemplaires (LAVALLARD et CAMPIGLIA, 1973; CAMPIGLIA et LAVALLARD, 1973).

Pour définir le climat de la localité de cette espèce, nous avons élaboré une série de graphiques à partir des mesures effectuées pendant vingt-cinq ans par la Station Météorologique de

Ouro Preto, située à 1 186 m d'altitude. Nous devons cette précieuse documentation à l'obligeance du Service de Météorologie du Ministère de l'Agriculture de la République Fédérative du Brésil. Par ailleurs, la Station Agronomique de Tripuí a mis aimablement à notre disposition, les enregistrements continus au cours de l'année, de la température et de l'humidité de l'air, ce qui nous a permis d'apprécier les variations quotidiennes de l'évaporation en fonction des saisons.

En ce qui concerne le microclimat des biotopes, nous avons mesuré pendant vingt-quatre heures, pour les deux principales saisons (hiver et été), les variations de la température au dixième de degré centigrade près. Pour cela, nous avons utilisé un téléthermomètre muni de plusieurs sondes thermoélectriques de façon à relever, toutes les deux heures, la température en différents points des biotopes et de leurs environs. Sur un certain nombre d'échantillons de sol des biotopes, nous avons déterminé le pourcentage d'eau au milligramme près, suivant la méthode préconisée par THIAIS (publication non datée) et la capacité au champ à 10 milligrammes près selon PIPER (1947). C'est également en suivant les indications de PIPER (1947) que nous avons dosé les matières solubles et déterminé la texture de plusieurs échantillons de sol des biotopes. Les mesures de pH de ces derniers ont été faites à 18 °C, sur des mélanges terre-eau à proportion constante de 1,0/2,5 selon la décision de l'Association Internationale de la Science des Sols (1930).

Pour l'examen des principales espèces animales vivant dans le même habitat que *Peripatus acacioi*, la microfaune a été récoltée avec des appareils de BERLESE (1905) modifiés selon TULLGREN (1918). Les autres animaux ont été ramassés à vue, de la même façon que les Péripates, parmi la terre remuée au sarcloir.

## RÉSULTATS

### I. — LA LOCALITÉ TYPE DE *Peripatus acacioi*.

#### 1) *Données géographiques.*

La localité d'où proviennent les spécimens utilisés pour la description de l'espèce et les animaux récoltés ultérieurement pour les travaux expérimentaux, est située près de Ouro Preto, ancienne capitale de l'État de Minas Gerais, au Brésil. Elle se trouve donc

bien comprise dans le domaine biogéographique des Peripatidae néo-tropicaux, au nord d'une région relativement aride qui sépare ce domaine de celui des Peripatopsidae du Chili (BRUES, 1923; ZACHER, 1933; MARCUS, 1937; CUENOT, 1949; VACHON, 1953, 1954; BRINCK, 1957).

Cette localité se situe à environ 6 km de Ouro Preto, vers l'Est. Elle porte le nom de Tripuí, orthographié Tripuhy sur les cartes anciennes et sur les documents du temps de l'administration portugaise. Sur les cartes actuelles, le nom de Tripuí correspond à une petite gare de la ligne ferroviaire « Estrada de Ferro Central do Brasil », à 43° 32' 39" de longitude ouest et 20° 22' 56" de latitude sud. Devant cette gare, un panneau indique avec une précision exceptionnelle l'altitude de 1 171,212 m.

Les biotopes à *Peripatus acacioi* se rencontrent dans les terrains d'une station agronomique qui appartiennent aux parties basses d'une vallée orientée EEN-OOS (Fig. 2). Ces terrains y sont arrosés par une rivière également dénommée Tripuí, par ses petits affluents, ainsi que par les canaux d'irrigation des cultures.

## 2) Données géologiques.

Le sous-sol de la localité de *Peripatus acacioi* est très ancien, constitué par des formations précambriennes. Il est compris dans la région de l'Etat de Minas Gerais qui fut nommée « Quadrilátero ferrífero » en raison des énormes gisements de fer qui s'y localisent sur plus de 7 000 km<sup>2</sup>. C'est la partie précambrienne la mieux connue du Brésil, dont il existe une étude assez récente (DORR, BARBOSA, SIMMONS et HERZ, 1959) avec une carte géologique au 200 000<sup>e</sup> dressée par le Département National de Production Minérale du Brésil, avec la collaboration de l'U.S. Geological Survey. Les principales roches qui s'y rencontrent sont des schistes, des micaschistes, des quartzites, des phyllites, des grauwackes, des marbres calcaires et dolomitiques ainsi que deux roches bien typiques de la région : l'itacolumite, variété de quartzite micacée, et l'itabirite, feuilletage de lamelles claires en quartz granuleux et de lamelles foncées en hématite. On trouve en outre de grands massifs de granites intrusifs et de gneiss d'âges variés dont certains sont très anciens. Par le Potassium 40 et l'Argon 40 de la biotite, le granite de « Engenheiro Correia » a fait l'objet de datations qui ont révélé 2 520 millions d'années, avec une erreur de  $\pm 5\%$  (HERZ et DUTRA, 1958).

Le sous-sol de la vallée de Tripuí appartient au Groupe Piracicaba de la Série Minas qui est comprise entre 1 350 et 550 millions d'années. Cette série est donc située dans le Précambrien supérieur

ou Précambrien du type Algonkien des anciennes terminologies. Le Groupe Piracicaba est formé principalement par des quartzites ferrugineux, des phyllites, des phyllites dolomitiques, des dolomies, des quartzites et des grauwackes.

### 3) *Données climatologiques.*

La pression atmosphérique mesurée par un baromètre à mercure dont la cuve se trouve à 1 110 m d'altitude, présente une valeur moyenne annuelle de 891,5 mb. Elle varie régulièrement depuis une valeur moyenne mensuelle minimale de 888,8 mb, correspondant au mois de janvier, jusqu'à une valeur moyenne mensuelle maximale de 895,0 mb, correspondant au mois de juillet (Fig. 1, a).

La moyenne annuelle compensée de la température de l'air est égale à 17,4 °C. C'est une moyenne de climat tempéré qui, à cette latitude intertropicale, s'explique évidemment par l'altitude de la localité. La moyenne annuelle des températures maximales est 22,9 °C et celle des températures minimales est 13,3 °C. La plus haute température enregistrée en 25 ans fut de 33,4 °C et la plus basse fut de —0,6 °C. Les variations de la moyenne compensée mensuelle de la température de l'air (Fig. 1, b) montrent que les mois les plus chauds sont janvier et février tandis que juillet est le mois le plus froid. La localité étudiée présente deux saisons distinctes, une saison chaude d'octobre à mars et une saison froide, d'avril à septembre.

La nébulosité est exprimée de 0 à 10 par le rapport entre la surface du ciel couverte de nuages et la surface totale où 0 correspond à l'absence de nuages et 10, à un ciel complètement couvert. La valeur moyenne annuelle est de 6,6. La moyenne mensuelle varie régulièrement depuis une valeur minimale de 5,1 en juin et juillet, jusqu'à une valeur maximale de 8,2 en décembre (Fig. 1, c).

La moyenne annuelle des précipitations est de 1 782,7 mm. Les variations de la moyenne mensuelle (Fig. 1, d) mettent en évidence une saison humide d'octobre à mars avec 1 620,4 mm, soit les 9/10 des précipitations totales, et une saison sèche d'avril à septembre, avec seulement 162,3 mm. La précipitation la plus forte relevée en 24 h durant les 25 ans considérés fut de 113,4 mm.

La moyenne annuelle de l'insolation est égale à 1 890,2 h. Les variations de la moyenne mensuelle (Fig. 1, e) mettent en évidence un maximum au mois d'août et un minimum au mois de décembre. La diminution brusque entre août et septembre correspond à l'approche de l'été.

La moyenne annuelle de l'humidité relative est de 85,2 %.

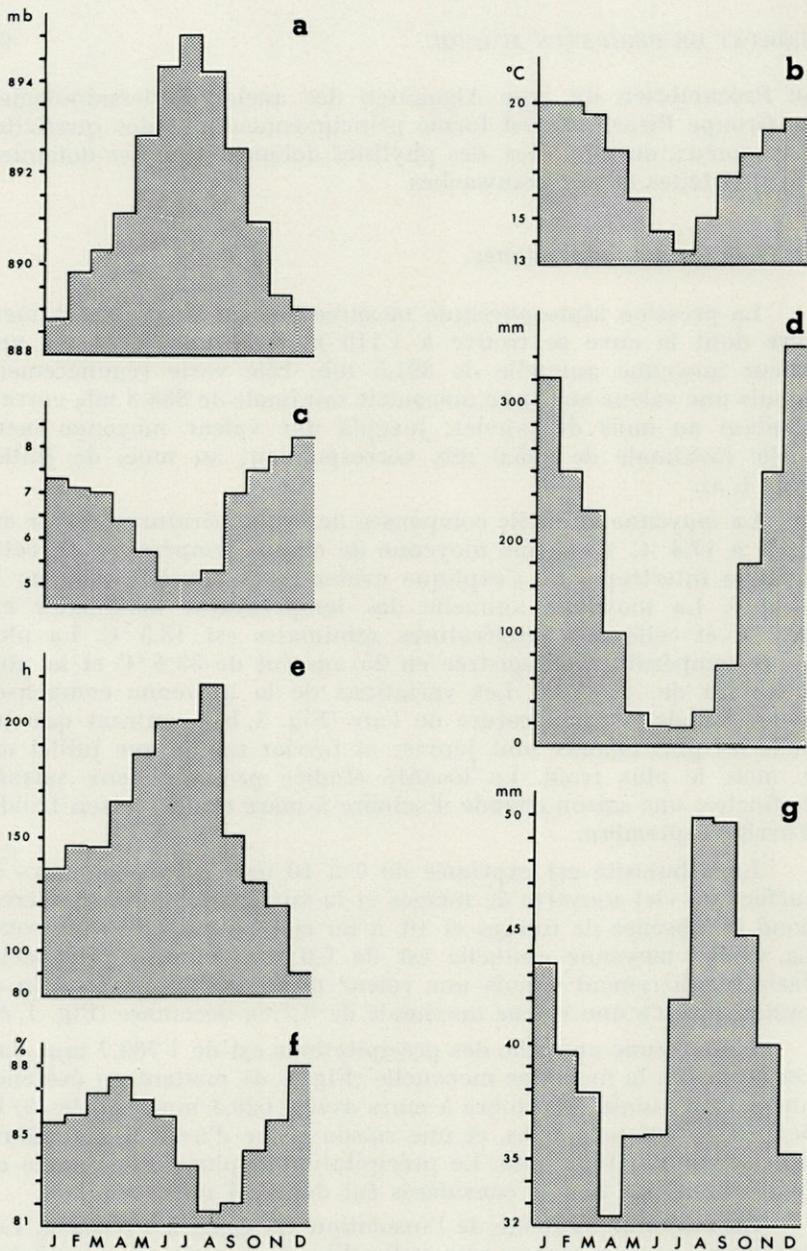


FIG. 1. — Variations des principaux facteurs climatologiques en fonction des mois de l'année dans la région de Ouro Prêto. a : moyenne mensuelle de la pression atmosphérique en millibars; b : moyenne mensuelle compensée de la température de l'air en degrés centigrades; c : moyenne mensuelle de la nébulosité exprimée en parties de ciel couvertes (0 = ciel sans nuage; 10 = ciel complètement couvert); d : moyenne mensuelle des précipitations en millimètres; e : moyenne mensuelle de l'insolation en heures; f : moyenne mensuelle de l'humidité relative en pourcentage; g : moyenne mensuelle de l'évaporation en millimètres.

Les variations de la moyenne mensuelle (Fig. 1, f) indiquent deux maximums, l'un en décembre et l'autre en avril, et deux minimums, l'un en janvier, l'autre, beaucoup plus marqué, en août qui est le mois le plus sec de l'année.

La moyenne annuelle de l'évaporation est de 486,7 mm. Il y a deux maximums de la moyenne mensuelle de l'évaporation (Fig. 1, g), l'un en janvier, l'autre en août, ainsi que deux minimums, en avril et en décembre, le tout en corrélation inverse naturellement, avec les variations de l'humidité relative.

La région de Ouro Prêto possède donc un climat tropical d'altitude, avec deux saisons nettement tranchées. Un été doux, nuageux et pluvieux, d'octobre à mars, alterne avec un hiver sec à ciel clair, à moyenne mensuelle des températures toujours en dessous de 18 °C, d'avril à septembre. Selon SIMÕES (1960), la période des pluies d'octobre à mars provient de l'avancement progressif vers le Sud, de la masse équatoriale continentale qui, échauffant fortement la région centrale de l'Amérique du Sud, provoque des conditions d'instabilité atmosphérique avec pluies abondantes et fréquentes, souvent accompagnées d'orages. A partir de mars, l'air sec et stable de la masse atlantique équatoriale provenant du Nord et de la masse atlantique tropicale provenant du Sud, prédomine, les pluies se raréfiant et atteignant le minimum en hiver.

#### 4) *Données phytogéographiques.*

Les forêts de l'Etat de Minas Gerais ont été dévastées au XVIII<sup>e</sup> et au XIX<sup>e</sup> siècles, surtout dans les environs de Ouro Prêto où les fonderies en faisaient une grande consommation comme combustible. Cependant, ROMARIZ, TAUILE et VALVERDE (1950) ont pu reconstituer la carte de la végétation originale de Minas Gerais en combinant la représentation de la forêt résiduelle, l'examen de photographies aériennes, les récits de voyageurs et de naturalistes antérieurs au déboisement ainsi que l'interprétation de la toponymie. Il ressort de leurs résultats qu'en dépit de sa nudité actuelle, la région de Ouro Prêto était jadis couverte de forêts. Donc *Peripatus acacioi* se rencontre dans une localité qui fut une forêt tropicale au moins jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle.

D'après AZEVEDO (1960) et ROMARIZ (1972), la forêt du centre de Minas Gerais est du type tropical à feuillus, riche en espèces. Cependant, comparée à la forêt tropicale humide localisée sur le rebord du plateau brésilien, elle présente une diminution marquée des épiphytes et des lianes en raison des moindres précipitations et d'une plus faible humidité atmosphérique. Cette forêt se carac-



FIG. 2. — Vue panoramique de la vallée de Tripui, localisée 6 km à l'Est de Ouro Preto dans l'Etat de Minas Gerais et orientée EEN-OOS. Le fond de cette vallée, où se distinguent quelques habitations, est à 1 170 m d'altitude.

FIG. 3. — Vue d'un habitat caractéristique de l'hiver, quand les animaux, fuyant la sécheresse et les fortes variations thermiques, se réfugient dans la profondeur du sol. L'ampleur des fouilles montre que cette profondeur peut être assez considérable, la règle appuyée contre le talus mesurant 1,20 m.

FIG. 4. — Aspect de la chasse au *Peripatus acacioi* qui consiste surtout à rechercher au sarcloir, dans les talus, les sols humides, riches en cavités susceptibles d'abriter des animaux. Vue d'ensemble de la figure suivante qui peut être localisée par la racine marquée d'un astérisque.

térise encore par le taux élevé de représentants de la famille des Légumineuses et par la présence d'espèces à feuilles caduques. Enfin, dans la région de Ouro Prêto qui se trouve à plus de 1 000 m d'altitude, on observe encore quelques genres qui sont habituellement inféodés au Sud du Brésil, comme *Araucaria* et *Podocarpus*.

## II. — L'HABITAT DE *Peripatus acacioi*.

Dans le premier travail sur *Peripatus acacioi*, Marcus et Marcus (1955) informent que le Dr. ACACIO COSTA JR., auquel cette nouvelle espèce est dédiée, a récolté le matériel original sous les pierres et sur les pentes ombragées des ruisseaux qui courent vers le Tripuí. Pour TRINDADE (1958) l'habitat du Péripate de Ouro Prêto se situe dans les fentes des talus, dans la terre ou sous de petites mottes, en terrain légèrement humide ou même en régions complètement sèches pour certains individus. VALLE (1963) observe que les animaux se rencontrent toujours dans les fentes ou les galeries des talus, préférant les talus humides couverts de végétation; il précise que ces galeries se caractérisent par une atmosphère saturée d'humidité, par une obscurité absolue et par une température de 10 à 15 °C; il signale encore la tendance des animaux à se grouper, ce qui avait d'ailleurs été remarqué chez d'autres espèces (STEEL, 1896; MANTON, 1938 b; HOLLIDAY, 1942; BURSELL et EWER, 1950), ainsi que l'évidence d'un thigmotactisme.

### 1) *Habitat terricole.*

L'étude du climat de Ouro Prêto a montré l'alternance de deux saisons principales au cours de l'année, une saison sèche et relativement froide ou hiver, et une saison humide et tiède ou été. A ces deux saisons correspondent des distributions différentes de la population de *Peripatus acacioi*.

En hiver, les Péripates se regroupent dans des cavités du sol, fissures naturelles, galeries laissées par des animaux fousseurs ou par la décomposition de parties végétales souterraines, espaces déterminés par l'action des racines, à la recherche de zones encore humides et protégées des fortes variations quotidiennes de température. Ils pénètrent ainsi dans le sol à une certaine profondeur qui peut atteindre et même dépasser le mètre (Fig. 3). Ils ne sont pas fousseurs, mais ils possèdent une aptitude exceptionnelle à s'étirer en diminuant corrélativement leurs dimensions transversales. Selon MANTON (1958), un Onychophore peut passer au travers d'un

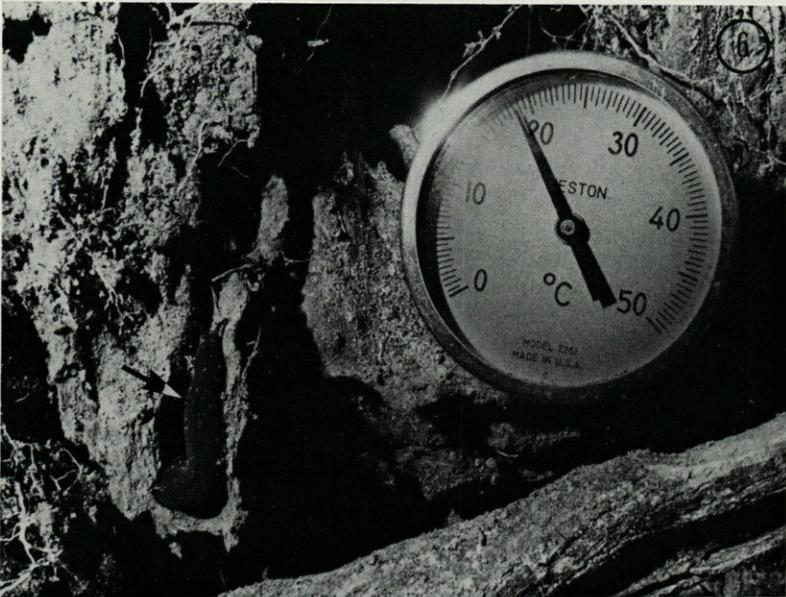


FIG. 5. — Comme résultat des fouilles en cours sur la figure 4, exemple d'un animal en place (flèche) dans une cavité du sol. L'astérisque marque une racine visible également sur la figure précédente, ce qui permet d'évaluer la profondeur de cet habitat.

FIG. 6. — Détail de la figure précédente. L'habitat du Péripate est ici constitué par une ancienne galerie d'insecte xylophage dans une grosse racine en décomposition. Le thermomètre, placé dans le réseau des cavités voisines, montre que la température reste inférieure à 19 °C, malgré l'ouverture du talus lors d'une chaude journée de fin de saison sèche.

orifice représentant seulement 1/9 de la surface de section transversale de son corps au repos. Grâce à cette particularité, ils sont capables de s'insinuer dans des fentes très étroites du sol et de profiter d'espaces réduits inaccessibles à d'autres animaux terricoles du même ordre de grandeur tels que des Arthropodes. Les cavités naturelles dans la profondeur du sol constituent donc l'habitat typique de saison sèche. Ces cavités sont plus facilement accessibles au niveau des talus et ce sont ces derniers qu'il faudra creuser pour rencontrer *Peripatus acacioi* en hiver (Fig. 3, 4, 5, 6).

Dès l'arrivée des pluies, les animaux se dispersent, sans doute pour rechercher des proies, car la saison sèche doit se traduire pour eux, par une longue période de jeûne. Le sol regorgeant d'eau et les variations nyctémérales de température étant moins marquées, ils se rapprochent de la surface du sol, souvent à quelques centimètres seulement, restant cependant abrités dans des anfractuosités, entre les racines des graminées, dans le mélange de terre et de débris végétaux des fossés ou dans les interstices des zones meubles du sol. Ils sont alors le plus fréquemment à proximité d'une masse d'eau, au bord d'un ruisseau (Fig. 7), ou près d'une nappe d'infiltration, souvent dans un sol détrempé (Fig. 8), probablement en relation avec l'abaissement de température provoqué par l'évaporation.

En toute saison, *Peripatus acacioi* est une espèce qui vit dans le sol, à l'obscurité totale ou dans une pénombre très accentuée. Elle n'est pas isolée totalement de l'influence de la lumière, car elle présente un rythme nocturne d'activité, mais sa photophobie l'en éloigne notablement. La figure 8 illustre une réaction typique chez des animaux qui, venant d'être découverts en plein jour, enfonce leur tête dans la terre et soustraient ainsi leurs yeux à l'incidence de la lumière. Comme toutes les espèces du groupe, elle recherche beaucoup d'humidité et des températures assez basses, mais alors que les autres espèces rencontrent ces conditions sous le couvert de la forêt tropicale, dans les débris végétaux, *Peripatus acacioi* utilise l'abri des cavités du sol. Il faut souligner que cet habitat est valable non seulement pour les parties dénudées de la Station Agronomique, mais aussi pour les zones de la vallée de Tripuí où les arbres ont récemment repoussé, offrant aux animaux la protection d'une forêt secondaire. Même à une douzaine de kilomètres de Tripuí, dans une région où grâce à un relief très accidenté, la forêt originale a été épargnée, nous avons pu constater que *Peripatus acacioi* occupait un milieu semblable et qu'il fallait creuser le sol pour en rencontrer des exemplaires (Fig. 9, 10). C'est ainsi une espèce essentiellement terricole et en cela, elle se singularise des autres espèces qui sont beaucoup plus dépendantes des restes végétaux. En toute saison, un sarcloir robuste constitue



FIG. 7. — En été, les fouilles pour rechercher *Peripatus acacioi* restent assez superficielles, dans des zones à dense végétation herbacée, de préférence à proximité d'un cours d'eau, comme ici le Río Tripuí qui apparaît dans l'angle inférieur droit de la photographie.

FIG. 8. — En été, pendant la saison des pluies, exemple de *Péripates* qui viennent d'être découverts dans un sol détremé très meuble. Ils présentent tous une réaction typique de photophobie, avec la tête enfoncée dans la terre, à l'abri de la lumière.

FIG. 9. — Lisière d'un reste de forêt tropicale originale préservé grâce à un difficile accès de la région. Les arbres y présentent une petite taille caractéristique des reliefs accidentés à sol pauvre.

FIG. 10. — Sous le couvert d'un reste de forêt semblable à celui de la figure précédente, exemple d'un individu de *Peripatus acacioi* qui vient d'être rencontré dans une fissure du sol d'un talus (flèche).

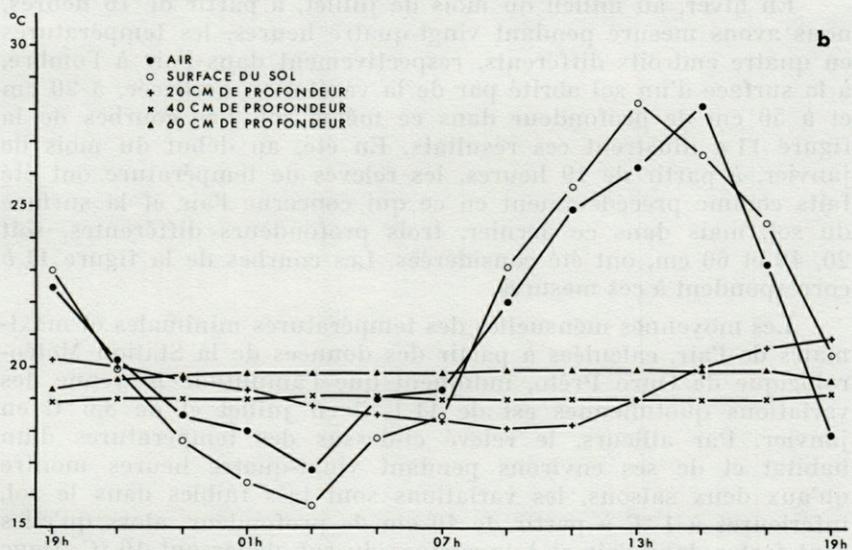
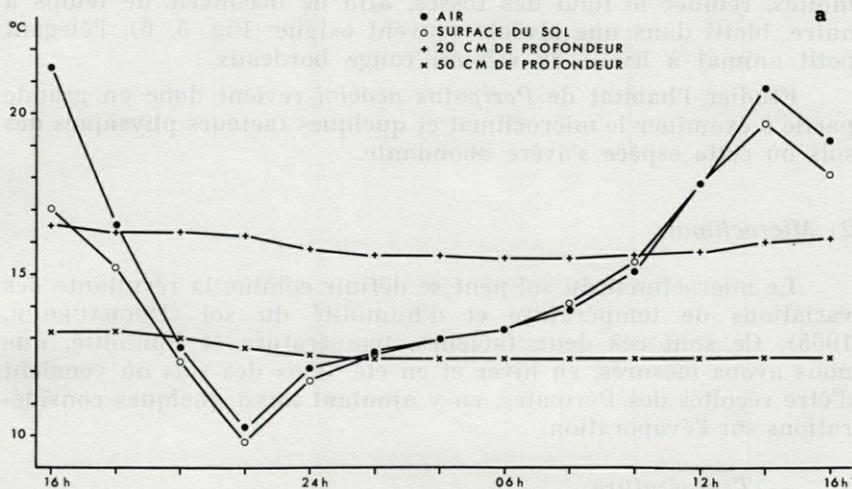


FIG. 11. — Courbes des relevés de température pendant vingt-quatre heures, en différents points d'un habitat et de ses environs. a : relevé d'hiver, au milieu du mois de juillet; b : relevé d'été, au début du mois de janvier.

l'instrument le plus efficace pour creuser les talus, soulever les mottes, remuer le fond des fossés, afin de découvrir de temps à autre, blotti dans une alvéole souvent exigüe (Fig. 5, 6), l'élégant petit animal à livrée de velours rouge bordeaux.

Etudier l'habitat de *Peripatus acacioi* revient donc en grande partie à examiner le microclimat et quelques facteurs physiques des sols où cette espèce s'avère abondante.

## 2) *Microclimat.*

Le microclimat du sol peut se définir comme la résultante des variations de température et d'humidité du sol (DUCHAUFOR, 1965). Ce sont ces deux facteurs, température et humidité, que nous avons mesurés, en hiver et en été, dans des sols où venaient d'être récoltés des Péripates, en y ajoutant aussi quelques considérations sur l'évaporation.

### — *Température.*

En hiver, au milieu du mois de juillet, à partir de 16 heures, nous avons mesuré pendant vingt-quatre heures, les températures en quatre endroits différents, respectivement dans l'air à l'ombre, à la surface d'un sol abrité par de la végétation herbacée, à 20 cm et à 50 cm de profondeur dans ce même sol. Les courbes de la figure 11 a illustrent ces résultats. En été, au début du mois de janvier, à partir de 19 heures, les relevés de température ont été faits comme précédemment en ce qui concerne l'air et la surface du sol, mais dans ce dernier, trois profondeurs différentes, soit 20, 40 et 60 cm, ont été considérées. Les courbes de la figure 11 b correspondent à ces mesures.

Les moyennes mensuelles des températures minimales et maximales de l'air, calculées à partir des données de la Station Météorologique de Ouro Preto, indiquent que l'amplitude moyenne des variations quotidiennes est de 11,1 °C en juillet et de 8,6 °C en janvier. Par ailleurs, le relevé ci-dessus des températures d'un habitat et de ses environs pendant vingt-quatre heures montre qu'aux deux saisons, les variations sont très faibles dans le sol, inférieures à 1 °C à partir de 40 cm de profondeur, alors qu'elles sont fortes dans l'air et à la surface du sol, dépassant 10 °C. Donc le sol offre aux Péripates, de par sa mauvaise conduction et sa grande inertie thermiques, un milieu à température constante par rapport aux fortes variations nyctémérales de la température de l'air. En raison de cette même inertie thermique du sol, on constate aussi que la température en profondeur est du même ordre de grandeur que la moyenne compensée de la température de l'air

du mois correspondant. Par exemple, cette moyenne est de 13,6 °C en juillet et de 20,0 °C en janvier-février, températures que nous avons relevées dans le sol à 50 cm de profondeur en juillet et à 20 cm en janvier. On peut admettre qu'entre les deux saisons extrêmes, les Péripatés sont soumis à une variation de température dont l'amplitude maximale correspond à la différence entre la plus haute et la plus basse des moyennes compensées mensuelles de la température de l'air, tandis que pendant la même période, l'amplitude des variations de la température de l'air oscille entre la moyenne mensuelle la plus haute des températures maximales (25,2 °C en février) et la moyenne mensuelle la plus basse des températures minimales (8,7 °C en juillet). Ainsi dans le sol, les animaux seront exposés à une variation annuelle de température qui sera, au plus, de l'ordre de 6 °C alors que la variation annuelle de température de l'air dépassera 16 °C. C'est-à-dire qu'au long de l'année, *Peripatus acacioi* vit dans un habitat à température relativement constante, où l'influence thermique des saisons est grandement amortie.

En fait, cet amortissement par les sols des variations thermiques quotidiennes et saisonnières est bien connu des spécialistes de la faune terricole et pour *Peripatus acacioi*, il nous fallait seulement en déterminer les limites pour les appliquer à l'élevage en laboratoire. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) en a très justement exprimé les avantages : « Le sol, mauvais conducteur, est un excellent refuge biologique. Son inertie sous ce rapport, fera de lui une cave en été et une serre en hiver. Il sera de ce fait, le biotope de prédilection des animaux fragiles ». Cette particularité écologique s'adapte bien au cas de *Peripatus acacioi* qui, également à ce point de vue, peut être rattaché à la faune du milieu terricole.

#### — Humidité.

Nous avons examiné le problème de l'eau dans des échantillons du sol de plusieurs habitats en fonction, d'une part de leur teneur en eau, d'autre part de leur capacité au champ.

La moyenne du pourcentage d'eau en poids, pour des échantillons provenant de sept habitats différents dont la profondeur variait de 20 à 40 cm, est égale à 24,6 % en hiver, les mesures individuelles oscillant entre 20,5 et 30,3 %. Ces données prouvent que même en pleine saison sèche, les Péripatés se trouvent dans des zones encore très riches en eau. En été, la moyenne est plus forte et atteint 27,9 %, les mesures individuelles variant de 22,5 à 34,8 %. KENNERLY (1967) a montré que dans les terriers de *Geomys* et de *Heterocephalus*, l'humidité se maintient au voisinage de la saturation, même quand la teneur en eau du sol descend à

1 %. Avec les fortes teneurs relevées ici, dans les divers habitats de *Peripatus acacioi*, il est évident que, hiver comme été, cette espèce vit en atmosphère saturée d'humidité.

La capacité au champ est, pour un sol détrempe par un excès d'eau, la quantité d'eau retenue quand le drainage vers le bas devient très lent (PIPER, 1947). Cette capacité représente donc la quantité maxima d'eau capillaire retenue par le sol, augmentée de la plus grande partie de l'eau de gravité (DUCHAUFOR, 1965). Pour des échantillons de sol provenant de huit habitats différents dont la profondeur variait de 20 à 40 cm, la moyenne de la capacité au champ est de 37,1 %, les mesures individuelles variant de 29,3 à 41,9 %. Donc, dans tous les cas considérés, la capacité au champ présente une valeur relativement élevée. Ce résultat peut être rapproché du fait que pendant les fortes pluies de l'été, on rencontre fréquemment les Péripates dans des sols paraissant imbibés d'eau, comme dans l'exemple de la figure 8.

#### — Evaporation.

La température du sol est en relation avec sa teneur en eau : les sols humides sont froids (DUCHAUFOR, 1965), en grande partie parce qu'une forte proportion de l'énergie calorifique est utilisée par l'évaporation.

Comme il était prévisible, l'étude climatologique de Ouro Preto a montré que les courbes des moyennes mensuelles de l'évaporation et de l'humidité coïncident, l'une variant parfaitement en proportion inverse de l'autre. A l'échelle quotidienne, on peut s'attendre à un phénomène semblable et suivre indirectement les variations de l'évaporation par l'enregistrement continu de la température et de l'humidité de l'air. De tels graphiques réalisés par la Station Agronomique de Tripuí nous ont permis de choisir un exemple de quatre jours chauds consécutifs d'octobre, avant l'arrivée des pluies, pendant lesquels les températures maximales allaient de 23 à 31 °C. De même nous avons retenu un exemple de quatre jours froids successifs de juin, avec des températures maximales ne dépassant pas 20 °C et des minimales de l'ordre de 5 °C. Des 96 heures correspondant aux quatre jours froids, les périodes nocturnes où l'humidité atteint le point de saturation représentent 61 heures et sont donc prédominantes ; la diminution diurne de l'humidité relative ne descend pas au-dessous de 56 %. Pour les quatre jours chauds, ce sont au contraire les périodes diurnes à atmosphère non saturée qui prédominent, totalisant 65 heures ; l'humidité relative descend nettement plus bas, au-dessous de 30 % pour le deuxième et le troisième jour.

Il faut rappeler qu'à Ouro Preto, la moyenne mensuelle de

l'évaporation présente deux maximums au cours de l'année, dont un en janvier, en pleine période des pluies. Ceci s'explique par le fait que janvier marque aussi le maximum des températures, ce qui accélère fortement le cycle atmosphérique de l'eau. Finalement, quand les jours chauds auraient tendance à faire monter la température des habitats qui, en été, sont plus proches de la surface du sol, l'augmentation de l'évaporation dans les sols humides produit une plus grande absorption de chaleur. L'évaporation compense en quelque sorte, l'augmentation de la température de l'air et maintient la température des habitats autour du niveau habituel déjà décrit.

### 3) *Caractères physiques.*

En ce qui concerne les principaux caractères physiques des sols abritant *Peripatus acacioi*, nous avons limité leur examen à la texture, à la teneur en matières solubles, à la perte au feu et au pH.

#### — *Texture.*

La texture, ou composition granulométrique, constitue un des caractères physiques les plus importants des sols. Elle est définie d'après la proportion des éléments du sol classés par catégorie de grosseur. Les méthodes de détermination de la texture constituent l'analyse mécanique des sols.

Nous avons choisi quatre habitats qui différaient assez sensiblement les uns des autres par l'apparence de leur sol. Pour chacun, l'analyse mécanique a porté sur un échantillon de sol sec pesant 10 g. Nous n'avons pas jugé utile de transcrire ici le tableau des données numériques, mais ces dernières montrent que sur quatre échantillons, il y a trois sortes de texture. Un habitat situé vers 10 cm de profondeur possède un sol à texture de limon argileux. Deux autres, respectivement localisés à 10 et 20 cm de profondeur, sont constitués par une argile sableuse. Le sol du dernier échantillon provenant d'un habitat à 60 cm de profondeur, offre une texture argileuse. Ces résultats correspondent bien avec le fait qu'on rencontre l'espèce dans des sols assez variés quant à l'aspect des éléments granulaires. Il semble donc que la texture des sols ne constitue pas un facteur déterminant, dans la mesure où elle est compatible avec l'existence d'un réseau de fissures et d'alvéoles dans lequel les animaux puissent se réfugier et circuler.

#### — *Teneur en matières solubles.*

La teneur en matières solubles a été dosée sur des échantillons de sol provenant de neuf habitats différents situés à des profondeurs variant de 10 à 60 cm. La valeur minimale obtenue est de 2,64 %

et la maximale de 8,02 %, c'est-à-dire que dans l'échantillonnage considéré, la teneur en matières solubles varie en gros du simple au triple. Les autres résultats se distribuent entre ces deux extrêmes, indépendamment de la profondeur des habitats correspondants.

— *Perte au feu.*

La perte au feu déterminée pour des échantillons secs de sols provenant de sept habitats différents montre une grande variation allant de 2,3 à 14,7 %. Le dosage de la matière organique totale par calcination n'est significatif que dans des sols très riches en matières organiques ou pauvres en argile, sinon la diminution de poids provoquée par la perte au feu représente, outre le poids des matières organiques, celui du CO<sub>2</sub> perdu par les carbonates et celui de l'eau de constitution des argiles. Cette perte au feu sera donc faible dans un sol de texture sableuse où elle sera limitée à la matière organique totale. Elle sera forte au contraire dans un sol à texture argileuse, car le poids de l'eau de constitution des argiles est de l'ordre de 10 %. Dans le cas des habitats de *Peripatus acacioi*, il est évident que si la texture des sols est variable, il en sera de même de la perte au feu, ce qui se vérifie en effet dans nos résultats. Les échantillons à perte au feu égale ou supérieure à 10 % sont de texture argileuse tandis que ceux à faible perte au feu, de l'ordre de 2 à 3 %, sont surtout riches en sables. Plusieurs échantillons à perte au feu comprise entre 6 et 7 % doivent correspondre à des argiles sableuses.

— *pH.*

Nous avons déterminé le pH pour douze échantillons de sol provenant d'habitats différents. La moyenne obtenue est égale à  $5,53 \pm 0,08$ , les mesures individuelles variant de 5,2 à 6,1. Par ailleurs, avec le sol de deux habitats rencontrés dans la zone de forêt tropicale localisée à une douzaine de kilomètres de Tripuí et dont il est question plus haut, nous avons obtenu des pH égaux à 5,1 et 5,2.

Apparemment, les sols abritant *Peripatus acacioi* présentent une réaction acide et un pH du même ordre de grandeur entre 5,1 et 6,1.

4) *Faune environnante.*

Nous ne prétendons pas donner ici une liste exhaustive de la faune qui accompagne *Peripatus acacioi* dans les galeries des sols de la vallée de Tripuí, mais simplement en signaler quelques représentants fréquents. Leur identification est d'une précision très

irrégulière selon que les groupes sont plus ou moins bien connus; elle dépend surtout de la rencontre ou non d'un spécialiste. A cet égard, qu'il nous soit permis de remercier ceux qui nous ont apporté leur collaboration, dont les noms sont cités à propos des groupes qu'ils ont bien voulu examiner.

En ce qui concerne les vers de terre que l'on rencontre en abondance lors de la fouille des talus, fousseurs et dispersés dans toute la masse du sol, ils sont naturellement sans rapport particuliers avec le réseau des cavités de ce dernier. Ils comprennent trois espèces, déterminées par RIGHI, dont deux Glossoscolecidae : *Pontoscolex corethrurus* (Fr. Müller, 1857), *Thamnodrilus parini* Righi, 1969, et un Megascolecidae : *Pheretima indica* (Horst, 1883). Par contre, une grande planaire terrestre, *Geoplana applanata* Graff, 1899, identifiée par FROEHLICH, est tout à fait caractéristique du biotope à *Peripatus acacioi*.

Ce sont les Arthropodes qui forment la plus grande partie de la faune environnant les Péripates dans les galeries du sol. Les Arachnides les plus typiques sont des opilions appartenant aux Gonyleptidae : il est rare de rencontrer des Onychophores sans en observer un certain nombre dans le voisinage immédiat, au point que toute personne ayant quelque habitude de la chasse au *Peripatus acacioi*, redouble d'attention quand elle découvre une cavité riche en opilions de cette famille. SOARES y a distingué cinq espèces; deux d'entre elles sont des Gonyleptinae, identifiées en tant que *Paragonyleptes antiquus* (Mello-Leitão, 1934) et *Progonyleptes marmoratus* Mello-Leitão, 1940; des trois autres, qui appartiennent à la sous-famille des Pachylinae, l'une est *Currala spinifrons* Roewer, 1927, tandis que les deux autres, qui sont du genre *Discocyrtus*, devront faire l'objet d'une étude ultérieure. Moins caractéristique, une espèce de la famille des Phalangodidae a également été récoltée : *Phalangodella hirsuta* Soares et Soares, 1970.

Les scorpions sont relativement fréquents, avec deux espèces déterminées par LUCAS. L'une, de la famille des Buthidae : *Tityus bahiensis* (Perty, 1830), est la seule du genre connue dans la région; vivant davantage à la surface du sol, sous les pierres, les morceaux de bois, etc., elle semble assez accidentelle dans le milieu terricole. Par contre, l'autre espèce, de la famille des Bothriuridae : *Bothriurus signatus* Pocock, 1893, de plus petite taille, est souvent trouvée dans le même réseau de galeries que les Péripates. A ce sujet, il est intéressant de signaler que CEKALOVIC (1966), au Chili, ait constaté en deux galeries distinctes, la présence d'un Onychophore Peripatopsidae : *Opisthopatus blainvillei* (Gay et Blanchard, 1847) à côté d'un scorpion Bothriuridae : *Centromachetes pococki* (Kraepelin, 1894) et d'opilions Gonyleptidae. Par ailleurs, comme cela sera

exposé dans la discussion, *Bothriurus signatus* doit être le principal responsable des cicatrices parfois existantes sur le corps de *Peripatus acacioi*.

Parmi les araignées, également examinées par LUCAS, deux genres de Labidognathes : *Ctenus* et *Lycosa* ont été relevés assez fréquemment ainsi que des Mygalomorphes de la famille des Ctenizidae.

Les Myriapodes ont été étudiés par DEMANGE. Comme Diplopodes, il a reconnu, chez les Cambaloidea : *Pseudoannolene longicornis* (Porath) *sebastianus* Brölemann, 1929 et chez les Polydesmoidea : *Orthomorpha gracilis* (C.L. Koch, 1847) ainsi que des femelles de Strongylosomides indéterminables car la systématique en est établie d'après les organes copulateurs mâles. Comme Chilopodes, il a identifié, chez les Scolopendridae : *Otostigmus (Parotostigmus) tibialis* Brölemann, 1902, et chez les Cryptopidae : *Cryptops galathea* Meinert, 1886.

Chez les Insectes, une espèce de blatte : *Parahormetica tumulosa* Brunner, est aussi typique des biotopes à *Peripatus acacioi* que les planaires terrestres et les opilions; une autre espèce : *Epilampra thunbergi* Princis est beaucoup moins abondante. Nous devons la détermination des Blattidae à l'obligeance de ROCHA E SILVA ALBUQUERQUE. Parmi les Coléoptères, examinés par REICHARDT, les plus fréquents sont des Carabidae prédateurs, caractéristiques des endroits cachés et obscurs du sol, dont la liste est la suivante :

- Tribu Lachnophorini : *Stenocheila bicolor* (Liebke, 1932);
  - Tribu Harpalini : *Polpochila* sp.; *Athrostictus* sp.; *Anisotarsus* sp.;
  - Tribu Galeritini : *Galerita stenodera* Chaudoir, 1854; *Galerita brasiliensis* Dejean, 1826; *Galerita coeruleipennis* Chaudoir, 1861.
- Par ailleurs, les larves d'un Scarabeidae Melolonthinae probablement du genre *Phyllophaga* sont également très communes.

Quelques groupes, à nombre réduit de représentants dans les cavités du sol, n'ont pas été soumis à l'examen d'un spécialiste, comme les Thysanoures, les Orthoptères Gryllidae, un certain nombre de larves d'Insectes où dominaient les Coléoptères, et les Crustacés Isopodes terrestres.

CANCELA DA FONSECA a établi la distribution des microarthropodes selon les principaux groupes. Sur 304 exemplaires, il a trouvé 162 Acariens dont 98 Oribates, 79 Collemboles dont 63 Isotomides et 16 Entomobryides, le reste comprenant des Coléoptères Staphylinides, des larves surtout de Coléoptères, des petits Myriapodes, etc. Ce sont donc les Acariens Oribates et les Collemboles Isotomides qui prédominaient dans cette microfaune.

## DISCUSSION

Les Onychophores sont des animaux fragiles qui dépendent étroitement d'un habitat très spécialisé. Selon LAWRENCE (1953), les captures de *Péripates* se font surtout en forêt, mais BRINCK (1957) précise que certaines espèces se trouvent en région dépourvue de végétation dense, s'il y a une source d'eau à proximité. De nombreux auteurs ont fourni des informations sur les habitats où avaient été récoltés des Onychophores, certains relatant leur expérience propre, la plupart transcrivant des récits de voyageurs ou répétant des observations déjà publiées. De la compilation de toutes ces données, dont l'énumération bibliographique serait fastidieuse, il ressort que les *Péripates* sont principalement rencontrés sous le couvert d'une forêt tropicale, au niveau de morceaux de bois tombés à terre, en décomposition, ou de vieilles souches, soit au contact du sol, à leur face inférieure, soit sous leur écorce, soit dans des galeries laissées par des insectes xylophages, soit dans les espaces provenant de la désagrégation du bois. On relève cependant quelques cas particuliers, comme l'existence d'Onychophores sous des pierres (ERNST, 1881; OAKLEY, 1883; SEDGWICK, 1888; KEMP, 1914; ANDREWS, 1933; HILTON, 1946), sous des feuilles mortes (KENNEL, 1883; WILLEY, 1898; EVANS, 1901; LYNN, 1936), parmi les herbes (GERVAIS, 1838; MORITZ, 1839), dans des racines (WILLEY, 1898), à la base de feuilles de Broméliacées (BOUVIER, 1905; PICADO, 1911; BEEBE et CRANE, 1947), dans des galeries de termites (CLAUDE-JOSEPH, 1928; CARVALHO, 1942) ou même dans les profondeurs d'une grotte d'Afrique du Sud (LAWRENCE, 1931), les animaux de ce dernier cas présentant les adaptations cavernicoles habituelles avec absence des yeux, de la pigmentation et allongement des appendices. Il semble donc que *Peripatus acacioi* constitue un cas original en ce sens qu'elle est la première espèce étudiée à occuper un habitat franchement terricole.

Les Onychophores sont si dépendants des étroites conditions de leur habitat que la modification des caractères d'une région, en particulier l'incendie ou la coupe d'une forêt, suffit à en faire disparaître une population ou même une espèce. Ainsi, il semble que *Peripatopsis leonina* Purcell, 1899, dont la localité a été modifiée par des incendies et une plantation de pins, soit maintenant une espèce disparue (LAWRENCE, 1931; BRINCK, 1957). A ce propos, LAWRENCE (1950) a pu écrire : « *Peripatus* is prisoner of its own limited environment and it can not escape from the forest or exist outside of it. Thus, wherever man encroaches upon the indigenous

forests with his cities and agriculture, *Peripatus* has disappeared ». Pourtant, quelques espèces sont capables de se maintenir hors de la forêt. Certaines apparaissent dans les cultures avoisinantes, comme *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason, 1879) en Afrique du Sud (BRINCK, 1957) ou comme *Peripatus torquatus*, découverte par KENNEL (1883) à la Trinité, dans une plantation de cacaoyers. ERNST (1881) a obtenu une cinquantaine de *Peripatus edwardsii* Blanchard, 1847, sous des décombres accumulés dans le jardin de l'Université de Caracas. ANDREWS (1933) cite la capture de quelques Péripates, par GOSSE, à la Jamaïque, sous des pierres, dans une région incendiée où la végétation n'avait pas encore repoussé. Cependant, dans tous ces exemples, la forêt tropicale est à proximité, et un cas comme celui du *Peripatopsis capensis* (Grube, 1866) récolté par PURCELL (1900) loin de toute région boisée, sous des pierres, reste rare. Or *Peripatus acacioi* existe non seulement dans des zones où la forêt tropicale a disparu depuis longtemps, mais encore dans les terrains de culture d'une station agronomique; cette espèce a même été capturée plusieurs fois en pleine ville de Ouro Preto, dans les talus qui bordent les rues ou les jardins.

Reste à savoir si *Peripatus acacioi* ne serait pas à l'origine, une espèce qui occupait l'habitat classique du phylum, dans les restes végétaux de la forêt, et qui aurait survécu au déboisement en se réfugiant dans le sol et en devenant secondairement terricole. En effet, DAKIN (1920) signale qu'en Australie, à la saison sèche, il n'a pu trouver de *Peripatoides*; il suppose que les animaux s'abritent alors dans la profondeur du sol ou des troncs d'arbres en décomposition. ZACHER (1933) précise que certaines espèces ont, à la saison défavorable, une période d'inactivité qu'elles peuvent passer sous les pierres ou dans le sol. Mais *Peripatus acacioi* peut être aussi une espèce qui a survécu au déboisement parce qu'elle était déjà terricole du temps de la forêt primitive. En recherchant cette espèce dans les lambeaux de forêt récemment reconstitués sur les pentes de la vallée de Tripuí, nous avons constaté qu'elle y occupe le même habitat que dans les terrains dénudés. Cela n'a d'ailleurs pas grande signification car les conditions de cette forêt secondaire ne sont certainement pas comparables à celles de la forêt primitive : l'humidité du climat a dû diminuer avec la disparition des grandes surfaces boisées; les espèces d'arbres, leur âge, leur taille, sont autres et corrélativement, la couverture végétale, l'isolement thermique et hygrométrique, la quantité de bois tombée à terre, sont différents. Par contre, dans les zones d'accès difficile où la forêt primitive subsiste, le fait d'avoir retrouvé *Peripatus acacioi* exactement dans le même type de milieu terricole qu'à Tripuí, permet d'envisager que la seconde hypothèse est la plus probable. En effet, en dehors des conditions climatiques, on peut admettre que

ces restes de forêt originale offrent des conditions assez semblables à celles qui régnaient avant le déboisement, principalement en ce qui concerne les débris végétaux. L'espèce *Peripatus acacioi* aurait donc bien supporté le déboisement parce qu'elle habitait déjà le milieu terricole, c'est-à-dire un milieu beaucoup plus protégé et constant que celui de la forêt tropicale. Il est d'ailleurs bien connu que le milieu terricole fut très stable au cours des temps et qu'il a fonctionné comme un milieu conservateur pour un certain nombre de lignées primitives (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951) auquel on peut certainement ajouter l'espèce dont il s'agit.

Les Onychophores, qui ne peuvent être séparés des étroites conditions de leur habitat sans conséquences létales, sont considérés comme incapables d'entreprendre de grandes migrations ou de supporter de longs transports. Leur ancienneté étant considérable, ils sont regardés comme des relictés n'existant que dans les anciennes parties du monde dont les conditions géologiques et climatiques ont été peu perturbées. Aussi a-t-il été attribué un grand intérêt à leur distribution géographique, notamment en ce qui concerne les discussions sur le Continent de Gondwana et sur le Géosynclinal Mésogéen (BRUES, 1923; GRAVIER et FAGE, 1925, 1926; ZACHER, 1933; MARCUS, 1937; CUENOT, 1949; VACHON, 1953, 1954; BRINCK, 1957). Pour CUENOT (1949), les Onychophores ont une répartition étendue et discontinue qui ne peut s'expliquer que par d'amples connexions continentales aujourd'hui disparues. Ils ne peuvent exister dans des zones impliquant une dispersion accidentelle, comme les îles océaniques, cet auteur citant l'exemple de l'île de la Barbade où les Onychophores sont absents alors qu'ils sont fréquents dans les autres Antilles. Si ces notions restent valables à l'échelle géologique et planétaire, par contre, il faut reconsidérer l'impossibilité d'un transport fortuit en fonction de l'habitat terricole de certaines espèces. Ainsi, FROEHLICH (1963) a récemment mis fin à la validité de l'exemple ci-dessus en publiant la découverte de Péripates à la Barbade. Dans ce cas, on peut imaginer le transport en longue durée des animaux, entre autres, dans la terre humide enveloppant les racines des plantes qui ont fait l'objet de tant d'échanges entre les îles des Caraïbes.

La plupart des auteurs qui ont récolté des Péripates dans la nature reconnaissent que trois conditions sont nécessaires à la présence de ces animaux : une forte humidité, une température pas trop élevée et des anfractuosités pour satisfaire à leur photophobie et à leur thigmotactisme. La plus fréquemment citée est l'humidité car les Péripates présentent une perte d'eau encore plus accentuée que celle des lombrics (MANTON et RAMSAY, 1937). Ils sont ainsi dans la dépendance d'une atmosphère très humide (MORRISON, 1946; BURSELL et EWER, 1950; DODDS et EWER, 1952) et limitent

leur distribution à des zones protégées du dessèchement, fréquemment à proximité d'une accumulation d'eau quelconque (rivière, marécage, nappe phréatique, etc.). Les rares exemples de capture en milieu sec n'offrent aucune précision sur la réelle valeur de l'humidité. Quant à la citation de ZACHER (1933) sur une espèce vivant en pleine région aride de l'Australie, comme le remarque BRINCK (1957) très justement, elle devrait faire l'objet d'une vérification.

Au sujet de la température, dès la fin du siècle passé, en essayant de transporter des Onychophores depuis la Nouvelle Zélande jusqu'en Angleterre, il fut constaté que ces animaux sont très sensibles à la chaleur (SEDGWICK, 1888). Par contre, ils semblent capables de supporter d'assez basses températures, puisque certaines espèces se rencontrent en altitude, respectivement à 1 500 m (LYNN, 1936; HOLLIDAY, 1942), 2 000 m (BRUES, 1917) et même à 2 500 m (LAWRENCE, 1947), parfois dans des régions couvertes de neige pendant plusieurs mois de l'année. MANTON (1938 b) a récolté des *Peripates* sous des pierres et des écorces qui étaient couvertes de givre pendant la nuit. Cependant, aucune mesure précise sur le microclimat de ces habitats n'a été rapportée. A Ouro Preto, durant les nuits d'hiver, le thermomètre peut descendre au voisinage de 0 °C. Mais *Peripatus acacioi* est protégé par l'inertie thermique du sol dans lequel il se trouve à une température bien supérieure à celle de l'air. Nous avons pu mesurer, au lever d'une froide journée d'août, une température de 13,2 °C dans un habitat abritant plusieurs individus, alors que la température de l'air était seulement de quelques dixièmes de degré au-dessus de zéro. Par ailleurs, au laboratoire, nous avons maintenu des animaux à une température constante de 13 °C. En longue durée, à cette basse température, ils cessent de s'alimenter, leurs exuviations deviennent moins fréquentes tandis qu'un taux de mortalité assez considérable s'établit au bout de quelques mois. Toutes ces perturbations sont éliminées par un retour à 18 °C. Placés à une température encore plus basse, de l'ordre de 10 °C, les animaux meurent en quelques semaines. Il faut donc faire une distinction entre la résistance au froid durant les quelques heures d'un refroidissement nocturne, dont les animaux se récupèrent dans la journée, et la permanence au froid en longue durée qui leur est nettement préjudiciable, au moins en ce qui concerne l'espèce ici considérée.

En relation avec la grande constance thermique de l'habitat, nous avons pu constater au laboratoire que *Peripatus acacioi* est très sensible aux oscillations rapides de température. Des animaux maintenus à température ambiante avec des différences de 6 à 8 °C entre le jour et la nuit, cessent de s'alimenter au bout de quelques semaines et meurent en quelques mois, le plus souvent à la suite

d'accidents d'exuviation ou de parturition. Au contraire, placés dans une armoire isotherme à température réglée autour de 18 °C, avec une oscillation quotidienne ne dépassant pas 1 °C, les animaux peuvent être conservés en élevage pendant des années, et c'est cette température qui a été adoptée pour l'élevage expérimental de *Peripatus acacioi*. La valeur absolue de la température est d'ailleurs moins importante que sa constance, car des animaux maintenus à température constante de 16 °C ou de 22 °C se portent bien alors qu'ils commencent à manifester certaines perturbations après quelques semaines à une température oscillant quotidiennement entre 16 et 22 °C.

Les mœurs nocturnes des Onychophores ont été remarqués dès 1874 par MOSELEY et leur photophobie accentuée a souvent été citée depuis. Placés soudainement en forte intensité lumineuse, ils cessent toute activité en cours pour fuir à la recherche de recoins obscurs. MANTON (1938 b) a précisé qu'ils sont insensibles à la lumière rouge, mais HOLLIDAY (1942) a contesté cette information. ALEXANDER (1957) a montré que le rythme d'activité nocturne des Onychophores persiste dans l'obscurité permanente, mais qu'il est réversible si l'on inverse la période d'illumination. Dans certaines circonstances exceptionnelles, les Péripates peuvent adopter une attitude qui ne soit pas lucifuge en forte intensité lumineuse. CARVALHO (1942) a observé en plein jour le déplacement d'animaux qui fuyaient un habitat en voie d'inondation. Des animaux affamés peuvent manger en pleine lumière (HUTTON, 1876); nous avons ainsi photographié le repas de Péripates sous une illumination de 1 000 watts. De même, un film de biologie (LAVALLARD et CAMPIGLIA, 1974) impliquant des scènes à fort grandissement en intense illumination, a pu être réalisé avec *Peripatus acacioi*, en plaçant toutefois des filtres anticalorifiques devant les lampes. A cet égard, il serait intéressant d'étudier la part qui revient aux radiations calorifiques dans la photophobie des Onychophores.

STEEL (1896), DAKIN (1920) et MANTON (1938 a) ont remarqué que dans une même région, la distribution d'une population de Péripates était très irrégulière, ce que nous avons souvent constaté nous-mêmes à Ouro Preto. Certains talus qui présentent les conditions favorables à *Peripatus acacioi*, en contiennent effectivement un certain nombre d'exemplaires alors que d'autres talus, apparemment comparables en tous points aux précédents, en sont complètement dépourvus. D'après les quelques caractères du sol de divers habitats que nous avons examinés, il n'y a que le pH qui montre une certaine constance, autour de 5,5. Divers auteurs ont signalé que la présence d'une couche d'humus sous les morceaux de bois ou sous les pierres abritant des Onychophores était une condition presque toujours réalisée. Comme en général, le tapis

d'humus des forêts correspond à une zone acide du sol, peut-être y a-t-il une exigence particulière des Onychophores vis-à-vis d'une certaine acidité du substrat des habitats qui pourrait rendre compte de leur apparente irrégularité de distribution.

Le petit nombre de données sur la faune environnant les Péripates est compensé par la diversité géographique des localités considérées. En Nouvelle-Galles du Sud, STEEL (1896) associe les Onychophores à la faune cryptozoïque, c'est-à-dire à l'ensemble des animaux cachés habitant au niveau du sol des forêts, à l'obscurité, sous les écorces, sous les branches ou les troncs tombés à terre, sous les pierres, dans les restes en décomposition de divers végétaux, etc. Il souligne la proximité de planaires terrestres dont l'abondance semble proportionnelle à celle des Péripates. Associés à une espèce chilienne, JOHOW (1911) relève des myriapodes (*Julus*; *Polydesmus*), des opilions (*Gonyleptes*), divers coléoptères, des orthoptères, de nombreux termites, des planaires terrestres (*Polycladus*; *Geoplana*), des gastropodes pulmonés et un batracien. En Afrique du Sud, LAWRENCE (1950) cite des isopodes et des amphipodes terrestres, des opilions, des araignées, des acariens, des scorpions, des myriapodes, des collemboles et divers autres insectes, des gastropodes pulmonés et un genre de planaire triclade (*Artiocotylus*). En y ajoutant nos propres observations, il ressort de ces considérations faunistiques que certains groupes comme les opilions et les planaires terrestres sont toujours présents, paraissant caractéristiques des biotopes à Péripates. Au sujet des termites, alors que d'autres espèces d'Amérique du Sud semblent les rechercher (CLAUDE-JOSEPH, 1928; CARVALHO, 1942), *Peripatus acacioi* n'est jamais trouvé dans leurs galeries, pas plus d'ailleurs que dans celles des fourmis. Tout se passe comme si ces deux types d'insectes sociaux étaient localisés dans un système de galeries sans rapports avec le réseau des cavités habité par *Peripatus acacioi*.

HOLLIDAY (1942) et LAWRENCE (1950) ont remarqué que certains Péripates portent de grandes cicatrices sur le corps et sur les lobopodes qui peuvent être plus ou moins amputés. Pour ces auteurs, l'origine des cicatrices qui suggèrent de sévères blessures, reste inconnue. En Australie, STEEL (1901) a fréquemment observé que les Péripates constituent une proie facile pour les grandes planaires terrestres. Au Brésil, CARVALHO (1942) a vu des diplopodes en train de dévorer des individus d'une espèce qu'il venait de découvrir, *Peripatus heloisae* Carvalho, 1941. Chez *Peripatus acacioi*, apparaissent aussi des cas d'individus ayant été plus ou moins largement mutilés. Cependant, certaines de leurs cicatrices, de petite taille et souvent nombreuses, sont assez uniformes et peuvent correspondre assez fidèlement à des blessures causées par des pédipalpes de scorpion. De plus, lors de la réalisation du film

cité plus haut, nous avons pu constater, en tournant les scènes sur l'habitat, que *Peripatus acacioi* est très sensible à la proximité de *Bothriurus*. En effet, d'autres arthropodes, comme des opilions, de grandes araignées, de lourdes blattes peuvent lui passer sur le corps sans entrainer de réaction particulière. Au contraire, le simple contact d'un *Bothriurus* provoque un jet de glu défensif immédiat, comme si le Périplate reconnaissait spécialement le scorpion, probablement à partir de sensations chimiques. Cette glu est d'ailleurs d'une notable efficacité, car non seulement elle immobilise le scorpion en le collant au substrat, mais encore elle lui obstrue les orifices pulmonaires. Plus le scorpion se débat, plus il se prend dans la glu tandis que, généralement, le Périplate s'éloigne. Nous ne pouvons préciser si *Bothriurus signatus* est prédateur de *Peripatus acacioi*. D'après des expériences en laboratoire, la glu est souvent fatale pour le scorpion. L'affrontement entre les deux espèces peut fort bien résulter de l'agressivité habituelle des pédipalpes du scorpion lors de rencontres fortuites qui, dans l'étroitesse des galeries du sol, doivent être relativement communes. De toute façon, *Bothriurus signatus* doit être le principal responsable des cicatrices relevées sur le corps des Périplates. Cela n'exclut d'ailleurs pas la possibilité d'agressions de la part des géoplanides, des grands diplopodes ou de *Tityus bahiensis*, mais aucune observation n'a encore été réalisée à ce sujet.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions très sincèrement la Fondation GORCEIX et particulièrement le Pr. JOSÉ RAMOS DIAS, surintendant, pour toutes les facilités si aimablement offertes lors des excursions que nous réalisons régulièrement à Ouro Preto. Nous adressons également nos remerciements à notre dévoué chasseur d'Onychophores, M. JOSÉ ADAIR PINHEIRO dont le savoir empirique a toujours suscité notre grande admiration.

#### RÉSUMÉ

La population en étude de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus est localisée près de Ouro Preto (Etat de Minas Gerais, Brésil), vers 1 170 m d'altitude, dans la vallée de Tripuí, déboisée depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle. Le climat s'y caractérise par deux saisons distinctes, un été doux, nuageux et pluvieux, d'octobre à mars, et un hiver sec à ciel clair, dont la température moyenne ne dépasse pas 10 °C, d'avril à septembre. L'habitat de *Peripatus acacioi*, terricole, est

constitué par des cavités du sol où règnent une humidité à saturation, une clarté très faible ou nulle et une température constante inférieure à 20 °C. Pendant la saison sèche, les Pérípates se groupent dans les galeries restées humides de la profondeur du sol. Au retour des pluies, ils remontent près de la surface du sol et se dispersent. Les principaux caractères physiques du sol sont variables avec les habitats; seul le pH montre une certaine constance avec une valeur moyenne de  $5,5 \pm 0,08$ . Une planaire terrestre, plusieurs espèces d'opiliions Gonyleptidae et une espèce de blatte sont les représentants les plus caractéristiques de la faune associée à *Peripatus acacioi*.

#### RESUMO

A população em estudo de *Peripatus acacioi* MARCUS e MARCUS está localizada perto de Ouro Preto (Estado de Minas Gerais, Brasil), a cerca de 1 170 m de altitude, no vale de Tripuí, desmatado desde o século 18. O clima é caracterizado por duas estações distintas, um verão ameno, encoberto e chuvoso, de Outubro à Março, e um inverno sêco, de ceú claro, com temperatura média que não ultrapassa 18 °C, de Abril à Setembro. O habitat de *P. acacioi*, terrícola, é constituído pelas cavidades do solo onde reina uma umidade à saturação, uma claridade muito fraca ou nula e uma temperatura constante inferior à 20 °C. Durante a estação sêca, os *Peripatus* se agrupam nas galerias que, na profundidade de solo, permaneceram úmidas. Com o retôrno das chuvas, eles voltam perto da superfície do solo e se dispersam. As principais características de solo são variáveis com os habitats; sòmente o pH mostra uma certa constância com um valor médio de  $5,5 \pm 0,08$ . Os representantes mais típicos da fauna associada ao *P. acacioi* são um planária terrestre, varias espécies de opiliões Gonyleptidae e uma espécie de barata.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER, A.J., 1957. Notes on Onychophoran behaviour. *Ann. Natal Mus.*, 14 : 35-43.
- ANDREWS, E.A., 1933. *Peripatus* in Jamaica. *Q. Rev. Biol.*, 8 : 155-163.
- AZEVEDO, E.G. de, 1960. Vegetação. In : Atlas do Brasil (Geral e Regional). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

- BEEBE, W. & J. CRANE, 1947. Ecology of Rancho Grande, a subtropical cloud forest in Northern Venezuela. *Zoologica*, N.Y., **32** : 43-59.
- BERLESE, A., 1905. Apparecchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli Artropodi. *Redia*, **2** : 85-89.
- BOUVIER, E.-L., 1905. Monographie des Onychophores (Première partie). *Anns Sci. nat. (Zool.)*, 9 sér., **2** : 1-383.
- BRINCK, P., 1957. Onychophora. In : South African animal life, B. Hansström, P. Brinck & G. Rudebeck (eds.). Almqvist and Wicksell, Stockholm, **4** : 7-32.
- BRUES, C.T., 1917. A new species of *Peripatus* from the mountains of Northern Peru. *Bull. Mus. comp. Zool., Harv.*, **61** : 383-387.
- BRUES, C.T., 1923. The geographical distribution of the Onychophora. *Am. Nat.*, **57** : 210-217.
- BURSELL, E. & D.W. EWER, 1950. On the reactions to humidity of *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason). *J. exp. Biol.*, **26** : 335-353.
- CAMPIGLIA, S. & R. LAVALLARD, 1973. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus. II. Variations du poids des animaux en fonction du sexe et du nombre de lobopodes. *Bolm. Zool. e Biol. Mar.*, N.S., **30** : 499-512.
- CARVALHO, A.L. de, 1941. Nota prévia sôbre uma nova espécie de « *Peripatus* » do Brasil Central. *Revta bras. Biol.*, **1** : 447-448.
- CARVALHO, A.L. de, 1942. Sôbre « *Peripatus heloisae* » do Brasil Central. *Bolm. Mus. nac., Rio de J. (Zool.)*, n.s., **2** : 57-89.
- CEKALOVIC, T.K., 1966. Alimentación y habitat de *Centromachetes Pococki* (Kraepelin), 1894. *Boln Soc. Biol. Concepción*, **40** : 27-32.
- CLAUDE-JOSEPH, H., 1928. Observations sur un Péripate du Chili (*Opisthopatus blainvillei* Gay-Gervais). *Anns Sci. nat.*, (Zool.), 10 sér., **11** : 285-298.
- CUENOT, L., 1949. Les Onychophores. In : *Traité de Zoologie*, P.-P. Grassé Edit. Masson et Cie, Paris, **6** : 3-37.
- DAKIN, W.J., 1920. Fauna of Western Australia. III. Further contributions to the study of the Onychophora. The anatomy and systematic position of West Australian *Peripatoides* with an account of certain histological details of general importance in the study of *Peripatus*. *Proc. zool. Soc., London*, 367-389.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1951. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie Milieu*, Suppl. **1** : 360 p. Hermann & Cie, Paris.
- DODDS, S.E. & D.W. EWER, 1952. On the rate of water loss of *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason). *Ann. Natal Mus.*, **12** : 275-278.
- DORR, J.V.N., A.L. de M. BARBOSA, G.C. SIMMONS & N. HERZ, 1959. Esboço geológico de Quadrilátero ferrífero de Minas Gerais, Brasil. Publicões esp. **1**, Dpto. nac. Prod. miner. Minist. agric. E.U. do Brasil.
- DUCHAUFOUR, P., 1965. Précis de Pédologie. Masson et Cie., Paris.
- ERNST, A., 1881. Some remarks on *Peripatus edwardsii* Blanch. *Nature*, **23** : 446-448.
- EVANS, R., 1901. On two new species of Onychophora from the Siamese Malay States. *Q. Jl microsc. Sci.*, **44** : 473-538.

- FROEHLICH, C.G., 1963. A *Peripatus* from Barbados. *Bolm. Fac. Filos Ciênc. Univ. S Paulo, (Zool.)*, **24** : 325-334.
- FROEHLICH, C.G., 1968. On some Brazilian Onychophores. *Beitr. neotrop. Fauna*, **5** : 160-171.
- GERVAIS, P., 1838. Sur le genre Périplate. *Ann. Anat. Physiol.*, **2** : 309-315.
- GRAVIER, C. & L. FAGE, 1925. Remarques sur la distribution géographique des Périplates. *Bull. Assoc. fr. Avanc. Sci.*, **17** : 725-727.
- GRAVIER, C. & L. FAGE, 1936. La collection des Onychophores (Périplates) du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. In : Bouvier. Livre jubilaire, Paris, 39-42.
- HERZ, N. & C.V. DUTRA, 1958. Preliminary spectrochemical and age determination results on some granitic rocks of the Quadrilátero ferrífero, Minas Gerais, Brazil. *Bolm Soc. bras. Geol.*, **7** : 81-95.
- HILTON, W.A., 1946. Remarks on the habitat of *Peripatus* on Barro Colorado Island, C.Z., *J. Ent. Zool.*, **38** : 27.
- HOLLIDAY, R.A., 1942. Some observations on Natal Onychophora. *Ann. Natal Mus.*, **10** : 237-244.
- HUTTON, F.W., 1876. On *Peripatus novae-zealandiae*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 4 ser., **18** : 361-369.
- JOHOW, F., 1911. Observaciones sobre los onicoforos chilenos. *Boln Mus. nac. Chile*, **3** : 79-99.
- KEMP, S., 1914. Onychophora. *Rec. Indian Mus.*, **8** : 471-492.
- KENNEL, J., 1883. Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad. *Arch. zool.-zootom. Inst. Würzburg*, **6** : 259-286.
- KENNERLY, T.E., 1967. Microenvironmental conditions of the pocket gopher burrow. *Tex. J. Sci.*, **16** : 395-441.
- LAVALLARD, R. & S. CAMPIGLIA, 1973. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus. II. Pourcentage des sexes et variations du nombre des lobopodes dans un échantillonnage de plusieurs centaines d'individus. *Bolm. Zool. e Biol. Mar.*, **30** : 483-498.
- LAVALLARD, R. & S. CAMPIGLIA, 1974. *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus, Onychophore du Brésil. Films sci. méd. fr., 1974-1975, Direct. gén. Rel. cult. sci. tech., Paris, 131.
- LAWRENCE, R.F., 1931. A new Peripatopsid from the Table Mountain Caves. *Ann. S. Afr. Mus.*, **30** : 101-107.
- LAWRENCE, R.F., 1947. Note on a new species of *Opisthopatus* (Onychophora). *Ann. Natal Mus.*, **11** : 165-168.
- LAWRENCE, R.F., 1950. *Peripatus*, a living museum of antiquities. *Afr. wild Life*, **4** : 112-120.
- LAWRENCE, R.F., 1953. The biology of the cryptic fauna of forests. With special reference to the indigenous forests of South Africa. A.A. Balkema, Edit., Cape Town & Amsterdam.
- LYNN, W.G., 1936. A new location for *Peripatus* in Jamaica. *Psyche, Camb.*, **43** : 119-125.
- MANTON, S.M., 1938 a. Studies on the Onychophora. V. Onychophora found in Cape Colony. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 ser., **1** : 476-480.

- MANTON, S.M., 1938 b. Studies on the Onychophora. VI. The life-history of *Peripatopsis*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 ser., 1 : 515-529.
- MANTON, S.M., 1958. Habits of life and evolution of body design in Arthropoda. *J. Linn. Soc.*, (Zool.), 44 : 58-72.
- MANTON, S.M. & J.A. RAMSAY, 1937. Studies on the Onychophora. III. The control of water loss in *Peripatopsis*. *J. exp. Biol.*, 14 : 470-472.
- MARCUS, E., 1937. Sobre os Onychóphoros. *Archos Inst. biol.*, S. Paulo, 8 : 255-266.
- MARCUS E. & E. MARCUS, 1955. A new *Peripatus* from Minas Gerais, Brazil. *Anais Acad. bras. Cienc.*, 27 : 189-193.
- MORITZ, C., 1839. Noch einige Worte über *Peripatus* Guild. *Arch. Naturgesch.*, 5 : 175-176.
- MORRISON, P.R., 1946. Physiological observations on water loss and oxygen consumption in *Peripatus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 91 : 181-188.
- MOSELEY, H.N., 1874. On the structure and development of *Peripatus capensis*. *Phil. Trans.*, 164 : 757-782.
- OAKLEY, H.W., 1883. On *Peripatus capensis*. *Trans. S. Afr. phil. Soc.*, 3 : 35-37.
- PICADO, C., 1911. Sur un habitat nouveau des *Peripatus*. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 17 : 415-416.
- PIPER, C.S., 1947. Soil and plant analysis. Interscience Publishers, Inc., New York.
- PURCELL, W.F., 1900. On the anatomy of *Opisthopatus cinctipes*, Purc., with notes on other, principally South African, Onychophora. *Ann. S. Afr. Mus.*, 2 : 67-116.
- ROMARIZ, D.A. de, 1972. A vegetação. In : Brasil, a terra e o homem, A. de Azevedo (Edit.), Companhia Editora Nacional, São Paulo, 1 : 521-572.
- ROMARIZ, D.A. de, R. TAULE & O. VALVERDE, 1950. Mapa da vegetação original das regiões central, sul e da mata, do Estado de Minas Gerais. C.R. XVI Congr. intern. Géogr., Lisbonne, 831-847.
- SEDGWICK, A., 1888. A monograph on the species and distribution of the genus *Peripatus* (Guilding). *Q. Jl microsc. Sci.*, 28 : 431-493.
- SIMÕES, R.M.A., 1960. Clima. In : Atlas do Brasil (Geral e Regional). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- STEEL, T., 1896. Observations on *Peripatus*. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 21 : 94-103.
- STEEL, T., 1901. Australian land planarians : descriptions of new species and notes on collecting and preserving. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 25 : 563-580.
- THIAIS, J.L. (non daté). L'analyse des sols au Centre ORSTOM de Cayenne. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outremer.
- TRINDADE, G., 1958. *Peripatus* e sua possível utilização em laboratório. Anais III Congr. Farm. bioq. Panamer. V Congr. Bras. Farm., 519-520.

- TULLGREN, A., 1918. Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierfaunen. *Z. angew. Ent.*, 4 : 149-150.
- VACHON, M., 1953. Quelques réflexions sur la répartition actuelle et passée des Onychophores ou Péripates. *C.r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 30 : 262.
- VACHON, M., 1954. Répartition actuelle et ancienne des Onychophores ou Péripates. *Revue gén. Sci. pur. appl.*, 61 : 300-308.
- VALLE, C.M. de C., 1963. Algumas observações sobre a ecologia de Onicóforo (*Peripatus acacioi* Marcus). *Ciênc. Cult. S. Paulo*, 15 : 246.
- WILLEY, A., 1898. The anatomy and development of *Peripatus novae-britanniae*. In : Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere collected during the years 1895, 1896 and 1897. Cambridge University Press, 1 : 1-52.
- ZACHER, F., 1933. Onychophora. In : Handbuch der Zoologie, W. Kükenthal & T. Krunnbach (eds.). W. de Gruyter, Berlin, 3 : 78-138.

Reçu le 28 janvier 1975.

**CYCLE D'ACTIVITÉ DE *VIPERA ASPIS* (L.)  
ET CHOIX  
ENTRE DES CONDITIONS CLIMATIQUES  
NATURELLES ET ARTIFICIELLES**

par G. NAULLEAU

*Centre d'Etudes Biologiques des Animaux Sauvages  
Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir-sur-Niort*

**ABSTRACT**

Adult vipers captured in the field and maintained for several years under laboratory conditions, when left experimentally with a choice between artificial conditions of captivity and natural conditions choose to undergo the winter latency in 87 % of cases. Thus they obey their endogenous annual cycle, with a summer season followed by the winter latency. The activity of the vipers decreases with the approach of winter, when it ceases, then increases to reach a maximum during the summer. A circadian rythm of the activitiy is evident, especially during day time. Some activity occurs at night when favourable climatic conditions occur (summertime).

Au cours de nos recherches, nous avons montré que *Vipera aspis* pouvait très bien être maintenue et élevée en captivité en conditions climatiques artificielles à peu près identiques toute l'année (NAULLEAU, 1965, 1968 a, 1968 b, 1970, 1971, 1973 a, 1973 b).

Dans ces conditions, la biologie de la Vipère aspic est modifiée, elle se nourrit et mue tout au long de l'année, la latence hivernale est supprimée.

A la suite de ces résultats satisfaisants, nous avons voulu offrir aux animaux un choix entre les conditions expérimentales du laboratoire dans lesquelles l'activité a lieu toute l'année et les conditions naturelles dans lesquelles la latence hivernale fait suite à l'activité estivale.

### MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL ET MÉTHODE

Deux terrariums de 7,50 m<sup>2</sup> de surface communiquent entre eux par un tuyau de fibrociment de 50 cm de long. L'un d'eux (intérieur) subit des conditions climatiques artificielles, l'autre (extérieur), les conditions climatiques naturelles. Le terrarium intérieur possède comme substrat, du sable avec quelques pierres. Des briques et parpaings creux servent d'abris. Le chauffage d'ambiance se fait par air pulsé. Un point chaud est déterminé par un émetteur Infra-Rouge. Un tube néon assure l'éclairage.

Dans le terrarium extérieur, 3 abris d'hivernage type Duguy (1963), modifiés pour l'expérience sont aménagés. Ils comprennent un pot à fleur en terre, renversé sur une couche de sable surmontant une couche de graviers. L'accès se fait latéralement par un tuyau de fibrociment de 60 cm de long. Le trou du pot à fleur est agrandi et surmonté d'un tuyau métallique contenant un cylindre de polystyrène expansé de 9 cm d'épaisseur pour assurer l'isolation thermique. Il est ainsi possible d'accéder à l'abri à tout moment par cette cheminée. Le bouchon qui ferme la partie supérieure est recouvert d'une pierre plate. Les pots à fleur, leur cheminée et le tuyau d'accès sont recouverts de terre. Le fond des abris est en moyenne à 35 cm de profondeur. Des pierres, des plantes et un abreuvoir dans un angle terminent l'aménagement. Le terrarium extérieur est exposé au Sud et abrité sur les côtés par des bâtiments.

Chaque terrarium possède une sonde de température double. A l'intérieur, la température est enregistrée, au point le plus chaud, sur un parpaing situé sous l'émetteur Infra-Rouge et dans un coin neutre. A l'extérieur, un élément de la sonde est situé au contact du substrat de l'abri central et l'autre élément repose sur une pierre plate située devant la sortie des abris.

Chaque orifice de tuyau de fibrociment servant d'accès aux abris et de communication entre les deux terrariums, est muni d'un micro-contact électrique permettant d'enregistrer le passage des Vipères. L'activité qui se traduit par la mise des contacts électriques est comptabilisée sur un enregistreur. L'éloignement des contacts aux deux orifices

du tuyau reliant les deux terrariums permet de différencier les entrées et les sorties.

L'expérience réalisée du 8 octobre 1971 au 31 août 1972 a été poursuivie avec d'autres Vipères, nées et élevées au Laboratoire, en conditions artificielles. Les Vipères ont été mises dans les terrariums au moins deux mois avant le début de l'enregistrement des résultats. Elles étaient donc parfaitement habituées aux conditions expérimentales lorsque l'activité a été comptabilisée. Au début de l'expérience, toutes les Vipères ont été regroupées dans le terrarium intérieur, libre à elles de choisir ensuite entre les deux terrariums. Les Vipères utilisées ont été capturées adultes dans la nature et maintenues en conditions artificielles pendant des périodes de 2 à 7 ans avant l'expérience; certaines femelles se sont reproduites durant leur captivité. L'expérience a commencé avec 16 Vipères (9 femelles et 7 mâles) et s'est terminée avec 10 animaux (5 femelles et 5 mâles) du fait de mortalité. La plupart des Vipères sont mortes accidentellement : deux ont été tuées par un Rat, deux se sont éliminées réciproquement, l'une ayant avalé l'autre, une a été blessée mortellement lors d'une manipulation, en la sortant d'une brique creuse, une a disparu, probablement victime d'un Rapace. Cette mortalité bien que relativement importante ne joue pas un grand rôle dans l'expérience en cours du fait de son caractère surtout accidentel, le comportement des Vipères n'ayant pas été modifié comme cela peut se produire à l'approche d'une mort naturelle.

Les courbes de température obtenues à l'intérieur présentent une certaine régularité avec cependant des températures maximales et minimales hivernales inférieures à celles obtenues l'été. D'autre part, il existe une rythmicité liée aux conditions d'expérience. L'Infra-Rouge fonctionne de 8 h à 20 h sauf pendant les mois chauds de l'été où son fonctionnement est réduit de 8 h à 14 h. La température sous le point

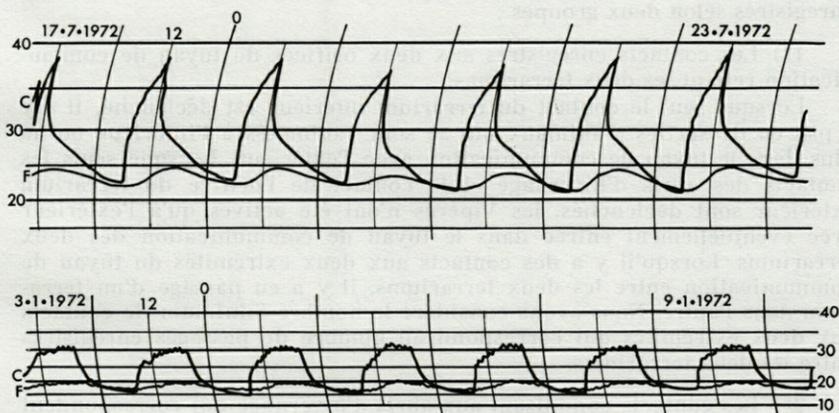


FIG. 1. — Exemples de températures obtenus dans les terrariums intérieurs. C. Températures relevées au point le plus chaud. F. Températures relevées au point le plus froid.

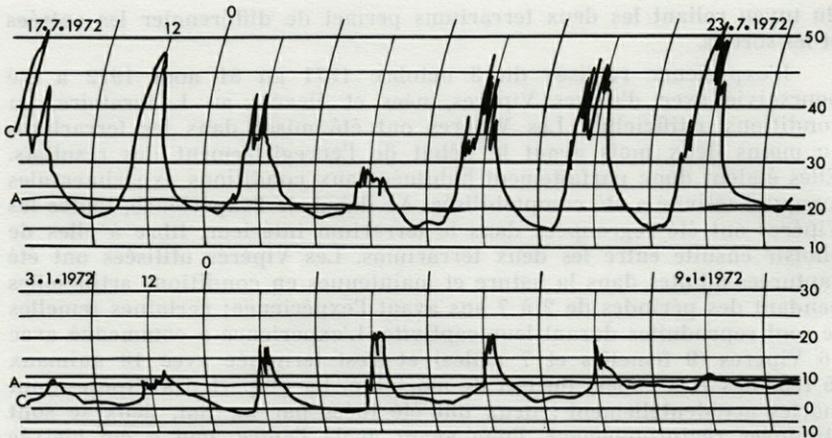


FIG. 2. — Exemples de températures obtenus dans les terrariums extérieurs.  
C. Températures relevées sur une pierre devant l'entrée des abris d'hivernage.  
A. Températures relevées dans l'abri central d'hivernage.

le plus chaud est caractérisée par une variation de grande amplitude entre le jour et la nuit tandis que pour le point neutre, les variations sont beaucoup plus modulées tout en conservant la rythmicité journalière (fig. 1).

Les températures du terrarium soumis aux conditions naturelles sont très différentes suivant qu'elles se rapportent à l'abri ou au substrat extérieur. Les variations de températures enregistrées sur la pierre sont importantes et irrégulières. Parfois, les maxima sont inférieurs à la température de l'abri qui elle, varie très peu et progressivement (fig. 2).

L'activité des Vipères a été comptabilisée en totalisant les contacts enregistrés selon deux groupes :

1°) Les contacts enregistrés aux deux orifices du tuyau de communication reliant les deux terrariums.

Lorsque seul le contact du terrarium intérieur est déclenché, il n'y a pas eu de sorties d'animaux qui se sont cantonnés à l'intérieur ou au plus dans le tuyau de communication avec l'extérieur. Lorsque seuls les contacts des abris d'hivernage et le contact de l'orifice du terrarium extérieur sont déclenchés, les Vipères n'ont été actives qu'à l'extérieur avec éventuellement entrée dans le tuyau de communication des deux terrariums. Lorsqu'il y a des contacts aux deux extrémités du tuyau de communication entre les deux terrariums, il y a eu passage d'un terrarium dans l'autre. Nous avons considéré le nombre minimum de contacts aux deux extrémités qui correspond au nombre de passages enregistrés entre les deux terrariums.

2°) Les contacts conduisant aux abris d'hivernage qui correspondent aux entrées et sorties de ces abris.

## CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ

Si l'on considère l'activité totale selon les divers mois, il existe de grandes différences (fig. 3). Au mois d'octobre, l'activité extérieure avec sorties et entrées des abris est importante, les passages entre les deux terrariums sont aussi relativement nombreux et se font de l'intérieur vers l'extérieur.

Au cours des deux mois suivants (novembre et décembre), l'activité baisse rapidement. Quelques déplacements entre les deux terrariums ont encore lieu, mais cette fois dans les deux sens. La plus grande activité cependant se manifeste à l'extérieur. Cette période correspond à ce que l'on peut appeler le préhivernage.

En janvier, l'activité nulle correspond à l'hivernage.

En février, l'activité se manifeste par des entrées et sorties des abris. Ce sont les premières sorties d'hivernage.

Au mois de mars, on remarque une grande activité, aussi bien à l'extérieur, qu'en passage, dans les deux sens, entre les deux terrariums.

Au cours des mois d'avril et mai, une baisse de l'activité est enregistrée.

Durant les trois mois suivants, l'activité est très intense. L'activité de passage entre les deux terrariums devient maximale en juillet puis décroît en août. Les passages s'effectuent dans les deux sens. L'activité extérieure importante en juin et juillet est un peu plus faible en août.

Après avoir choisi le terrarium extérieur, surtout au cours du mois d'octobre, les Vipères se sortent plus de leurs abris que pour assurer leur thermorégulation, les jours favorables. Les dernières prises de nourriture ont eu lieu le 8 octobre, tant chez les mâles que chez les femelles. Il n'a pas été remarqué de comportement sexuel à l'automne dans le terrarium extérieur. Les Vipères sortent plus longtemps et la latence hivernale commence plus tard (25 décembre : 1<sup>er</sup> jour sans sortie) que dans les conditions naturelles où la latence hivernale débute en novembre (SAINT GIRONS, 1952; DUGUY, 1963, 1964). Nous devons rappeler ici la situation particulière dans laquelle se trouve le terrarium extérieur très abrité et exposé au Sud. Ceci peut modifier les données déjà acquises dans les conditions naturelles, concernant cette espèce. Les premières sorties ont été observées le 11, mais surtout le 24 février, date à laquelle elles peuvent avoir lieu dans la nature (SAINT

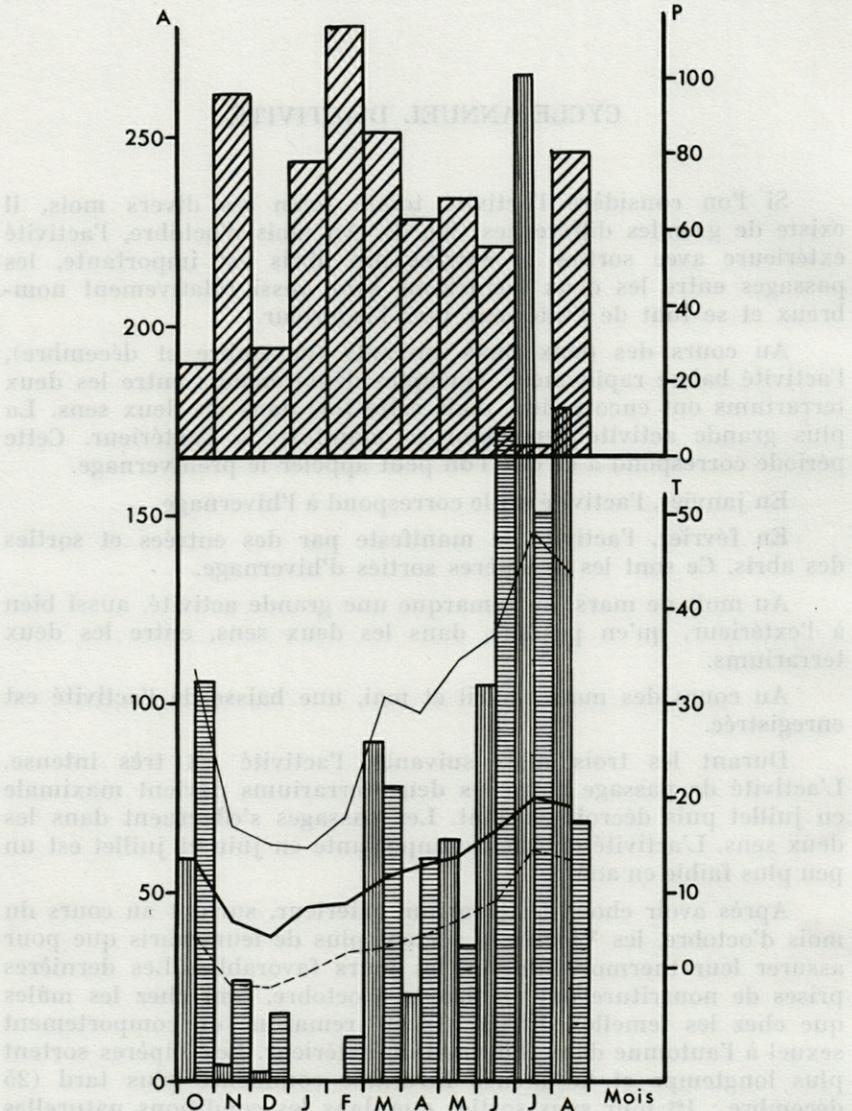


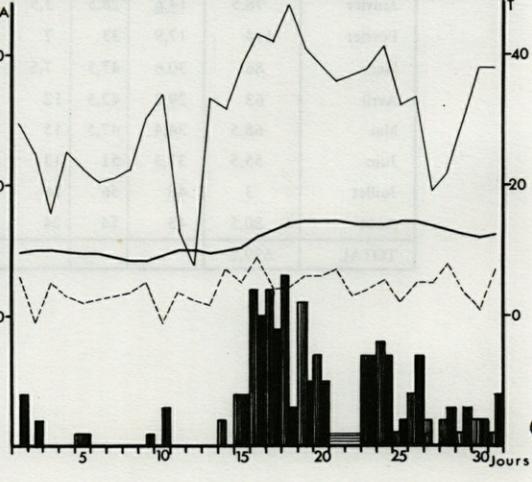
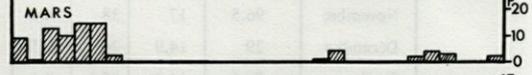
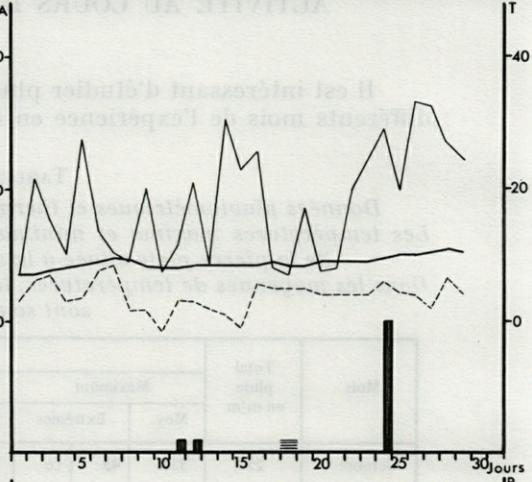
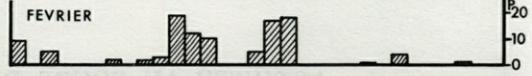
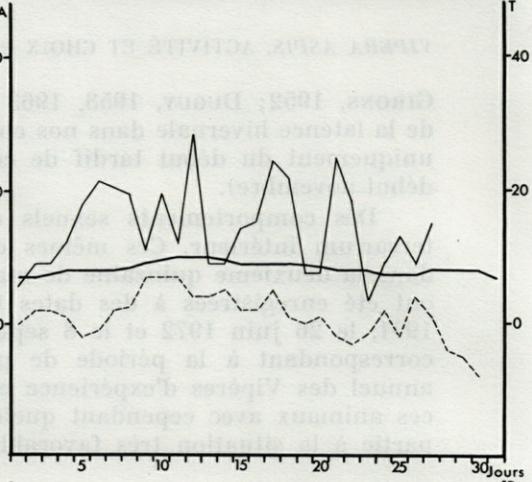
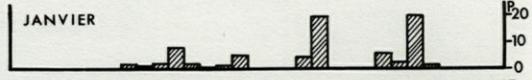
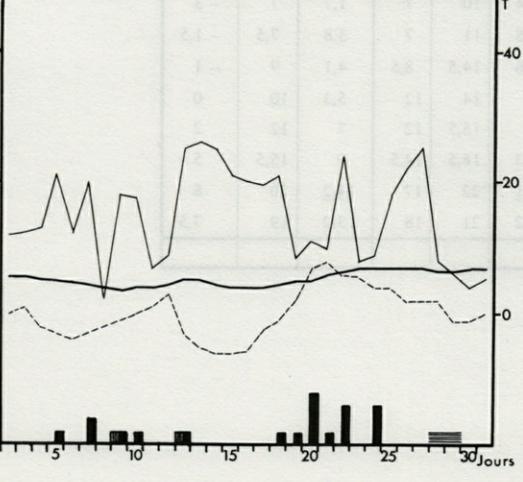
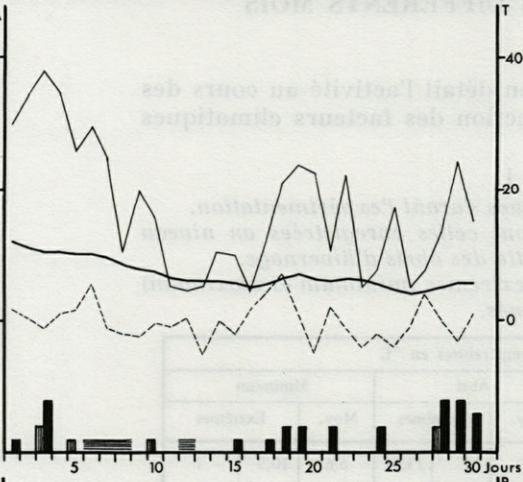
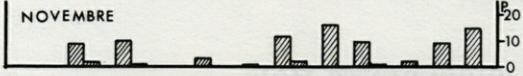
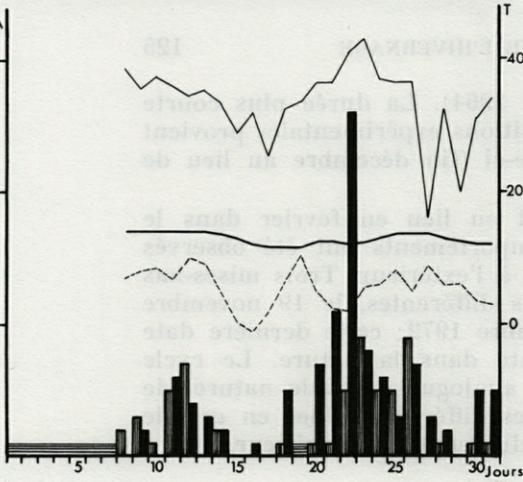
FIG. 3. — Activité des Vipères en fonction des conditions climatiques naturelles, au cours des différents mois de l'expérience.

En abscisses : les mois de l'expérience. En ordonnées : à gauche, l'activité en nombre de contacts enregistrés; à droite, en bas, la température en degrés centigrades; en haut, la pluviométrie en millimètres.

L'histogramme du bas concerne l'activité; en hachures verticales : l'activité de passage entre les deux terrariums; en hachures horizontales : l'activité d'entrées et sorties des abris d'hivernage.

L'histogramme du haut en hachures obliques se rapporte à la pluviométrie. Les trois courbes correspondent à la moyenne des températures enregistrées, sur la pierre du terrarium extérieur; (en traits pleins fins : le maximum, en tirets fins : le minimum) et dans l'abri (en trait plein épais).





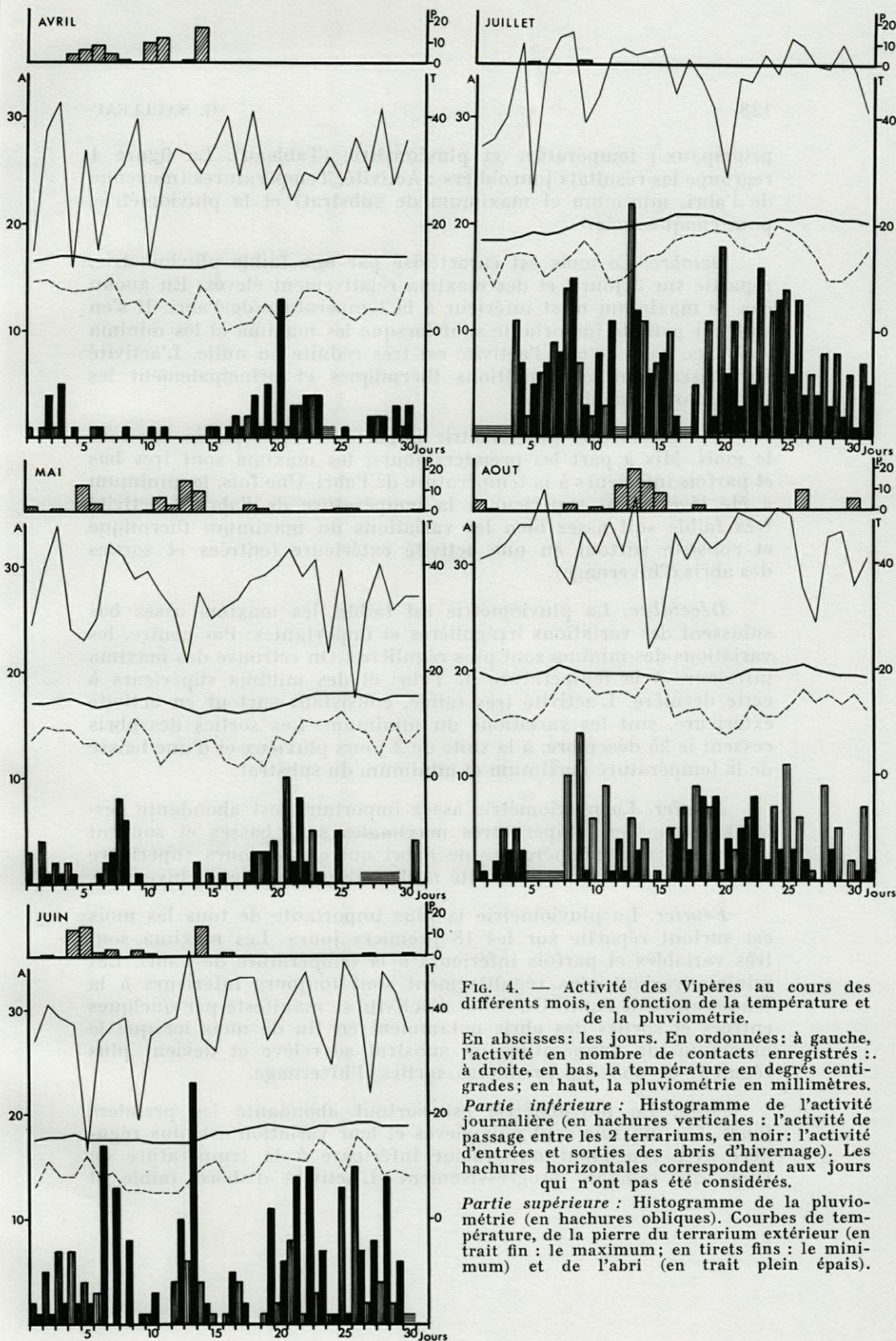


FIG. 4. — Activité des Vipères au cours des différents mois, en fonction de la température et de la pluviométrie.

En abscisses: les jours. En ordonnées: à gauche, l'activité en nombre de contacts enregistrés: à droite, en bas, la température en degrés centigrades; en haut, la pluviométrie en millimètres.

*Partie inférieure:* Histogramme de l'activité journalière (en hachures verticales: l'activité de passage entre les 2 terrariums, en noir: l'activité d'entrées et sorties des abris d'hivernage). Les hachures horizontales correspondent aux jours qui n'ont pas été considérés.

*Partie supérieure:* Histogramme de la pluviométrie (en hachures verticales). Courbes de température, de la pierre du terrarium extérieur (en trait fin: le maximum; en tirets fins: le minimum) et de l'abri (en trait plein épais).

principaux : température et pluviométrie (Tableau). La figure 4 regroupe les résultats journaliers : Activité, Températures (moyenne de l'abri, minimum et maximum de substrat) et la pluviométrie, pour chaque mois.

*Octobre.* Ce mois est caractérisé par une faible pluviométrie, répartie sur 3 jours, et des maxima relativement élevés. En aucun cas, le maximum n'est inférieur à la température de l'abri. Il s'en suit une activité importante sauf lorsque les maxima et les minima sont bas, dans ce cas, l'activité est très réduite ou nulle. L'activité suit assez bien les conditions thermiques et principalement les variations du maximum.

*Novembre.* Une pluviométrie importante est répartie sur tout le mois. Mis à part les premiers jours, les maxima sont très bas et parfois inférieurs à la température de l'abri. Une fois, le minimum a été légèrement supérieur à la température de l'abri. L'activité très faible suit assez bien les variations du maximum thermique et consiste surtout en une activité extérieure (entrées et sorties des abris d'hivernage).

*Décembre.* La pluviométrie est faible, les maxima assez bas subissent des variations irrégulières et importantes. Par contre, les variations des minima sont plus régulières. On retrouve des maxima inférieurs à la température de l'abri et des minima supérieurs à cette dernière. L'activité très faible, consistant surtout en activité extérieure, suit les variations du minimum. Les sorties des abris cessent le 25 décembre, à la suite de 2 jours pluvieux et d'une baisse de la température maximum et minimum du substrat.

*Janvier.* La pluviométrie assez importante est abondante certains jours. Les températures maximales sont basses et souvent inférieures à la température de l'abri qui est toujours supérieure au minimum externe. L'activité nulle indique la latence hivernale.

*Février.* La pluviométrie la plus importante de tous les mois est surtout répartie sur les 18 premiers jours. Les maxima sont très variables et parfois inférieurs à la température de l'abri. Les minima variant plus régulièrement sont toujours inférieurs à la température de l'abri. Un début d'activité se manifeste par quelques entrées et sorties des abris notamment en fin de mois lorsque le maximum de température du substrat se relève et devient plus régulier. Ce sont les premières sorties d'hivernage.

*Mars.* La pluviométrie est surtout abondante les premiers jours. Les maxima sont plus élevés et leur variation est plus régulière avec cependant une valeur inférieure à la température de l'abri qui remonte progressivement. L'activité d'abord faible et

extérieure devient importante avec des passages d'un terrarium à l'autre. Cette activité de passage étant souvent plus importante que l'activité extérieure.

*Avril.* La pluviométrie moyenne est répartie les 15 premiers jours. Les variations du maximum importantes en début de mois avec 2 valeurs inférieures ou égales à la température de l'abri, ont tendance à se stabiliser ensuite bien que ces températures soient relativement basses. La température de l'abri est à peu près stable. Les minima assez bas, ne subissent pas de grandes variations. L'activité moins importante qu'en mars est plus intense dans la deuxième quinzaine.

*Mai.* La pluviométrie moyenne est assez bien répartie sur le mois. Certains jours les variations du maximum sont importantes avec une valeur inférieure à la température de l'abri, qui varie peu et progressivement. Les minima ne subissent pas de grandes variations mais sont parfois assez bas. L'activité de passage entre les 2 terrariums est très supérieure à l'activité extérieure.

*Juin.* La pluviométrie moyenne est surtout abondante dans la première quinzaine. Les températures maximales sont très variables avec une valeur inférieure à celle de la température de l'abri qui reste relativement stable. Les minima varient peu. L'activité est importante avec prédominance de l'activité extérieure.

*Juillet.* La pluviométrie à peu près nulle est répartie sur 2 jours. Toutes les températures (maximum, abri, minimum), atteignent leurs plus grandes valeurs. L'activité est la plus importante au cours de ce mois avec une prédominance de l'activité de passage entre les deux terrariums.

*Août.* La pluviométrie est assez abondante. Les températures extérieures (maxima et minima) et de l'abri restent élevées. L'activité, bien que moins importante que celle de juillet a le même aspect.

L'activité des Vipères est très liée aux conditions climatiques externes, principalement à la température (par là même à l'insolation) et à la pluviométrie. La température des abris d'hivernage est caractérisée par une certaine stabilité au cours des différentes saisons. Les variations enregistrées sont toujours faibles et progressives. S'il nous est possible à l'aide de notre dispositif expérimental, de dire si une Vipère entre ou sort dans le terrarium extérieur, il ne nous est pas possible, en ce qui concerne l'activité extérieure, de savoir si les Vipères sortent ou entrent dans les abris. On peut malgré tout remarquer qu'il peut y avoir une activité extérieure lorsque le maximum du substrat et la température de

l'abri sont au-dessous du minimum volontairement toléré par *Vipera aspis* évalué à 11° par DUGUY, 1963 et SAINT GIRONS, 1956. Le minimum volontairement toléré correspond à la température minima à laquelle des animaux peuvent être observés sortant de leur abri (SAINT GIRONS, 1956).

### RYTHME CIRCADIEN D'ACTIVITÉ

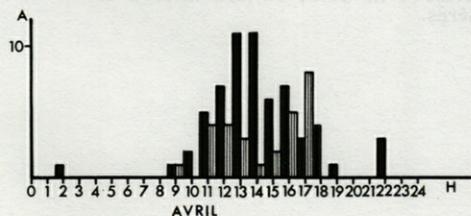
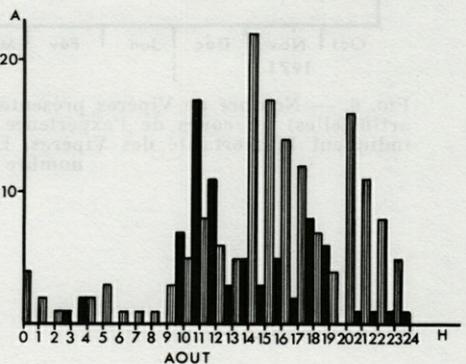
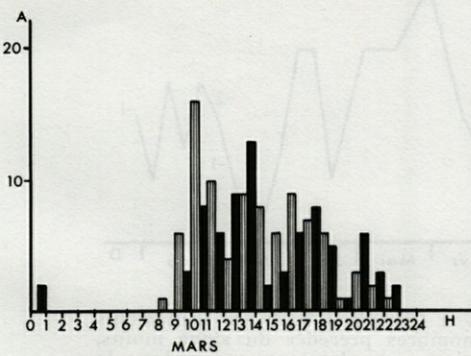
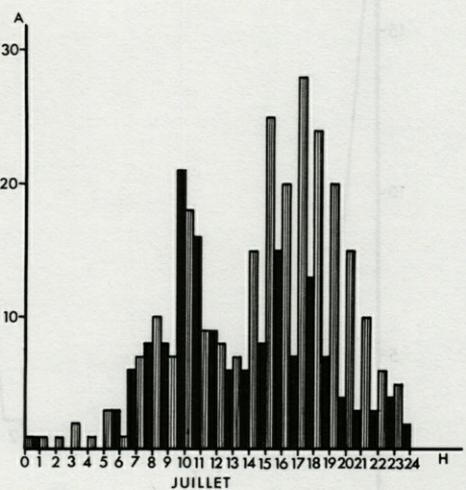
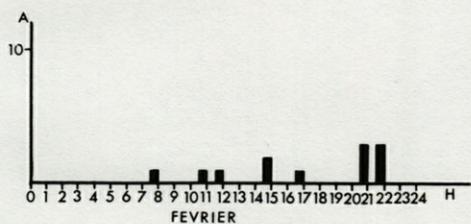
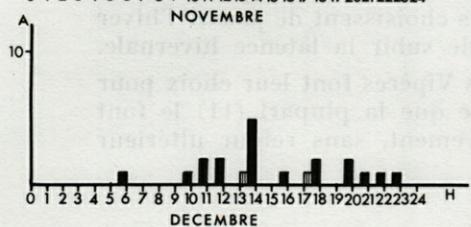
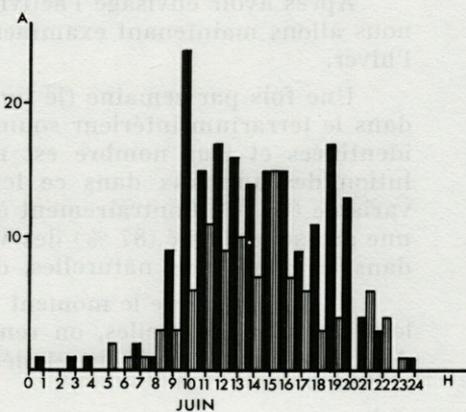
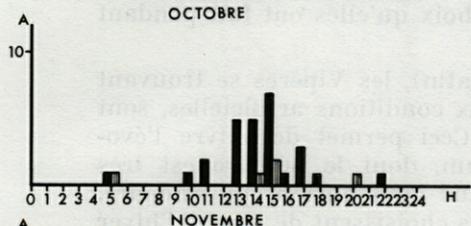
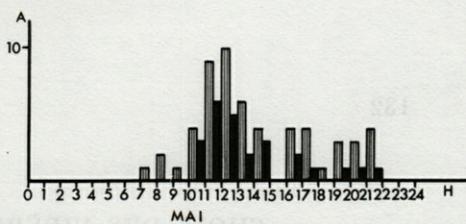
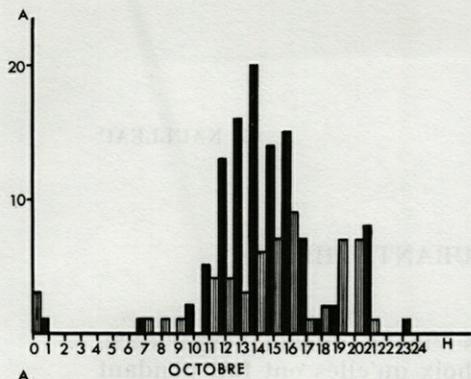
L'analyse des contacts enregistrés à la sortie des abris (activité extérieure) et à la communication des terrariums (passage entre les 2 terrariums), donne une idée de ce rythme circadien d'activité (fig. 5). Selon les mois considérés, cette activité est plus ou moins régulière et plus ou moins étalée sur la journée; son maximum se situe durant le jour à des heures qui peuvent être différentes. Au cours des mois d'été, on constate une baisse d'activité à la période la plus chaude de la journée, les Vipères restant à l'ombre ou dans leurs abris. Ce phénomène a été déjà observé chez d'autres Vipéridés comme chez *Vipera latastei monticola* par SAINT GIRONS (1954). Les nécessités de la thermorégulation jouent un rôle prépondérant dans l'activité des Vipères, surtout lors des périodes à déficit thermique (Printemps et Automne). Durant l'été, le rôle de la thermorégulation est moins important, car les températures sont suffisamment élevées pour que les Vipères puissent être actives à tout moment. On observe alors une certaine activité nocturne, surtout au cours de la première partie de la nuit, mais l'activité la plus grande a lieu le jour. La Vipère aspic a donc une activité diurne, comme cela a déjà été observé dans la nature (SAINT GIRONS, 1952) ou au Laboratoire (NAULLEAU, 1968 a).

Ces résultats sont en accord avec ceux déjà obtenus chez les Lépidosauriens, à savoir qu'« il existe un rythme circadien d'activité intrinsèque et spontané » (SAINT GIRONS, 1971), chez la Vipère aspic.

FIG. 5. — Rythme circadien d'activité au cours des différents mois.

En abscisses : les heures; en ordonnées : l'activité en nombre de contacts enregistrés.

Histogramme de l'activité horaire (en hachures verticales : l'activité de passage entre les deux terrariums; en noir : l'activité d'entrées et sorties des abris).





dans le terrarium intérieur. Une Vipère est sortie début octobre, rentrée le 21 décembre à l'intérieur, elle est ressortie définitivement le 24 décembre. Une autre est sortie à cette date après avoir été tantôt à l'extérieur, tantôt à l'intérieur, depuis le début de l'expérience. Enfin, une femelle est sortie le 8 décembre. Cette femelle avait mis bas le 6 juillet 1971 et a continué à se nourrir jusqu'à fin novembre. Une autre femelle qui a mis bas le 19 novembre à l'intérieur est sortie du 3 au 23 décembre pour ne plus ressortir que fin mars. Une seule Vipère (1 mâle) n'est pas sortie à l'extérieur avant l'hiver, elle est sortie seulement en mars. La date des premières rentrées dans le terrarium intérieur, des Vipères qui ont passé l'hiver dehors, s'étale sur une grande période, du 23 février au 29 juin. Les mâles rentrent un peu plus tôt que les femelles. Après cette première rentrée, les Vipères sont tantôt à l'intérieur, tantôt à l'extérieur, durant toute la période estivale.

Ce choix de l'hivernage fait par les Vipères, dans une grande proportion, alors qu'elles ont à leur disposition des conditions optimales pour rester actives et auxquelles elles ont déjà été habituées pendant plusieurs années, indique qu'il existe un cycle annuel endogène dépendant de facteurs intrinsèques comme l'a montré DUGUY (1963). Des facteurs extrinsèques favorables (comme nos conditions expérimentales), s'ils interviennent dans une certaine mesure, ne sont pas suffisants pour modifier ou supprimer ce cycle. Ce type d'expérience ne nous permet pas de savoir si ce cycle annuel, habituel dans la nature, est inné et héréditaire chez la Vipère aspic, ou appris. Des conditions expérimentales permettant une vie active toute l'année entraînent une profonde modification de la biologie des Vipères. Il n'existe plus de périodicité des phénomènes comme l'alimentation et la reproduction et apparemment le cycle est supprimé, mais une étude de la physiologie de ces animaux permettrait seule de confirmer la présence ou l'absence de ce cycle. Il est d'ailleurs probable que, du fait que les Vipères d'expérience aient une biologie très différente de celles soumises aux conditions naturelles, les résultats d'une telle étude seraient moins nets et peut-être différents de ceux déjà obtenus (DUGUY, 1963). Quoiqu'il en soit, que le cycle endogène soit supprimé ou tout simplement modifié dans nos conditions expérimentales, dès que les Vipères ont la possibilité de choisir leurs conditions de vie, le cycle naturel se manifeste à nouveau, avec une activité estivale suivie d'une latence hivernale.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La biologie de ces Vipères est différente de celles maintenues en conditions artificielles et se rapproche des Vipères vivant en conditions naturelles. Nous avons observé des comportements sexuels en mars tant dans le terrarium intérieur que dans le terrarium extérieur. Les Vipères mangent et muent moins dans ces conditions. Durant l'expérience (du 8/10/1971 au 31/8/1972), une Vipère a mangé en moyenne 90 g de nourriture et a mué 1,3 fois, tandis que pendant la même période (du 8/10/1970 au 31/8/1971), en conditions artificielles, les mêmes Vipères ont mangé individuellement 165 g de nourriture en moyenne et mué 2,3 fois. Toutes les Vipères se sont nourries pour la dernière fois entre le 13 septembre et le 8 octobre 1971. La date de la première nourriture des Vipères qui ont passé l'hiver dehors, s'étale sur une période plus longue, du 8 mars au 7 juin, qu'elles aient mangé dans le terrarium extérieur ou dans le terrarium intérieur. Les femelles mangent un peu plus tôt que les mâles. Les deux Vipères qui ont passé l'hiver à l'intérieur ont continué à se nourrir comme celles qui sont maintenues en conditions artificielles.

L'activité des Vipères est très liée aux conditions climatiques externes. Au cours de notre expérience, nous remarquons que la latence hivernale est très courte, du 25 décembre au 10 février, alors qu'elle dure de novembre à mars au Nord de la Loire (SAINT GRONS, 1952), et du 1<sup>er</sup> novembre au 15 février (DUGUY, 1963, 1964) dans le bocage vendéen. Pour nos animaux, la grande différence de durée de la latence hivernale réside surtout dans la date tardive de son début. La température de l'abri d'hivernage le 25 décembre (1<sup>er</sup> jour sans sorties extérieures), est de 7° (maximum de ce mois), alors que la moyenne est de 5,3° et le minimum 3,5°. Ces températures sont les plus faibles enregistrées dans l'abri durant l'hiver (Tableau I). Lors de la première sortie (le 11 février), la température de l'abri est de 8° et s'élève ensuite progressivement pour atteindre 11° à la fin du mois. Les températures des abris d'hivernage, tout en restant positives, varient d'ailleurs en fonction de la profondeur et des hivers plus ou moins rigoureux (DUGUY, 1963; NAULLEAU, 1966, 1969; SAINT GRONS, 1952). L'activité maximum se situe durant la journée comme nous l'avions déjà remarqué expérimentalement par ailleurs (NAULLEAU, 1968 a). Cette activité est plus ou moins liée aux nécessités de thermorégulation qu'exigent ces animaux. Lorsque les conditions thermiques le permettent, une certaine activité nocturne peut avoir lieu, notamment pendant l'été.

Bien qu'en conditions artificielles à peu près constantes toute l'année, les Vipères aspic s'élèvent bien et se reproduisent, en l'absence d'hivernage (NAULLEAU, 1965, 1967, 1968 a, 1968 b, 1970, 1971, 1973 a, 1973 b), lorsque le choix leur est offert de pouvoir passer l'hiver dans des conditions naturelles, elles le font en grande majorité. Il existe donc chez ces Vipères un cycle annuel endogène qui se manifeste dès qu'elles en ont la possibilité. Ce cycle persiste même chez des Serpents ayant subi, pendant plusieurs années après leur capture et avant la mise en expérience, des conditions écologiques particulières, proches de l'optimum estival, entraînant une activité permanente, avec absence de latence hivernale, durant laquelle aucune périodicité n'est décelable dans l'alimentation, les mues ou la reproduction. Le cycle annuel endogène est-il inné ou acquis ? Il ne nous est pas possible d'y répondre dans l'état actuel de nos recherches. Une expérimentation complémentaire est nécessaire en particulier avec des Vipères nées et élevées au Laboratoire et qui n'ont jamais connu le cycle annuel naturel : période estivale suivie de la latence hivernale.

### RÉSUMÉ

Des Vipères capturées adultes dans la nature, maintenues pendant plusieurs années en élevage au Laboratoire, mises en expérience où elles peuvent choisir entre les conditions artificielles qui leur ont été offertes en captivité, et les conditions naturelles, choisissent de subir la latence hivernale dans 87 % des cas. Elles obéissent donc à leur cycle annuel endogène, avec saison estivale de la latence hivernale. L'activité des Vipères décroît à l'approche de l'hivernage, où elle devient nulle, puis croît pour atteindre un maximum durant l'été. Il existe un rythme circadien de l'activité qui se manifeste surtout le jour. Lorsque les conditions climatiques le permettent (l'été), une certaine activité a lieu la nuit.

### ZUSAMMENFASSUNG

Adulte Vipern, in der Natur gefangen und während mehreren Jahren unter Laborbedingungen gehalten, entscheiden sich im Experiment, in dem sie zwischen den künstlichen Bedingungen, die ihnen in der Gefangenschaft geboten worden, und natürlichen Bedingungen entscheiden können, in 87 % der Fälle für den

Winterschlaf. Sie folgen also ihrem endogenen jährlichen *Cyclus* mit einer Sommerzeit, gefolgt von einer Winterruhe. Die Aktivität der Vipern nimmt mit dem Herannahen des Winters ab, um dann auf Null abzusinken; schliesslich nimmt sie dann wieder zu bis zu einem Maximum im Sommer. Es besteht ein circadischer Aktivitätsrhythmus, der sich besonders am Tag zeigt. Wenn es die klimatischen Verhältnisse erlauben (Sommer), ist während der Nacht eine gewisse Aktivität zu beobachten.

## BIBLIOGRAPHIE

- DUGUY, R., 1958. Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie Milieu*, 9 (2) : 200-210.
- DUGUY, R., 1963. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie Milieu*, 14 (2) : 311-443.
- DUGUY, R., 1964. Biologie des Vipères de Vendée. *Sci. Nat., Paris*, 61 : 11-15.
- NAULLEAU, G., 1965. La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au Laboratoire et dans la nature. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 99 (4) : 395-524.
- NAULLEAU, G., 1966. Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Vie Milieu*, 17 (1C) : 461-509.
- NAULLEAU, G., 1967. Le comportement de prédation chez *Vipera aspis*. *Rev. Comportement anim.*, (2) : 41-96.
- NAULLEAU, G., 1968 a. Activité de *Vipera aspis* dans la nature et au Laboratoire. *Annls Epiphyt.*, 19, 1 : 207-217.
- NAULLEAU, G., 1968 b. La Vipère aspic et la captivité. *Aquarama*, (2) : 34-35.
- NAULLEAU, G., 1970. Espace et territoire chez *Vipera aspis*. Entretiens de Chizé, Masson, Paris - *Eco-Ethnologie*, 1 : 55-57.
- NAULLEAU, G., 1970. La reproduction de *Vipera aspic* en captivité dans des conditions artificielles. *J. Herpetol.*, 4 (3-4) : 113-121.
- NAULLEAU, G., 1971. Fertility of female *Vipera aspis* in captivity as a function of the periods of mating. *Herpetologica*, 27 (4) : 385-389.
- NAULLEAU, G., 1973 a. Reproduction twice in one year in a captive Viper (*Vipera aspis*). *Br. J. Herpetol.*, 5 (1) : 353-357.
- NAULLEAU, G., 1973 b. Rearing the Asp Viper (*Vipera aspis*) in captivity. *Int. Zoo Yb.*, 13 : 108-111.
- SAINT GIRONS, H., 1952. Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Annls Sci. nat.*, 11<sup>e</sup> sér., 14 : 263-343.
- SAINT GIRONS, H., 1954. Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei* Bosca. *Vie Milieu*, 5 (4) : 513-528.
- SAINT GIRONS, H., 1971. Quelques facteurs du rythme circadien d'activité chez les Lépidosauriens (Reptiles). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 96 (3) : 317-330.
- SAINT GIRONS, H. & M.C. SAINT GIRONS, 1956. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie Milieu*, 7 (2) : 133-226.

Reçu le 7 février 1975.

## OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA THERMORÉGULATION DES VIPÈRES D'EUROPE

par Hubert SAINT GIRONS

*Laboratoire d'Evolution des Etres organisés*

*Université Pierre et Marie Curie, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris*

### ABSTRACT

A biotelemetric study of thermoregulation under semi-natural conditions, in four species of *Vipera* during different stages of digestion gives the following results :

1. — The preferred temperature (i.e. the mean stomach temperature recorded during the hours of the day when the viper can choose its internal temperature) lies between 32.41 and 32.59 °C during the first two days of digestion of a prey with a weight of 17 to 26 % that of the viper. The voluntary maximum under these conditions varied from 33.9 to 35.2 °C according to the particular day.

2. — The preferred temperature lies between 31.13 and 31.61 °C during the 3rd, 4th and 5th days of digestion of a large prey, and throughout all the digestion time of a prey 5 to 8 % by weight of the viper. The voluntary maximum is between 32.9 to 33.7 °C in this case.

3. — The preferred temperature of a viper of large size having completed digestion, with only the transmitter remaining in the stomach, is 30,84 °C; this is probably hardly higher than that of non-gravid fasting viper.

4. — The preferred temperature for a given stage of digestion did not vary between the 15th of May and the 24th of August, neither were any specific, sexual or individual differences observed. Gravid females, however, are not studied.

5. — A viper can, according to the case, maintain a constant internal temperature ( $\mp 0,1$  °C) for more than an hour. However, when it can choose its internal temperature it does not always maintain itself

very close to the preferred temperature. The curve of stomach temperatures consists of either successive plateaux at different levels or sigmoids whose means vary continually.

6. — On cool days with bright spells a judicious use of the various micro-climates existing in the enclosure allows the viper to attain, for several hours, a mean temperature close to the preferred one while the air temperature does not exceed 20 to 25 °C.

7. — The methods of thermoregulation are basically the same for all species. However, a specific choice is made among the different micro-environments having the same thermal characteristics, depending on the nature of the substrate. Furthermore, only *Vipera ammodytes* and *V. seoanei* frequently climb trees.

8. — The duration of exploratory activity, absent on the first day of digestion of a large prey, lengthens as digestion proceeds, as the prey is smaller and as the preferred temperature is approached. However, such exploratory activity, as indeed all the circadian rhythm of viper, is not solely dependant on thermoregulation and digestion.

9. — The fact that the preferred temperature of an individual animal varies according to its physiological state suggests that no constant and specific ecological optimum exists from the thermal point of view. Furthermore, the preferred temperature corresponds neither to the mean body temperature during the active period nor the physiological optimum for a given function.

La thermorégulation écologique joue un rôle important dans la vie des animaux ectothermes et thermophiles que sont les Reptiles, particulièrement dans les régions tempérées fraîches. On ne peut prétendre connaître la biologie d'une espèce si l'on ignore quelles sont ses réactions à la température, par quelles méthodes elle assure sa thermorégulation et à quel niveau. Aussi, dans le cadre d'une étude de la phylogénie des Vipères d'Europe, avons-nous jugé indispensable d'étudier cet aspect de leur mode de vie.

Dans leur travail classique sur les Serpents et les Lézards désertiques, COWLES et BOGERT (1944) ont clairement exposé les principes sur lesquels sont basées les méthodes de thermorégulation des Reptiles, particulièrement en ce qui concerne la lutte contre la chaleur. Ils ont en outre précisé la définition des différentes zones thermiques qui s'étagent entre le minimum et le maximum léthal : minimum critique, minimum volontairement toléré, zone d'insolation, zone normale d'activité et optimum écologique, maximum volontairement toléré et maximum critique. Par la suite, surtout au cours des dix dernières années, les travaux sur la thermorégulation des Reptiles se sont multipliés; toutefois, ils portent principalement sur les Lacertiliens et les autres groupes ont été négligés. C'est notamment le cas des Serpents qui, jusqu'à une

date récente, n'ont été l'objet que d'un assez petit nombre de publications (voir COWLES et BOGERT, 1944; SAINT GIRONS et SAINT GIRONS, 1956; BRATTSTROM, 1965; TEMPLETON, 1970 et CLOUDSLEY-THOMPSON, 1971, pour la bibliographie, ainsi que ALEKSIUK, 1970; JACOBSON et WHITFORD, 1970, 1971; DUGUY, 1958, 1972; GEHRMANN, 1971; SPELLERBERG, 1972; BROWN et al., 1974).

La mise au point des techniques de biotélémetrie, assez faciles à adapter aux Serpents puisque ces animaux avalent en entier de grosses proies (McCINNIS et MOORE, 1969; OSGOOD, 1970; JOHNSON, 1972; NAULLEAU et MARQUES, 1973; BUI AI et al., 1974), ouvre un nouveau champ aux recherches. En effet, il devient possible d'enregistrer la température interne d'un Serpent sans le perturber, soit dans la nature dans les cas les plus favorables, soit tout au moins dans de grands enclos extérieurs où il peut assurer sa thermorégulation dans des conditions presque naturelles. C'est cette méthode que nous avons utilisée.

Ce travail a été fait, en partie dans le cadre de la RCP n° 111 du Centre National de la Recherche Scientifique (responsable S. Lissitzky), en partie grâce à l'ATP Physiologie écologique (contrat n° 449 901, responsable R. Agid). Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à MM. Bui Ai et H. Olivier, du Laboratoire du Génie électrique de Toulouse et à M. L. Ambid, de l'Institut de Physiologie de Toulouse, qui ont conçu, puis réalisé l'émetteur et m'ont aidé lors de la mise au point de son application pratique.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Du 15 mai au 24 août, 11 expériences ont été faites, sur 10 individus différents, appartenant aux espèces ou sous-espèces suivantes : *Vipera berus berus* (2 femelles), *Vipera seoanei* (1 mâle et 1 femelle), *Vipera aspis aspis* (1 femelle, à deux reprises), *Vipera aspis zinnikeri* (1 mâle), *Vipera ammodytes ammodytes* (1 mâle et 2 femelles) et *Vipera ammodytes montandoni* (1 jeune mâle). Au total, nous avons enregistré 39 jours d'émission dans l'estomac de ces Vipères, dont 11 jours par temps couvert et parfois pluvieux, 11 jours par soleil intermittent et 17 jours par beau temps. Les mâles se trouvaient au repos sexuel ou en début de spermatogenèse; aucune femelle n'était gestante au moment de l'expérience, mais deux d'entre elles (*V. berus* et *V. ammodytes*) s'étaient accouplées au printemps et l'une (*V. ammodytes*) a mis bas en octobre.

Les caractéristiques de l'émetteur et du récepteur ont été décrites antérieurement (BUI AI et al., 1974). L'émetteur et les piles sont logés dans une capsule cylindrique en matière plastique, aux extrémités

arrondies, ayant un diamètre extérieur de 12 mm et une longueur totale de 45 mm. L'ensemble pèse 7,8 g. L'enregistrement ne se fait pas en continu, mais par un point toutes les 10 secondes, sur une bande dont la vitesse de déroulement est de 4 mm par minute.

Les piles sont branchées vers 6 h du matin sur l'émetteur, puis l'ensemble placé dans la capsule et celle-ci fermée hermétiquement à l'aide d'une colle plastique. Après une heure de séchage, l'émetteur est étalonné entre 10 et 40 °C, dans un bac d'eau chaude lentement refroidie. L'opération demande 1 h environ. Afin de limiter les différences d'inertie entre la thermistance et le thermomètre à mercure servant d'étalon, ce dernier est placé dans une capsule identique à celle de l'émetteur.

L'étalonnage terminé, la capsule est introduite dans la cavité abdominale d'un petit Rongeur, tué et pesé la veille et récemment éviscéré. Les proies utilisées sont des Souris blanches, des Campagnols (*Clethrionomys glareolus*) ou des Mulots (*Apodemus sylvaticus*), d'un poids variant de 15 à 24 g. Le cadavre ainsi préparé est placé dans l'enclos entre 9 et 10 h. En général, la déglutition commence dans l'heure qui suit. Eventuellement des proies de remplacement peuvent être distribuées aux autres Vipères pour détourner leur attention, ou bien une deuxième proie à l'animal d'expérience. Lorsque le temps est peu favorable, il arrive que l'émetteur ne soit avalé que le lendemain.

L'enclos expérimental le plus utilisé, de 2,5 × 3,5 m, est entouré d'un grillage dont la partie hors du sol est haute de 1 m. La photographie (pl. IB) donne une idée de son aménagement. Il comporte un abri profond de 40 cm, couvert d'une plaque en ciment surmontée de grosses pierres, deux petites souches naturelles au nord et au sud, une large pierre plate centrale, des plaques d'écorce au nord-ouest et au sud-est, un petit Pin devant l'abri, au centre d'une zone de sol nu et sablé, et un petit Sapin entre le rocher central et la souche sud. Le sol est recouvert de lierre et d'herbe qu'on ne laisse pas grandir exagérément. L'enclos voisin a les mêmes dimensions et un aménagement comparable; mais nous n'y avons entrepris que deux expériences sur deux grandes Vipères que nous ne voulions pas faire cohabiter avec les autres. Située à la lisière sud d'un bois et abritée des vents d'ouest par une haie basse (pl. IA) la zone d'expérience était régulièrement fréquentée par des Vipères avant son aménagement. Dans cet enclos, ainsi que dans trois autres situés à quelque distance, les individus captifs qui y vivent et s'y reproduisent depuis 3 à 5 ans ont un cycle annuel identique à celui de témoins de même espèce (*Vipera aspis* et *V. berus*) vivant en liberté au voisinage. C'est le cas notamment en ce qui concerne la date des premières sorties vernalles, des mues, des accouplements, des parturitions et du début de l'hivernage. Mises à part la limitation des déplacements et une densité anormalement élevée (8 dans chacun des deux enclos expérimentaux, jusqu'à 11 dans les autres), nous pensons que les Vipères se trouvent soumises à des conditions très proches des conditions naturelles.

Grâce à une antenne principale située au-dessus de l'enclos et à une douzaine d'antennes secondaires (constituées par un simple fil de cuivre enrobé de plastique, long de 1,40 m et placé sur le sol), le signal est transmis de toutes les parties de l'enclos, y compris lorsque la Vipère se

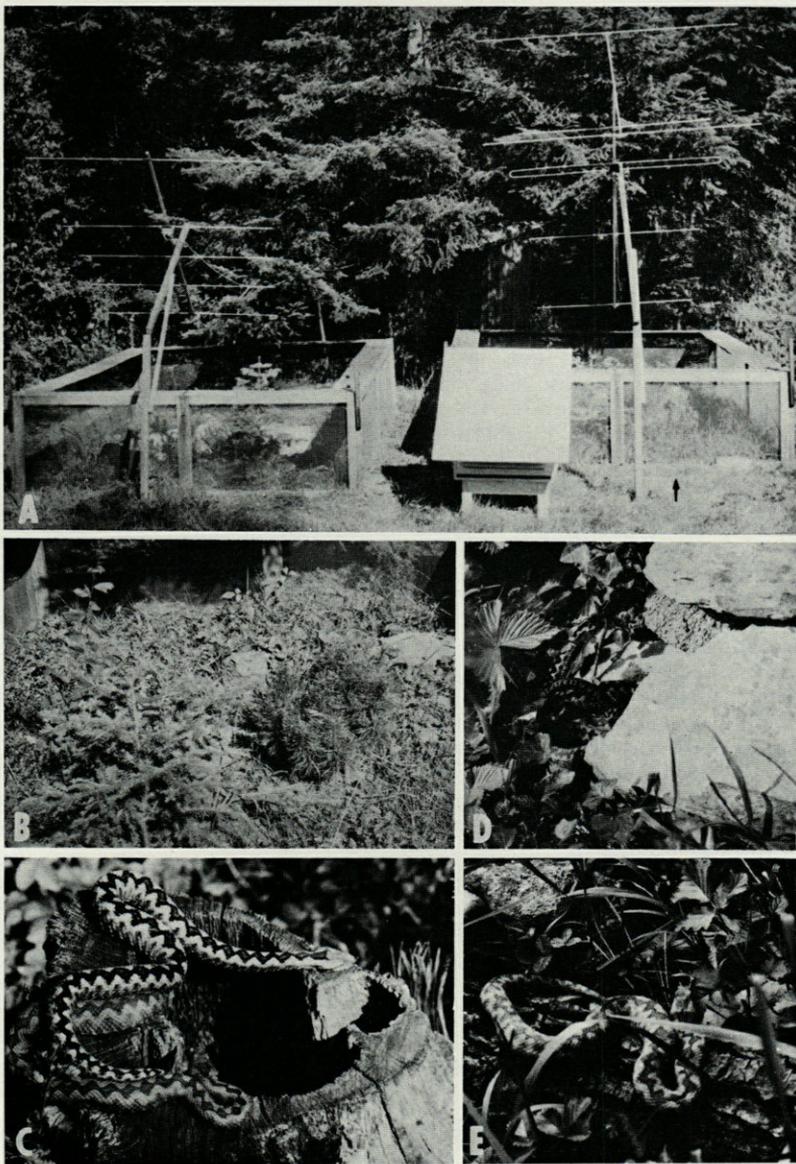


PLANCHE 1

- A - Vue d'ensemble des deux enclos d'expérience. Au premier plan, l'abri météorologique. Sous les arbres, on devine la cabane abritant le récepteur et l'enregistreur. La flèche indique l'enclos où se sont déroulées la plupart des expériences.
- B - Vue de l'intérieur de l'enclos principal. Au premier plan à gauche, le Sapin qui cache partiellement la grande pierre plate centrale. Au centre à droite, le Pin; au-dessus de ce dernier, à gauche la souche nord et, à droite, les pierres recouvrant l'entrée de l'abri. L'écorce nord-ouest, en haut à gauche, est à peine visible parmi les herbes. L'écorce sud-est est en dehors du champ, en bas à droite.
- C - *Vipera ammodytes ammodytes*, mâle et femelle, se chauffant au soleil en début de matinée sur une souche creuse.
- D - *Vipera berus* et *Vipera ammodytes ammodytes* devant les pierres recouvrant l'entrée de l'abri.
- E - *Vipera ammodytes montandoni* sur l'écorce sud-est.

trouve sous les pierres à l'entrée de l'abri. Toutefois, la réception est perturbée lorsque l'animal se déplace, ou lorsqu'il est enroulé dans un angle, en contact avec le grillage. Bien entendu, le signal cesse lorsque la Vipère s'enfonce profondément dans l'abri proprement dit. L'ensemble récepteur-enregistreur est placé dans une cabane située à 2 m au nord des enclos.

Trois thermomètres tige (J. Richard) enregistrent la température dans l'abri, à 15 cm de profondeur, la température du sol sous les pierres à l'entrée de l'abri et la température de l'air au soleil, à 1 m au-dessus de l'enclos. Rappelons que les chiffres fournis dans ce dernier cas n'ont pas de valeur intrinsèque, puisqu'ils dépendent de la nature et de la couleur de la sonde. Ils permettent cependant de comparer la durée et l'intensité de l'insolation d'un jour ou d'une heure à l'autre. Enfin, la température de l'air, à 50 cm au-dessus du sol, est enregistrée sous un abri météorologique placé devant les enclos.

Durant toute la durée de l'expérience, la surveillance de l'enregistrement et celle de la Vipère sont menées conjointement et presque sans interruption du lever au coucher du soleil. L'emplacement et le comportement de l'animal sont notés au fur et à mesure sur la feuille d'enregistrement des températures stomacales, avec des indications sur l'ensoleillement. Toutefois, lors des journées chaudes, il arrive que la Vipère, à l'ombre dans les herbes ou sous le Sapin, soit perdue de vue pendant quelques temps. Le soir, l'observation devient discontinuée dès que le sujet est entré assez profondément dans l'abri pour que le signal cesse et l'enregistrement est arrêté vers 22 h. Lorsque l'animal reste à l'extérieur, ou simplement sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri, l'enregistrement se poursuit durant toute la nuit et l'observation jusqu'à l'obscurité totale. Toutefois, deux contrôles à la lumière électrique sont faits, vers 22 h et 24 h.

A la fin de l'émission (en général au bout de 5 jours, parfois 2 ou 3 jours seulement), la Vipère est retirée de l'enclos et placée en cage. Ce transfert détermine, en moins de 24 heures le plus souvent, la régurgitation de l'émetteur, enrobé dans les restes de la proie lorsque la digestion n'est pas terminée. L'état de ces restes dépend à la fois du laps de temps qui s'est écoulé depuis l'ingestion et de la température obtenue par la Vipère durant cette période. Les variations sont notables, puisqu'une proie de 18 g a été entièrement digérée en 4 jours, alors qu'une proie de 24 g ne l'était pas tout à fait en 9 jours.

Le tableau I donne la liste des expériences réalisées et quelques indications sur les individus concernés, ainsi que le poids de la proie non éviscérée. Les expériences du 8 et du 12 juin ont eu lieu dans l'enclos ouest (à gauche sur la photographie, pl. I A), toutes les autres dans l'enclos est. Précisons enfin que toutes les heures citées dans cet article sont des heures solaires.

TABLEAU I

*Liste et caractéristiques des différentes expériences*

Durée : nombre de jours d'enregistrement de la température stomacale de la Vipère.

Rapport poids : pourcentage du poids de la proie par rapport au poids de la Vipère.

Espèce	Sexe	Date 1er jour	Durée	Poids de la		Rapport poids %
				Vipère gr.	proie gr.	
<i>V. seoanei</i>	M	6 août	5	60	16	26,66
	F	2 août	2	91	18	19,78
<i>V. berus berus</i>	F	4 juillet	2	98	23	23,47
	F	14 août	5	92	18	19,57
<i>V. aspis aspis</i>	F	27 juin	5	162	21 + 17	23,46
	F	27 juillet	3	162	16 + 23	24,07
<i>V. aspis zinnikeri</i>	M	15 juillet	3	133	24	18,04
<i>V. ammodytes ammodytes</i>	M	8 juin	3	187	15	8,02
	F	15 mai	3	124	22	17,74
	F	12 juin	5	292	17	5,82
<i>V. ammodytes montandoni</i>	M	22 août	3	69	16	23,19

## RÉSULTATS

## TEMPÉRATURE PRÉFÉRÉE PENDANT LA DIGESTION.

Durant les journées chaudes à ensoleillement continu, du fait de la variété des micro-climats présents dans l'enclos, les Vipères peuvent sans difficulté obtenir la température interne de leur choix pendant plusieurs heures. Nous appellerons température préférée la moyenne des températures stomacales enregistrées dans ces conditions.

Le tableau II donne le résultat des différentes expériences. Nous n'avons tenu compte que des journées où l'ensoleillement continu durait plus de 5 heures et uniquement des périodes pendant lesquelles les Vipères disposaient avec certitude d'une gamme de températures largement suffisante. Les moyennes ont été établies en relevant la température, sur la courbe enregistrée, à un intervalle correspondant à 3,31 minutes, choix dû simplement au quadrillage du papier. Les températures stomacales ont été notées à 0,1 °C près, la marge d'erreur étant toutefois, du fait de l'échelle, de l'ordre de 0,1 °C en plus ou en moins.

Aucune expérience n'est identique aux autres, puisque la date,

TABLEAU II  
Températures préférées de différentes espèces et à différents stades de la digestion

Espèce	% poids proies	Date	Jour	Mn °C	Mx °C	Moyenne °C
<i>V. seoanei</i>	27	6 août	1	30,5	35,2	32,56 ± 1,32
		8 août	3	29,8	33,7	31,42 0,84
<i>V. berus berus</i>	20	15 août	2	30,5	33,9	32,48 0,78
		17 août	4	28,0	33,2	31,27 1,43
<i>V. aspis aspis</i>	24	27 juillet	1	31,1	33,9	32,48 0,69
		28 juillet	2	30,9	34,0	32,65 0,79
		29 juillet	3	29,8	33,2	31,47 0,73
<i>V. ammodytes montandoni</i>	23	22 août	1	30,0	34,0	32,23 0,97
		23 août	2	30,2	35,1	32,54 1,41
		24 août	3	29,1	32,9	31,13 1,02
<i>V. ammodytes ammodytes</i>	8	8 juin	1	30,1	33,7	31,49 0,94
		14 juin	3	30,1	32,9	31,61 0,92
	6	15 juin	4	30,1	32,0	31,50 0,52
		16 juin	5	28,6	32,3	30,80 0,91

les conditions climatiques, l'espèce, le sexe et le poids relatif de la proie varient chaque fois. On pouvait donc s'attendre à une dispersion notable des résultats. Or :

a) A un même stade de la digestion et pour des proies représentant de 17 à 28 % du poids de la Vipère, les températures préférées sont pratiquement les mêmes pour les différentes espèces et sous-espèces, quel que soit le sexe. En effet, la moyenne des températures préférées des deux premiers jours de la digestion (ou de l'un d'entre eux lorsqu'il est seul utilisable) est de 32,41 °C pour *Vipera ammodytes montandoni*, 32,48 °C pour *V. berus*, 32,56 °C pour *V. seoanei* et 32,59 °C pour *V. aspis*.

b) Les températures préférées des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours de la digestion sont légèrement plus basses que celles des 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> jours, leurs moyennes quotidiennes variant entre 31,13 et 31,47 °C. Toutes espèces confondues, la moyenne des températures préférées, qui est de 32,51 °C pour les deux premiers jours de la digestion, tombe à 31,32 °C pour les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours.

c) Lorsque la proie représente 5 à 8 % seulement du poids de la Vipère, les températures préférées sont, durant toute la digestion, analogues aux températures de fin de digestion d'une grosse proie. Chez *Vipera ammodytes ammodytes*, pour le premier jour de la digestion dans une expérience, les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> dans une autre, les températures préférées sont respectivement de 31,49, 31,61, 31,50 et 30,84 °C. La température au 5<sup>e</sup> jour de la digestion se rapproche probablement de la température préférée d'une Vipère à jeun et au repos sexuel. A ce moment, l'animal n'avait certainement plus dans l'estomac que l'émetteur, soit 2,6 % de son propre poids.

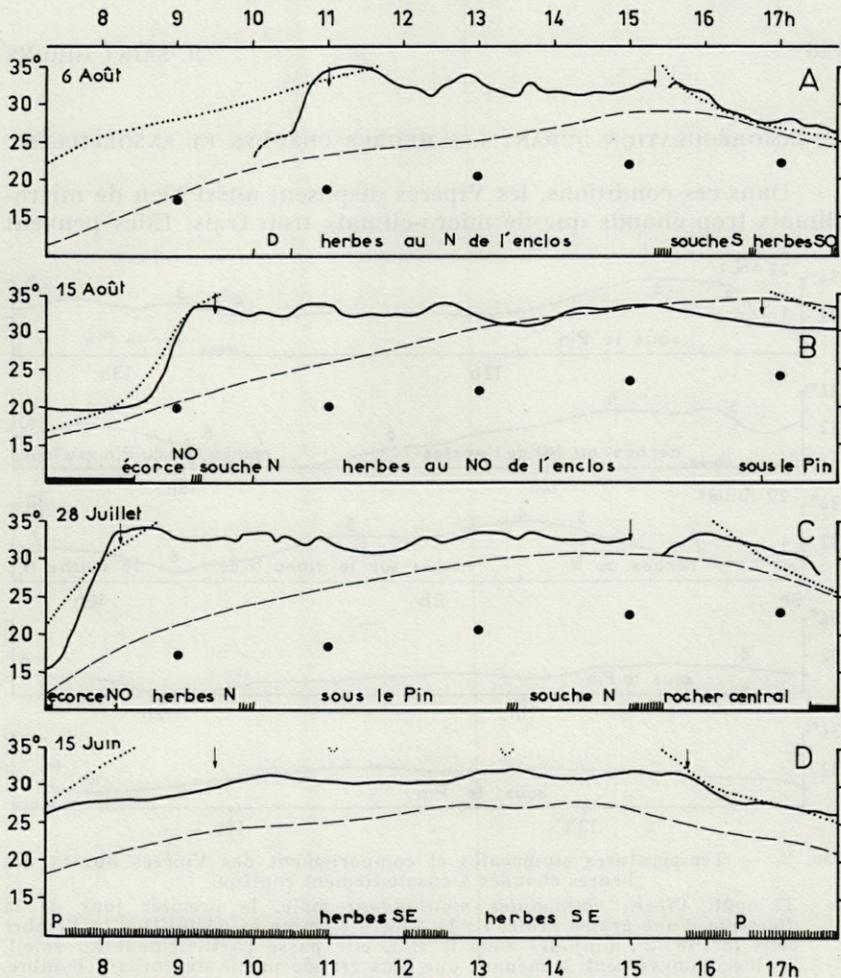


FIG. 1. — Températures stomacales à différents stades de la digestion, par des journées chaudes et ensoleillées.

A - 6 août. *Vipera seoanei* mâle, au premier jour de la digestion d'une grosse proie.

B - 15 août. *Vipera berus* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie.

C - 28 juillet. *Vipera aspis aspis* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie.

D - 15 juin. *Vipera ammodytes ammodytes* femelle, au quatrième jour de la digestion d'une petite proie.

En abscisses : temps en heures. En ordonnées : température en °C.

— : température stomacale de la Vipère.

... : température d'une sonde placée à 1 m au-dessus de l'enclos.

--- : température de l'air, sous abri météorologique.

● : température de l'abri, à 15 cm de profondeur.

Les traits épais correspondent aux séjours dans l'abri, les hachures aux périodes de déplacement. D = déglutition. P = Vipère sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri. Les flèches indiquent les périodes au cours desquelles ont été calculées les températures dont la moyenne correspond à la température préférée.

## THERMORÉGULATION DURANT LES HEURES CHAUDES ET ENSOLEILLÉES.

Dans ces conditions, les Vipères disposent aussi bien de micro-climats trop chauds que de micro-climats trop frais. Elles peuvent

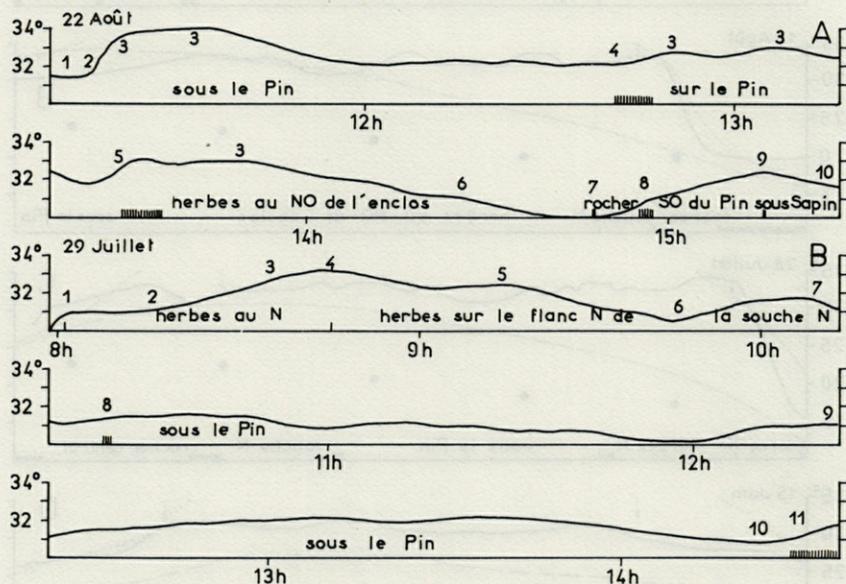


Fig. 2. — Températures stomacales et comportement des Vipères durant des heures chaudes à ensoleillement continu.

- A - 22 août. *Vipera ammodytes montandoni* mâle, le premier jour de la digestion d'une grosse proie. 1 : la Vipère termine la déglutition, à l'ombre sous le Pin. 2 : toujours sous le Pin, elle passe partiellement au soleil. 3 : léger mouvement, ramenant une plus grande partie de corps à l'ombre. 4 : grimpe lentement dans le Pin et s'installe sur les basses branches, partiellement au soleil. 5 : descend du Pin, passe entre l'abri et la souche nord et va s'installer à la pénombre, dans les herbes au nord-ouest de l'enclos. 6 : l'ombre gagne la partie de l'enclos où est la Vipère. 7 : elle va sur la face nord du rocher central, à la pénombre. 8 : traverse le rocher central et s'installe au soleil entre le Pin et le Sapin. 9 : va sous le Sapin, à l'ombre. 10 : l'ombre gagne la partie sud de l'enclos.
- B - 29 juillet. *Vipera aspis aspis* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie. 1 : la Vipère quitte l'écorce nord-ouest au soleil et va à peu de distance, dans les herbes de la partie nord de l'enclos, à la pénombre. 2 : le soleil gagne l'emplacement où se trouve la Vipère. 3 : elle s'enfonce plus profondément dans l'herbe, qui est assez haute. 4 : va dans l'herbe sur le flanc nord de la souche nord, partiellement à l'ombre. 5 : se déplace légèrement pour se mettre entièrement à l'ombre. 6 : revient partiellement au soleil. 7 : l'ombre gagne toute la face nord de la souche. 8 : la Vipère passe entre la souche nord et l'abri et va s'installer à l'ombre sous le Pin, au nord du tronc. Jusqu'à 12 h 20 assure sa thermorégulation par de légers mouvements. 9 : s'installe autour de la base du tronc du Pin. 10 : se déplace légèrement vers l'ouest, partiellement au soleil. 11 : se déplace lentement dans la partie sud-ouest de l'enclos. Ira ensuite sur le rocher central, puis dans les pierres à l'entrée de l'abri.

assurer leur thermorégulation soit en choisissant un micro-biotope homogène et à température convenable (ombre dense, entrée de l'abri, ou parfois au soleil mais au-dessus du sol, en grimpant dans un des arbustes), soit en plaçant une partie de leur corps au soleil et l'autre à l'ombre, ce qu'elles font fréquemment en s'installant à la pénombre et en utilisant les petites flaques de soleil plus ou moins atténué qui la parsèment.

Notamment dans ce dernier cas, les Vipères peuvent parfaitement maintenir leur température interne à un niveau constant, à  $\pm 0,1$  °C près, à l'aide de très légers mouvements de leur corps qui compensent les déplacements du soleil. Mais les courbes de température peuvent aussi présenter un aspect sinusoïdal entre deux limites distantes de 1 à 1,5 °C. C'est toujours le cas lorsque l'animal est dans un microbiotope homogène qu'il doit quitter lorsque la température devient trop haute ou trop basse, parfois aussi lorsque le soleil gagne l'emplacement à l'ombre où il se tient, ou inversement.

Toutefois, l'étude des enregistrements (fig. 2) montre que le niveau du plateau, ou le niveau moyen de la courbe sinusoïdale, varie au cours de la journée et ne coïncident que de temps à autre avec la température préférée. Tout se passe comme si l'optimum thermique variait légèrement en fonction de la température précédemment subie, la quantité de chaleur recherchée au cours de la journée restant cependant constante pour un état physiologique donné. Le calcul du temps passé à chaque température, durant les heures où la Vipère peut indiscutablement choisir sa température interne, montre que la dispersion est toujours importante, mais varie assez largement d'un jour à l'autre (voir les écarts types sur le tableau II), sans que nous ayons pu mettre en évidence des différences spécifiques, sexuelles, individuelles ou liées au stade de la digestion. La figure 3 et la partie en pointillés de la fig. 6, qui représentent deux cas presque extrêmes, illustrent ce phénomène.

D'une façon assez générale, on observe un maximum thermique le matin dès que l'ensoleillement le permet (ou aussitôt après l'ingestion de la proie), puis deux, parfois un ou trois, maxima

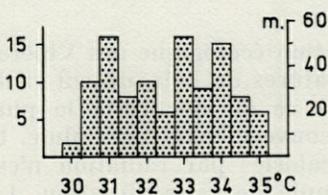


FIG. 3. — Temps passé à chaque température, le 22 août, 2<sup>e</sup> jour de digestion, de 10 h 15 à 15 h 30, par *Vipera ammodytes montandoni* mâle. La température moyenne, ou température préférée =  $32,54$  °C  $\pm 1,41$ .

En abscisses : température stomacale en °C; en ordonnées : nombre de relevés (à gauche) et temps en minute (à droite). Il a été fait un relevé toutes les 3,31 mn.

secondaires dans la journée et un dernier maximum, assez constant, juste avant que l'ombre ne gagne définitivement l'enclos. Les températures stomacales les plus basses sont souvent atteintes dans l'après midi, avant le dernier ou l'avant dernier maximum; durant les derniers jours de la digestion, ou lorsque la proie est petite, cette période correspond à des déplacements de type exploratoire, assez indépendants de la thermorégulation.

Pour les Vipères ayant avalé une grosse proie (17 à 28 % de leur poids), le maximum quotidien volontairement toléré se situe entre 33,9 et 35,2 °C au cours des deux premiers jours de la digestion, entre 32,9 et 33,7 °C par la suite. Cette marge de variation, relativement importante, semble relever davantage du hasard que de différences individuelles, sexuelles ou spécifiques. Pour les Vipères ayant avalé une petite proie (6 à 8 % de leur poids), nous avons un maximum de 33,7 °C le premier jour et des chiffres compris entre 32 et 32,9 °C pour les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> jours. Le minimum volontairement toléré durant les heures où les Vipères peuvent certainement choisir leur température interne, varie moins et est compris entre 30 et 31 °C pour les deux premiers jours de la digestion, entre 28 et 30,1 °C par la suite, ceci quelle que soit la taille relative de la proie.

#### THERMORÉGULATION EN PÉRIODES DE DÉFICIT THERMIQUE.

Au printemps et à l'automne, ainsi que pendant de nombreuses journées d'été — c'est-à-dire durant la plus grande partie de leur période de vie active — les Vipères ont du mal à atteindre leur température préférée. Les méthodes de thermorégulation écologique qu'elles mettent alors en œuvre sont connues depuis longtemps. Le matin, l'animal s'expose aux rayons du soleil en s'isolant le mieux possible du sol encore froid; il peut ensuite utiliser également la chaleur du substratum, par conduction, surtout en fin d'après midi ou lors de passages nuageux; enfin, le soir ou par mauvais temps, l'abri est plus chaud que l'extérieur. Ces données étant acquises, nous avons cherché dans ce travail à étudier les différences entre espèces et à préciser les résultats obtenus par les diverses méthodes de thermorégulation.

Par temps de pluie, la thermorégulation écologique des Vipères est pratiquement inefficace. Les températures de l'air, du sol et de l'animal sont très proches et d'ailleurs ce dernier reste le plus souvent dans l'abri. Par temps frais et couvert, mais sans pluie, la situation change déjà car l'apport de calories par radiation n'est jamais nul. La fig. 4 A donne un exemple de cette situation. La

température de la Vipère (en moyenne 24,34 °C pour toute la période passée à l'extérieur) est constamment supérieure à celle de l'air, la différence atteignant souvent 8 à 9 °C. Il convient également de noter que la température stomacale est beaucoup plus stable et en

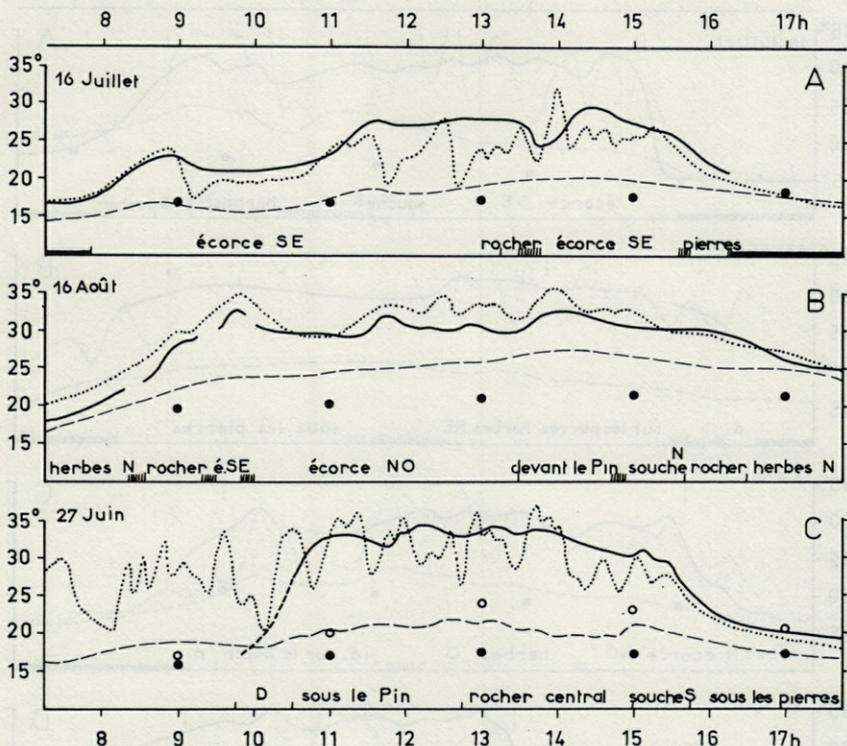


FIG. 4. — Thermorégulation dans des conditions variées de déficit thermique. A - 16 juillet. *Vipera aspis zinnikeri* mâle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie, par une journée fraîche à ciel couvert, mais sans pluie. B - 16 août. *Vipera berus* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie, par une journée assez chaude à ciel couvert. C - 27 juin. *Vipera aspis aspis* femelle, au premier jour de la digestion d'une grosse proie, par temps frais et insolation intermittente. L'animal réussit cependant à atteindre pendant plusieurs heures sa température préférée. En abscisses : temps en heures. En ordonnées : température en °C.

- : température stomacale de la Vipère.
- ... : température d'une sonde placée à 1 m au-dessus de l'enclos.
- - - : température de l'air, sous abri météorologique.
- : température de l'abri, à 15 cm de profondeur
- : température du sol sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri.

Les traits épais correspondent aux séjours dans l'abri, les hachures aux périodes de déplacements. D = déglutition. Les flèches indiquent les périodes au cours desquelles ont été calculées les températures moyennes citées dans le texte.

général supérieure à celle du thermomètre tige placé à 1 m au-dessus de l'enclos, sauf vers 14 h, à la fin d'une période de déplacements pendant laquelle l'animal ne s'est pas préoccupé de

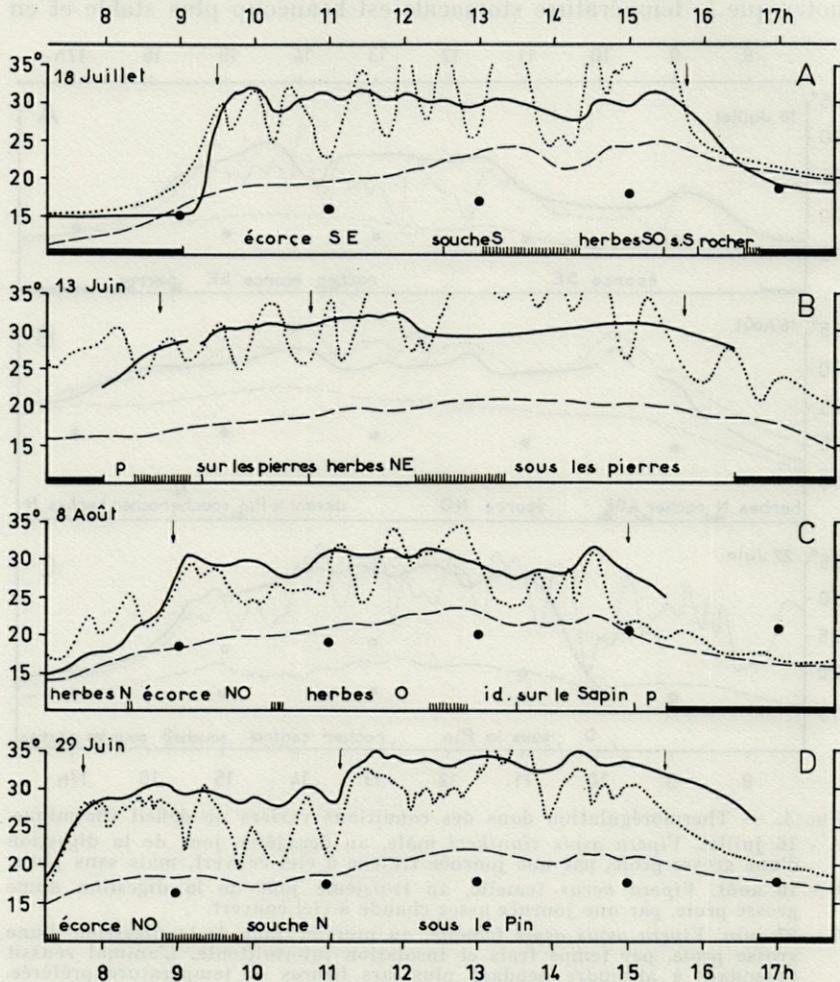


FIG. 5. — Thermorégulation par insolation intermittente

- A - 18 juillet. *Vipera aspis zinnikeri* mâle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.  
 B - 13 juin. *Vipera ammodytes ammodytes* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une petite proie.  
 C - 8 août. *Vipera seoanei* mâle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.  
 D - 29 juin. *Vipera aspis aspis* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.

Même légende que fig. 4.

thermorégulation. Par temps couvert, mais chaud, la différence entre la température de l'air et celle de la Vipère est moindre, comme on peut le voir sur la fig. 4 B. La température moyenne obtenue de 9 h 15 à 16 h 30 (30,40 °C) n'est pas très différente de celle enregistrée aux mêmes heures la veille (32,48 °C, fig. 1 B), ou le lendemain (31,27 °C), journées beaucoup plus ensoleillées.

Une insolation intermittente, avec une température de l'air ne dépassant pas 20 à 25 °C représente un type de temps fréquent en été dans les régions à climat océanique. Les fig. 4 C et 5 illustrent cette situation. Chez un animal au premier jour de la digestion (fig. 4 C), une thermorégulation constante et efficace permet d'obtenir entre 10 h 45 et 15 h 30 une température moyenne de 32,55 °C, donc correspondant à la température préférée à ce stade, ceci bien que l'isolation soit très intermittente et la température de l'air relativement basse (comparer avec la fig. 1). Il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de Vipères à un stade plus avancé de la digestion (fig. 5 A et C), ou n'ayant avalé qu'une petite proie (fig. 5 B). Dans ces trois dernières expériences, les températures moyennes des Vipères durant la plus grande partie de la journée (de 9 h - 9 h 30 à 15 h - 15 h 45) sont assez voisines : 30,13 °C le 18 juillet, 30,20 °C le 13 juin et 29,43 °C le 8 août, en dépit de notables différences de la température environnante. D'autre part, on peut constater que les Vipères n'utilisent pas toutes les possibilités de thermorégulation écologique et, notamment dans l'après midi, des déplacements dans des zones plus ou moins à l'ombre correspondent à une baisse de leur température interne. Ce phénomène est moins accentué le 8 août — ce qui explique que la température moyenne de la Vipère pendant cette journée moins ensoleillée que les deux autres ne leur soit que de peu inférieure — mais il se manifeste cependant à deux reprises et de façon très nette à 12 h 30. Apparemment, dans une zone de températures sub-préférées, qui pourrait se situer aux environs de 30 °C au troisième jour de la digestion, un léger déficit thermique n'empêche pas les activités autres que la thermorégulation.

Le cas représenté fig. 5 D laisse supposer que les limites de cette zone sub-préférée sont relativement étroites. En effet, après une matinée assez fraîche au cours de laquelle, de 7 h 45 à 11 h 10, la température moyenne de cette Vipère au 3<sup>e</sup> jour de la digestion n'a été que de 28,92 °C, l'animal a profité au maximum de l'ensoleillement un peu plus fort de l'après-midi; de 11 h 15 à 15 h 30 sa température moyenne a été de 33,42 °C, soit plus que la température préférée des deux premiers jours de la digestion. Dans ce cas, l'impression qui prévaut est celle d'un « rattrapage », efficace d'ailleurs puisque la température moyenne de 7 h 45 à 15 h 30 est de 31,45 °C, chiffre correspondant bien à la température préférée au 3<sup>e</sup> jour de la digestion.

UTILISATION DES DIFFÉRENTS MICRO-MILIEUX ET TEMPÉRATURE  
OBTENUE AU COURS DU NYCTHÉMÈRE.

Il ressort des observations faites en même temps que les enregistrements que les différents micro-milieus présents dans les enclos sont utilisés dans des conditions assez précises et constantes. Les écorces servent en début de matinée et, souvent, durant toutes les journées fraîches à soleil intermittent, c'est-à-dire toutes les fois que les animaux se trouvent en déficit thermique et que l'apport de chaleur est dû uniquement aux radiations. Pour des raisons qui tiennent à l'exposition, les Vipères se tiennent en début de matinée sur l'écorce nord-ouest, puis sur les écorces sud-est. Les deux souches sont utilisées soit après les écorces, lorsque l'animal a atteint sa température préférée mais à un stade où l'insolation est encore nécessaire, soit, en ce qui concerne la souche sud, en fin de journée puisque c'est l'endroit le plus longtemps exposé au soleil. De façon très nette, la grande pierre plate centrale est surtout occupée le soir, lorsque l'ombre a gagné tout l'enclos, les Vipères utilisant alors par conduction la chaleur stockée dans ce matériau. Les pierres surmontant l'entrée de l'abri jouent le même rôle, mais un peu plus tard encore et les Vipères s'installent alors sous ces pierres et non au-dessus. On peut aussi les y trouver lors des journées très chaudes, dès que la température de ce milieu particulier devient suffisante. L'abri lui-même est regagné encore plus tard le soir.

Les plages de sol nu ou sablé sont, comme les souches, utilisées après les écorces, lorsque le substratum s'est réchauffé. C'est souvent le cas en milieu de matinée par beau temps et dans l'après midi des journées fraîches à soleil intermittent. Enfin, par les journées chaudes et ensoleillées, les Vipères se tiennent soit à la pénombre dans l'herbe suffisamment haute, soit plus ou moins dissimulées sous les arbustes, une partie du corps éventuellement exposée au soleil. Au cours des périodes de thermorégulation, les Vipères grimpent parfois dans les arbustes — un petit Pin et un Sapin plus épais. Cela se produit notamment après une pluie, ou en milieu de matinée, ou bien encore le soir et dans ce cas l'animal peut y rester toute la nuit.

Du point de vue de la thermorégulation des Vipères, l'efficacité des différents micro-milieus n'a pu être chiffrée de façon suffisamment précise. En effet, la mesure de la température du substratum pose le difficile problème des températures de surface et une amélioration de nos techniques s'avère nécessaire.

Le tableau III, qui résume les données concernant le temps passé par les Vipères aux différents emplacements, d'une part lors

TABLEAU III

Pourcentage du temps passé dans les différents micro-biotopes, selon les espèces et les types de temps, entre la première sortie matinale et 18 h

Nombre de jours	Journées chaudes et ensoleillées				Jours de déficit thermique			
	10	4	2	2	1	6	2	3
Espèces	<i>ammod.</i>	<i>aspis</i>	<i>berus</i>	<i>seoan.</i>	<i>ammod.</i>	<i>aspis</i>	<i>berus</i>	<i>seoan.</i>
	%				%			
Sur les écorces	3	10	7		29	33	21	42
Sur le sol nu	7	32	7			17	12	7
Dans les arbustes	4			13	21			8
Sur les souches	2	10	4	14	4	16	44	9
Dans les herbes	31	23	69	69		2		17
Parmi les pierres	31	12	11	4		11	12	2
Dans l'abri	22	13	2		52	21	11	15

des journées plus ou moins chaudes et ensoleillées, d'autre part pendant les jours à ciel couvert ou à insolation très intermittente, mais sans pluie, montre bien l'importance des différences spécifiques. Par temps chaud, si tous les animaux se tiennent fréquemment dans les herbes, cette tendance est particulièrement accentuée chez *Vipera berus* et *V. seoanei*. Au contraire, *V. ammodytes* séjourne tout aussi souvent à l'ombre des pierres surmontant l'entrée de l'abri, tandis que *V. aspis* assure fréquemment sa thermorégulation sur le sol nu, à l'ombre d'un arbuste. Notons enfin qu'en été *V. berus* et *V. seoanei* ne rentrent que tardivement, ou pas du tout, dans l'abri. Par temps frais, toutes les espèces utilisent largement les écorces, mais *V. berus* passe encore plus de temps sur les souches, tandis que *V. ammodytes* se tient fréquemment sur les arbustes — tous emplacements qui isolent du sol froid. Il faut aussi noter le temps considérable que *V. ammodytes* passe dans l'abri.

Il ne convient pas, sous prétexte qu'elles sont numériques, d'attacher trop d'importance à ces données qui ne portent finalement que sur un petit nombre d'individus et de journées. Mais les nombreuses observations faites dans la nature, ou dans les divers enclos au cours de ces quatre dernières années, confirment ces résultats. D'une façon générale, *Vipera ammodytes* montre une nette prédilection pour les biotopes rocheux et partiellement clos et passe beaucoup de temps dans l'abri ou sous les pierres qui le surmontent.

Dans d'autres enclos, de grandes souches creuses sont utilisées de la même manière que les amas de pierres. Au contraire, *V. berus* et *V. seoanei* fréquentent surtout les biotopes plus ou moins découverts — herbes les jours chauds, écorces et sommet des souches les jours frais — et montrent une forte tendance à ne pas rentrer dans l'abri. *V. aspis* utilise des biotopes variés, mais plus que d'autres le sol nu lorsqu'il est abrité sous un arbuste. Enfin *V. ammodytes* et, à un degré moindre, *V. seoanei*, diffèrent nettement des autres espèces par leur tendance à grimper dans les arbustes et les buissons.

Dans le cadre de ces variations spécifiques, il existe aussi de nettes différences individuelles. Par exemple, telle Vipère s'expose toujours au soleil le matin sur l'écorce nord-ouest, alors que telle autre, de la même espèce et du même sexe, ira dans les mêmes conditions sur le sommet de la souche nord. De même, toujours dans l'enclos d'expérience, le jeune mâle *Vipera ammodytes* ne grimpait que dans le Pin, alors que la femelle *V. ammodytes* et le couple *V. seoanei* utilisaient exclusivement le Sapin. Mais ces variations individuelles du comportement sortent en partie du cadre de cet article et seront traitées ultérieurement.

La position que prend un Reptile participe également de la thermorégulation écologique. Le phénomène le plus caractéristique est l'aplatissement dorso-ventral de *Vipera berus* lorsque cette espèce s'expose au soleil le matin ou durant les journées fraîches. Cette attitude, que l'on retrouve chez *V. ursinii*, est tout à fait exceptionnelle chez *V. seoanei* et n'a jamais été observée chez les autres espèces, y compris *V. latastei*, sans qu'on sache si cette impossibilité est due à des causes anatomiques, physiologiques ou purement éthologiques.

Lors de l'insolation par temps frais — en général sur une écorce ou une souche — les Vipères peuvent être presque complètement allongées, ou plus souvent repliées une fois, en forme de J ou de U. C'est également la position qu'elles prennent en fin d'après midi, lorsqu'elles cherchent à bénéficier par conduction d'un substratum resté chaud. Le reste du temps les attitudes varient beaucoup. L'animal peut être en S, en 8, ou bien enroulé à plat en cercles concentriques, la tête reposant sur le dos. Cette dernière position est fréquemment adoptée, dans la nature, par les Vipères qui profitent d'une petite flaque de soleil atteignant le sol au milieu de la végétation. Les Vipères ne sont jamais « lovées » comme un cordage, en formant des anneaux superposés. Toutefois, il n'est pas rare qu'une moitié environ du corps repose sur l'autre. Cette attitude correspond le plus souvent au séjour dans un milieu proche de la température préférée, par exemple à la pénombre par journée chaude, mais elle se manifeste également juste avant que

l'animal ne quitte un emplacement qui devient trop chaud. En diminuant la surface exposée aux radiations, la Vipère limite ainsi provisoirement l'augmentation de température.

Lorsqu'une Vipère assure sa thermorégulation en plaçant une partie de son corps au soleil et l'autre à l'ombre, c'est généralement le milieu du corps qui se trouve au soleil. Ce phénomène est particulièrement net lorsqu'il s'agit d'un animal qui vient d'avaler une grosse proie, la zone correspondant à l'estomac dilaté étant presque toujours au soleil.

Durant la nuit, comme au cours des jours de pluie, la thermorégulation écologique devient fort peu efficace. Seul l'abri est un peu plus chaud que l'environnement extérieur. Toutefois, ainsi que nous l'avons déjà signalé, en été certaines espèces restent fréquemment au dehors durant tout le nyctémère, ce qui augmente sans doute leurs chances de capturer des proies puisque celles-ci sont principalement nocturnes. Dans tous les cas, sauf par temps de pluie, la répartition des températures internes au cours du nyctémère présente l'aspect d'une courbe bimodale, avec deux zones thermiques particulièrement bien représentées : l'une correspond aux températures nocturnes de l'abri ou du milieu extérieur, l'autre aux températures préférées — ou, par temps plus frais, aux températures maximales que l'animal peut atteindre. La figure 6 illustre cette répartition des températures dans un cas où, la Vipère n'étant pas rentrée dans l'abri, l'enregistrement a pu porter sur 24 heures. Bien entendu, les valeurs absolues peuvent varier d'un jour à l'autre, mais l'allure générale de la répartition des températures

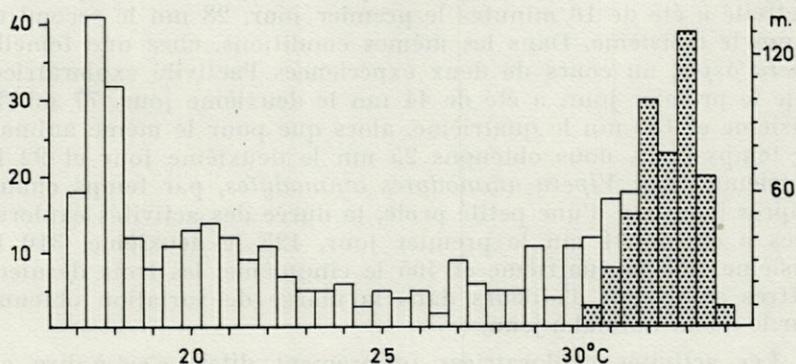


FIG. 6. — Temps passé à chaque température au cours d'un nyctémère, du 15 août 8 h au 16 août 8 h. *Vipera berus* femelle, deuxième jour de la digestion. L'animal n'est pas rentré dans l'abri pendant la nuit.

En abscisses : température stomacale en °C; en ordonnées : nombre de relevés (à gauche) et temps en minute (à droite). Il a été fait un relevé toutes les 3,31 minutes. En pointillés, les relevés faits entre 9 h 15 et 16 h 30. La température préférée correspondante =  $32,48^{\circ}\text{C} \pm 0,78$ .

internes au cours du nyctémère reste la même. Comme on s'en rend compte immédiatement, la température moyenne subie par une Vipère en 24 heures a fort peu de signification, sinon à titre comparatif.

#### CYCLE D'ACTIVITÉ ET THERMORÉGULATION.

La thermorégulation n'est pas le seul facteur qui intervienne dans le rythme circadien de l'activité. Par exemple, le matin les Vipères sortent fréquemment de bonne heure pour boire les gouttes de rosée — leur seule source d'eau habituelle aussi bien dans les enclos que dans la nature. Or ces sorties s'effectuent peu après le minimum thermique quotidien et à l'ombre le plus souvent, donc sans aucune tentative de thermorégulation.

D'autre part, au cours de la journée les Vipères font montre d'une certaine activité exploratrice, toute différente des brefs déplacements liés à la thermorégulation. La durée de cette activité dépend évidemment de nombreux facteurs, notamment l'état sexuel et, compte tenu du petit nombre d'expériences, nous ne pouvons pas établir de moyenne représentative pour chaque cas possible. Toutefois, il est manifeste que la durée des périodes d'activité exploratrice est d'autant plus longue que la digestion est plus avancée, ou la proie plus petite et que la température est plus élevée. Par exemple, chez un mâle *Vipera ammodytes montandoni* ayant avalé une grosse proie, par temps chaud la durée des périodes d'activité a été de 10 minutes le premier jour, 28 mn le second et 45 mn le troisième. Dans les mêmes conditions, chez une femelle *Vipera aspis*, au cours de deux expériences l'activité exploratrice, nulle le premier jour, a été de 44 mn le deuxième jour, 77 mn le troisième et 150 mn le quatrième, alors que pour le même animal, par temps frais, nous obtenons 25 mn le deuxième jour et 92 le quatrième. Chez *Vipera ammodytes ammodytes*, par temps chaud et après ingestion d'une petite proie, la durée des activités exploratrices a été de 91 mn le premier jour, 123 le deuxième, 310 le troisième, 335 le quatrième et 405 le cinquième, les trois derniers chiffres se situant d'ailleurs dans la marge de variation obtenue pour le même animal à jeun.

Les activités exploratrices proprement dites, c'est-à-dire en excluant la recherche matinale de la rosée, ont généralement lieu après que l'animal ait atteint pendant un certain temps une température suffisamment élevée. Elles sont particulièrement fréquentes avant le dernier et l'avant-dernier maximum thermique de la journée, c'est-à-dire dans l'après-midi. De toute façon, ces déplacements

correspondent à un arrêt provisoire de la thermorégulation. Le plus souvent la température de la Vipère baisse de façon sensible; elle peut aussi s'élever assez rapidement, les journées chaudes, si l'animal circule au soleil. Lorsque les variations par rapport à la température de départ atteignent 2 à 3 °C en plus ou en moins, la Vipère regagne un milieu plus favorable. S'il y avait excès de chaleur, elle continue généralement à se déplacer à l'ombre; dans le cas contraire, elle s'immobilise au soleil pour une nouvelle période de thermorégulation. Comme nous l'avons vu, ces périodes d'activité exploratrice ont lieu même les jours où les Vipères ne peuvent pas atteindre leur température préférée. Elles sont alors plus courtes et ne cessent complètement que par temps réellement froid, ou lorsqu'il pleut.

Notons enfin qu'en période de déficit thermique, la thermorégulation entre clairement en conflit avec le désir de couvert et de la proximité d'un abri. L'emplacement choisi par l'animal résulte d'un compromis entre ces diverses nécessités. Ce phénomène n'est pas toujours évident dans les enclos, aménagés justement pour que les Vipères se trouvent dans des conditions favorables, mais on l'observe fréquemment dans la nature. De ce point de vue, il existe d'ailleurs des différences spécifiques et *Vipera berus* accorde beaucoup plus d'importance à la thermorégulation que les autres espèces, notamment au début du printemps. On peut alors voir des individus s'exposer au soleil à plus d'un mètre du couvert le plus proche.

## DISCUSSION

Au cours de ce travail nous avons fréquemment utilisé le terme de « température préférée ». Nous entendons par là la température moyenne obtenue par un Serpent non perturbé durant les heures de la journée où il a réellement le choix. La température préférée ne correspond donc pas à la moyenne des températures corporelles durant le temps passé hors de l'abri et, bien souvent, elle n'est atteinte que pendant un bref laps de temps, voire pas du tout les jours sans ensoleillement. Cette température préférée, qui semble très constante pour un état physiologique donné, se situe dans une « zone de températures préférées » dont les limites varient quelque peu d'un individu ou d'un jour à l'autre, mais ne recouvrent qu'une faible partie de la zone thermique d'activité normale. Bien qu'elle varie selon l'état physiologique, il est très probable que la température préférée ne correspond nullement à la température optimale pour une fonction physiologique donnée, mais à un compromis entre des besoins divers et peut-être contradictoires.

D'autre part, il ne faut pas oublier qu'un Reptile de région tempérée meurt en quelques semaines ou mois s'il est maintenu constamment à la température préférée de son espèce. Les animaux placés en cage dans un gradient thermique constant présentent d'ailleurs des variations circadiennes de leur température interne (REGAL, 1967; GEHRMAN, 1971; SPELLERBERG, 1974) et les espèces diurnes recherchent, pendant la nuit, des températures nettement inférieures à la température préférée durant la journée. C'est pourquoi nous avons évité d'employer le terme d'optimum écologique. Il n'est pas exclu que le niveau de la température préférée dépende dans une certaine mesure de l'intensité du refroidissement nocturne et, effectivement, les Serpents des forêts intertropicales semblent avoir une température préférée relativement peu élevée. Toutefois, dans nos expériences, nous n'avons trouvé aucune corrélation significative entre la température nocturne d'une Vipère et sa température préférée le lendemain.

La thermorégulation des Serpents a été étudiée à l'aide de méthodes variées, ce qui rend souvent difficile la comparaison des résultats obtenus par différents auteurs.

Dans leur grande majorité, les données correspondent à des températures cloacales prises dans la nature (voir BRATTSTROM, 1965, pour la bibliographie, ainsi que STEWART, 1965; CUNNINGHAM, 1966; HIRT et KING, 1969; DUGUY, 1972; VITT, 1974), parfois aussi dans des enclos extérieurs (COWLES et BOGERT, 1944). Lorsque les relevés sont assez nombreux, on obtient une bonne idée de la zone thermique d'activité normale de l'espèce considérée et la moyenne des températures cloacales peut être utilisée pour comparer entre elles deux espèces sympatriques, ou bien pour comparer les résultats obtenus sur la même espèce à des époques ou dans des localités différentes. Malheureusement, certains auteurs ont tendance à confondre cette moyenne des températures cloacales, prises dans la nature au hasard des rencontres, avec la température préférée ou la température optimale. C'est une erreur manifeste car, comme on peut s'en rendre compte sur les figures 1, 4 et 5, la moyenne des températures relevées au cours des heures passées hors de l'abri est toujours inférieure, et parfois de beaucoup, à la température préférée.

L'évaluation de la température d'un Serpent d'après les conditions du milieu a été faite dans la nature par KLAUBER (1939, 1956) et c'est la méthode que nous avons utilisée autrefois en enclos extérieurs (SAINT GIRONS, 1954). Dans ce cas, la moindre précision des mesures est compensée par le fait que l'animal n'est pas perturbé et que tous les moments de la journée peuvent être représentés dans l'échantillon.

L'observation ou l'expérimentation en cage, dans des conditions artificielles bien définies, apportent des renseignements d'un autre ordre (HERTER, 1940; STEWART, 1965; MYRES et EELLS, 1968; REGAL, 1966, 1967; KITCHELL, 1969; MCGINNIS et MOORE, 1969; JACOBSON et WHITFORD, 1970, 1971; WEBB et HEATWOLE, 1971; SPELLERBERG, 1972; NAULLEAU et MARQUES, 1973; BROWN *et al.*, 1974). Dans ces conditions, s'il est difficile et parfois impossible d'évaluer les maxima et les minima volontairement tolérés, on peut définir les températures critiques et létales, ainsi — mais seulement chez les espèces qui supportent très bien la captivité — que la température préférée, en fonction éventuellement de la photopériode, de l'état physiologique de l'animal, etc...

La biotélémetrie permet maintenant d'enregistrer, sans le perturber, la température interne d'un Serpent placé dans un enclos extérieur (JOHNSON, 1972) et même, lorsqu'il s'agit de grandes espèces, dans la nature (MCGINNIS et MOORE, 1969; OSGOOD, 1970). C'est évidemment le meilleur moyen d'étudier les méthodes de thermorégulation et leurs résultats dans un milieu naturel ou semi-naturel, notamment les conditions dans lesquelles un individu peut se maintenir à sa température préférée.

Il se trouve que *Vipera aspis* a été étudié à l'aide de presque toutes ces méthodes et il n'est pas inintéressant de comparer les résultats ainsi obtenus.

On voit nettement que la moyenne des températures cloacales dans la nature est très inférieure aux températures préférées et que les températures élevées sont si mal représentées que le maximum volontairement toléré est loin d'être atteint. Ceci s'explique en partie par le fait qu'une Vipère ayant atteint sa température

TABLEAU IV

*Quelques niveaux de l'échelle thermique de Vipera aspis, obtenus par des méthodes différentes*

Mnvt : minimum volontairement toléré. M : moyenne des températures cloacales. T.P. : températures préférées. MxVt : maximum volontairement toléré.

Méthodes	MnVt °C	M °C	T P °C	MxVt °C	Auteurs
T° cloacales dans la nature	11,5	23,7	—	32,0	DUGUY, 1963, 1971
T° d'après l'environnement	11,0	—	29,0	37,0	SAINT GIRONS, 1956
T° stomacale en cage chauffée	—	—	31,0 à 33,5	35,5	NAULLEAU <i>et al.</i> , 1973
T° stomacale en enclos extérieurs	—	—	30,5 à 32,5	34,5	Ce travail

préférée a tendance à se mettre à couvert et échappe ainsi à la vue. Toutefois, un autre phénomène pourrait également jouer un rôle à cet égard. WEBB et HEATWOLE (1971) ont montré qu'il pouvait exister d'importantes différences de température entre les différentes parties du corps d'un Serpent vivant, en fonction notamment de l'emplacement de la source de chaleur. Le protocole de ces auteurs ne nous indique nullement quelles sont, dans la nature, les variations respectives de la température stomacale et de la température cloacale, mais la possibilité d'une différence notable existe. Il en est d'ailleurs de même chez les Lézards (SPRAY et BELKIN, 1973). Et comme les Serpents en cours de digestion ont tendance à placer au soleil — ou de façon bien plus nette encore sous la lampe chauffante, comme cela a été montré par REGAL (1966) — la partie de leur corps contenant la proie, il y a de fortes chances pour que les températures cloacales soient souvent plus basses que les températures stomacales. D'autre part, il n'est pas absolument exclu qu'au cours de la digestion le début de putréfaction de la proie, ou l'action des enzymes digestives, ne dégagent une certaine quantité de chaleur. A l'air libre, la différence de température entre deux Souris éviscérées, l'une fraîchement tuée, l'autre en cours de décomposition, est imperceptible. Mais nous n'avons aucune information sur ce qui se passe dans l'estomac de la Vipère.

Le maximum de 37 °C obtenu d'après la température de l'environnement est probablement excessif, ce qui n'a rien d'étonnant puisque la marge d'erreur de la méthode est de l'ordre de  $\pm 2$  °C. Il est également possible que la température préférée de 29 °C pour des Vipères souvent à jeun soit un peu faible, mais ce n'est pas certain. Enfin, les résultats obtenus par biotélémetrie sont assez voisins les uns des autres. Les légères différences qui apparaissent ne sauraient surprendre, puisque les Vipères étaient placées dans des conditions fort différentes. Ajoutons que dans une cage à gradient thermique HERTER (1940) a trouvé une température préférée de 33 °C pour *Vipera berus*.

Pour des raisons pratiques, les grands Boidae ont été utilisés en priorité lors des études de thermorégulation utilisant les méthodes biotéléométriques. Chez deux jeunes *Boa constrictor* placés dans des enclos extérieurs, MCGINNIS et MOORE (1969) trouvent que la température moyenne pendant la journée varie entre 30,5 et 31,6 °C chez un individu, entre 32,8 et 34,5 °C chez un autre. Les résultats des deux jours d'enregistrement obtenus chez un adulte en liberté sont plus difficilement interprétables, mis à part le fait que pendant la nuit la température interne de l'animal est constamment plus élevée que celle de l'air et celle du substratum, ce qui correspond probablement à un retrait dans un abri.

D'une façon générale, la thermorégulation ne semble jouer qu'un rôle modéré chez cette espèce tropicale non héliophile. Chez *Morelia spilotes*, en enclos extérieurs, JOHNSON (1972) constate que la température préférée se situe entre 30,7 et 32,0 °C (moyenne = 31,3 °C). Les méthodes de thermorégulation écologique de cette espèce sont, dans l'ensemble, analogues à celles que nous avons observées; toutefois, les Pythons se lovent souvent en anneaux superposés pour lutter contre la chaleur, au lieu de se déplacer. Il est vrai qu'ils disposaient de micro-milieus moins abondants que les nôtres, l'auteur étudiant principalement le rôle de différents substratums dans la thermorégulation.

OSGOOD (1970) a étudié deux Colubridae semi-aquatiques (*Natrix fasciata* et *N. taxispilota*) en zone tempérée, aussi bien dans la nature que dans des enclos extérieurs. Dans une note malheureusement trop brève, l'auteur ne fournit qu'une faible partie de ses résultats. Il signale cependant que, durant les périodes d'insolation, la température de *Natrix fasciata* se maintient la plupart du temps entre 26 et 31 °C et que le maximum volontairement toléré des femelles gestantes est plus faible que celui des femelles non gestantes.

Assez curieusement, ce sont les résultats obtenus par STEBBINS et BARWICK (1968) chez le Lézard *Varanus varius*, qui se rapprochent le plus des nôtres. Leur sujet, suivi pendant 5 jours dans la nature, sort vers 7 h 30. A ce moment, sa température est minimale (15 à 22 °C selon les jours), mais en moins d'une heure il atteint la température normale d'activité. Le soir, à une heure plus variable, le Varan rentre dans un arbre creux, peu après un maximum thermique corporel. Durant toute la période d'activité, soit près de 11 heures, sa température moyenne varie fort peu d'un jour à l'autre et se situe entre 35,0 et 36,2 °C. D'après les figures des auteurs, au cours de ces périodes d'activité la température de l'animal reste comprise entre 33 et 38 °C environ, marge de variation très faible pour un Reptile beaucoup plus actif que les Vipères et qui doit se déplacer constamment à la recherche de ses proies.

D'après les résultats préliminaires, il semble que les températures préférées soient les mêmes pour les quatre espèces étudiées ici. Ce fait est quelque peu surprenant, puisque *Vipera berus* est répandu de 45° de latitude nord jusqu'au cercle polaire, alors que les trois autres espèces ont une répartition beaucoup plus méridionale, *V. seoanei* dans le nord-ouest de la péninsule ibérique, *V. aspis* dans les deux tiers méridionaux de la France et l'Italie, *V. ammodytes* dans les Balkans et en Asie mineure. Il est difficile de comparer des résultats obtenus par des méthodes différentes, mais quelques auteurs ont également étudié plusieurs espèces du même genre. Chez trois *Thamnophis*, CARPENTER (1956) trouve dans

la nature des températures cloacales moyennes très voisines pendant l'ensemble de la période de vie active (25,6 à 26,1 °C), mais les chiffres obtenus durant l'été seulement diffèrent davantage : 26,8 °C pour *T. sauritus*, 28,4 °C pour *T. sirtalis* et 29,5 °C pour *T. butleri*. Chez *Thamnophis sirtalis* et *T. ordinoides*, STEWART (1965) obtient dans les mêmes conditions et en été une température moyenne de 28,1 et 26,6 °C; toutefois, dans une cage à gradient thermique, les températures moyennes sont, respectivement, 28,0 et 27,6 °C. S'il est difficile de tirer une conclusion précise de ces données, il semble cependant que les différences entre espèces du même genre, lorsqu'elles existent, sont généralement faibles. Mais le fait que la température préférée soit voisine, ou même identique, ne signifie nullement que ces espèces se trouvent placées dans des conditions thermiques identiques. Dans la nature, elles n'occupent pas la même niche écologique et assurent en général leur thermorégulation dans des biotopes différents. Nous avons de bonnes raisons de penser qu'au printemps et durant les journées d'ensoleillement intermittent, *Vipera berus* atteint sa température préférée plus souvent que *V. aspis* et a une température diurne moyenne nettement plus élevée. Il en est d'ailleurs de même à l'automne pour les femelles gestantes de toutes les espèces, qui n'hésitent pas à s'exposer au soleil à découvert, alors que leurs congénères restent plus ou moins dissimulés. L'enregistrement simultané de plusieurs individus, dans le même enclos, devrait apporter des précisions à cet égard.

Les différences sont plus sensibles lorsqu'on compare des espèces appartenant à des genres différents, surtout quand leur répartition géographique diffère également. Dans des cages à gradient thermique, KITCHELL (1969) trouve des températures moyennes de 28,03 °C pour *Natrix sipedon*, 29,29 °C pour *Thamnophis sirtalis*, 31,50 °C pour *Coluber constrictor* et 31,76 °C pour *Heterodon platyrhinos*, JACOBSON et WHITFORD (1971) une température moyenne de 33 °C pour *Salvadora exalepis*. Chez deux Viperidae sabulicoles de zones désertiques, la température préférée se situe entre 31 et 32 °C pour *Crotalus cerastes* (MOSAUER, 1936; COWLES et BOGERT, 1944), entre 32 et 34 °C pour *Cerastes cerastes* (SAINT GIRONS et SAINT GIRONS, 1956). Compte tenu de la diversité des méthodes employées, les données utilisables actuelles ne sont pas assez nombreuses pour qu'il soit possible de comparer la température préférée dans les différents groupes systématiques, en fonction de la répartition géographique et du mode de vie. En première approximation, on peut toutefois admettre que la température préférée de Serpents terrestres à jeun se situe vers 29 à 31 °C dans les zones tempérées, 30 à 32 °C dans les forêts intertropicales et 32 à 35 °C dans les déserts chauds. La température préférée des espèces semi-aquatiques semble généralement plus faible, de l'ordre

de 28 à 29 °C dans les zones tempérées, 30 °C chez *Laticauda colubrina* durant les séjours à terre (SAINT GIRONS, 1964).

Dans notre matériel, les températures préférées sont les mêmes pour les mâles et les femelles non gestantes. A cet égard, les résultats obtenus dans la nature par divers auteurs sont variables et difficiles à interpréter. Dans un gradient thermique en cage, STEWART (1965) trouve des différences significatives de la température moyenne chez *Thamnophis sirtalis* et *T. ordinoides* : respectivement 26,9 et 26,7 °C pour les mâles, 28,6 et 27,9 °C pour les femelles non gestantes, 29,2 et 28,9 °C pour les femelles gestantes. De même, FITCH (1960) constate que les femelles gestantes de *Ancistrodon contortrix* s'exposent davantage au soleil et ont généralement des températures corporelles plus élevées que celles de leurs congénères. Mais, par biotéléométrie, OSGOOD (1970) obtient une relation inverse en ce qui concerne le maximum volontairement toléré de *Natrix fasciata* (32,5 °C pour les femelles non gestantes, 29,0 °C pour les femelles gestantes) et de *N. taxispilota* (37 °C pour un mâle, 36 °C pour les femelles gestantes). Toutefois, l'abaissement du maximum volontairement toléré ne signifie pas nécessairement l'abaissement de la température moyenne et de nouvelles recherches s'avèrent nécessaires. Nous n'avons malheureusement pas encore de données sur des femelles gestantes, celles-ci se nourrissant peu.

Il n'existe, à notre connaissance, que très peu de travaux sur les variations éventuelles de la température préférée en fonction du stade de la digestion, bien que REGAL (1966) ait clairement démontré l'existence de ce phénomène. Dans une cage à gradient thermique, KITCHELL (1969) constate que durant la journée suivant un repas la température moyenne de *Natrix sipedon*, *Thamnophis sirtalis* et *Heterodon platyrhinos* est supérieure de, respectivement, 0,74-1,27 et 1,41 °C à la température moyenne à jeun. Cette différence est du même ordre de grandeur que celle que nous trouvons entre les deux premiers jours de la digestion et les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours, soit en moyenne 1,19 °C, mais inférieure à celle (1,67 °C) observée entre les deux premiers jours de la digestion et le moment, au 5<sup>e</sup> jour, où une grande Vipère n'avait certainement plus dans l'estomac que l'émetteur.

## RÉSUMÉ

L'étude biotéléométrique de la thermorégulation, dans des conditions semi-naturelles, de 4 espèces de Vipères au cours de différents stades de la digestion, apporte les résultats suivants :

1. — La température préférée (c'est-à-dire la moyenne des températures stomacales enregistrées durant les heures de la journée où la Vipère peut à son gré choisir sa température interne), se situe entre 32,41 et 32,59 °C durant les deux premiers jours de la digestion d'une proie représentant de 17 à 26 % du poids de la Vipère. Dans ces conditions, le maximum volontairement toléré varie, selon les jours, entre 33,9 et 35,2 °C.

2. — La température préférée se situe entre 31,13 et 31,61 °C durant les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> jours de la digestion d'une grosse proie et durant toute la digestion d'une proie représentant de 5 à 8 % du poids de la Vipère. Dans ces conditions, le maximum volontairement toléré varie de 32,9 à 33,7 °C.

3. — La température préférée d'une Vipère de grande taille, ayant achevé sa digestion et n'ayant plus dans l'estomac que l'émetteur, est de 30,84 °C, chiffre probablement peu supérieur à la température préférée d'une Vipère non gestante à jeun.

4. — Pour un même stade de la digestion, la température préférée n'a pas varié entre le 15 mai et le 24 août. Il n'y a pas non plus de différences spécifiques, sexuelles ou individuelles. Toutefois, les femelles gestantes n'ont pas été étudiées.

5. — Le cas échéant, une Vipère est capable de maintenir durant plus d'une heure sa température interne à un niveau constant, à 0,1 °C en plus ou en moins. Cependant, lorsqu'elles peuvent choisir leur température interne, les Vipères ne se maintiennent pas constamment à un niveau très proche de la température préférée. La courbe des températures stomacales est constituée, soit de plateaux successifs situés à des niveaux différents, soit de sinusoïdes dont la valeur moyenne varie également à plusieurs reprises.

6. — Durant les journées fraîches à ensoleillement discontinu, l'utilisation judicieuse des différents micro-climats présents dans les enclos permet aux Vipères d'atteindre pendant plusieurs heures une température moyenne proche de la température préférée, alors même que la température de l'air ne dépasse pas 20 à 25 °C.

7. — Les méthodes de thermorégulation sont fondamentalement les mêmes pour toutes les espèces. Toutefois, parmi les différents micro-milieus présentant les mêmes caractéristiques thermiques, il existe un choix spécifique, lié à la nature du substratum. En outre, seules *Vipera ammodytes* et *V. seoanei* grimpent fréquemment dans les arbustes.

8. — La durée des périodes d'activité exploratrice, nulle le premier jour de la digestion d'une grosse proie, est d'autant plus longue que la digestion est plus avancée, la proie plus petite et la température de l'animal plus proche de la température préférée. Toutefois ces activités exploratrices, comme d'ailleurs l'ensemble

du rythme circadien des Vipères, ne dépendent pas uniquement de la thermorégulation et de la digestion.

9. — Le fait que la température préférée par un individu varie en fonction de son état physiologique laisse à penser qu'il n'existe pas, sur le plan thermique, un optimum écologique spécifique et constant. D'autre part, la température préférée ne peut s'assimiler ni à la moyenne des températures corporelles durant la période active, ni à l'optimum physiologique pour une fonction donnée.

### ZUSAMMENFASSUNG

Eine biotelemetrische Studie, durchgeführt unter halbnatürlichen Bedingungen, über die Thermoregulation von 4 Viperarten zu verschiedenen Zeitpunkten der Verdauung, zeigt uns folgende Resultate :

1. — Die Vorzugstemperatur (das heisst, die mittlere Magentemperatur jener Tagesstunden, in denen die Viper ihre innere Temperatur wählen kann), liegt zwischen 32,41 und 32,59 °C während den ersten zwei Tagen der Verdauung einer Beute, die 17 bis 26 % des Gewichtes der Viper ausmacht. Unter diesen Bedingungen schwankt das freiwillig ertragene Maximum je nach Tagen zwischen 33,9 und 35,2 °C.

2. — Die Vorzugstemperatur liegt zwischen 31,13 und 31,61 °C während dem 3. 4. und 5. Tag der Verdauung einer grossen Beute und während der ganzen Verdauung einer Beute, die etwa 5 bis 8 % des Gewichtes der Viper ausmacht. Unter diesen Bedingungen schwankt das freiwillig tolerierte Maximum zwischen 32,9 und 33,7 °C.

3. — Die Vorzugstemperatur einer grossen Viper, die ihre Verdauung beendet hat und die nichts mehr als den Sender im Magen hat, liegt bei 31,84 °C. Dies ist ein Wert, der wahrscheinlich wenig über der von einer nichttragenden nüchternen Viper bevorzugten Temperatur liegt.

4. — Zum gleichen Zeitpunkt des Verdauungsvorganges hat sich die Vorzugstemperatur nicht geändert zwischen dem 15. Mai und dem 24. August. Ausserdem zeigen sich keine spezifischen geschlechtlichen oder individuellen Unterschiede. Allerdings wurden tragende Weibchen nicht untersucht.

5. — Gegebenenfalls ist eine Viper fähig, während mehr als einer Stunde ihre innere Temperatur konstant zu halten, auf  $\pm 1$  °C. Wenn die Vipern jedoch ihre innere Temperatur wählen können, so halten sie sie nicht ständig sehr nahe im Bereich der Vorzugstemperatur. Die Kurve der Magentemperaturen zeigt ent-

weder eine Abfolge von Konstanten in verschiedenen Höhen oder Sinusoide, deren Mittelwert ebenfalls mehrmals wechselt.

6. — Während kühleren Tagen mit unterbrochenem Sonnenschein erlaubt die gute Ausnutzung von verschiedenen Mikroklimata, die in ihrem Wohngebiet vorhanden sind, den Vipern über mehrere Stunden eine mittlere Temperatur zu erreichen, die nahe der Vorzugstemperatur liegt, sogar dann, wenn die Lufttemperatur nicht 20 bis 25 °C übersteigt.

7. — Die Methoden zur Thermoregulierung sind grundsätzlich dieselben für alle Arten. Allerdings, bei Vorhandensein von verschiedenen Mikromilieus mit gleichen thermischen Eigenheiten kommt es zu einer vom Substrat her bestimmten spezifischen Auswahl. Ferner klettern nur *Vipera ammodytes* und *Vipera seoanei* häufig ins Gebüsch.

8. — Die Dauer auskundschaftender Aktivität, null am ersten Tag der Verdauung einer grossen Beute, ist umso länger als die Verdauung fortgeschritten ist, die Beute kleiner ist und je näher die Körpertemperatur des Tieres im Bereich der Vorzugstemperatur liegt. Jedenfalls hängen diese auskundschaftenden Aktivitäten, wie übrigens der gesamte circadische Rythmus der Vipern, nicht allein von der Wärmeregulation und der Verdauung ab.

9. — Die Tatsache, dass die Vorzugstemperatur eines einzelnen Tieres in Abhängigkeit von seinem physiologischen Zustand schwankt, lässt vermuten, dass in thermischer Hinsicht kein spezifisches und konstantes oekologisches Optimum existiert. Andererseits entspricht die Vorzugstemperatur weder dem Mittel der Körpertemperaturen während einer aktiven Phase noch einem physiologischen Optimum während einer gegebenen Funktion.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALEKSIUK, M., 1970. The effects of *in vivo* light and temperature acclimation on *in vitro* responses of heart rate to temperature in a cold-climate reptile, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Can. J. Zool.*, **48** : 1155-1161.
- BRATTSTROM, B.H., 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.*, **73** : 376-442.
- BROWN, W.S., W.S. PARKER & J.A. ELDER, 1974. Thermal and spatial relationship of two species of colubrid snakes during hibernation. *Herpetologica*, **30** : 32-38.
- BUI Ai, H. OLIVIER, L. AMBID & H. SAINT GIRONS, 1974. Enregistrement continu par biotélémetrie de la température interne de Reptiles et de Mammifères hibernants de petite taille. *C. r. hebd. Seanc Acad. Sci., Paris*, **280** : 1015-1018.

- CARPENTER, C.C., 1956. Body temperatures of three species of *Thamnophis*. *Ecology*, **37** : 732-735.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1971. The temperature and water relations of reptiles. Merrow Technical Library, Watford, 159 p.
- COWLES, R.B. & C.M. BOGERT, 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **83** : 261-296.
- CUNNINGHAM, J.D., 1966. Field observations on the thermal relations of rattlesnakes. *SWest. Nat.*, **11** : 140-141.
- DUGUY, R., 1958. Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie Milieu*, **9** (2) : 200-210.
- DUGUY, R., 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* dans les Pyrénées. *Terre Vie*, **26** : 98-117.
- FITCH, H.S., 1960. Autecology of the copperhead. *Univ. Kans. Publs Mus. nat. Hist.*, **13** : 85-288.
- GEHRMANN, W.H., 1971. Influence of constant illumination on thermal preference in the immature water snake, *Natrix erythrogaster transversa*. *Physiol. Zool.*, **44** : 84-89.
- HERTER, K., 1940. Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. *Z. vergl. Physiol.*, **28** : 105-141.
- HIRT, H.F. & A.C. KING, 1969. Body temperatures of snakes in different seasons. *J. Herpetol.*, **3** : 101-105.
- JACOBSON, E.R. & W.G. WHITFORD, 1970. The effect of acclimation on physiological responses to temperature in the snakes, *Thamnophis proximus* and *Natrix rhombifera*. *Comp. Bioch. Physiol.*, **35** : 439-449.
- JACOBSON, E.R. & W.C. WHITFORD, 1971. Physiological responses to temperature in the patch-nosed snake, *Salvadora exalepis*. *Herpetologica*, **27** : 289-295.
- JOHNSON, C.R., 1972. Thermoregulation in pythons. I. Effect of shelter, substrate type and posture on body temperature of the Australian carpet python, *Morelia spilotes variegata*. *Comp. Bioch. Physiol.*, **43** : 271-278.
- KITCHELL, J.F., 1969. Thermophilic and thermophobic responses of snakes in a thermal gradient. *Copeia*, 1969 : 189-191.
- KLAUBER, L.M., 1939. Studies of reptile life in the arid south-west. *Bull. zool. Soc. S. Diego*, **14** : 1-100.
- KLAUBER, L.M., 1956. The rattlesnakes. Univ. of Calif. Press, Berkeley. 2 vol., 1476 p.
- MCGINNIS, S.M. & R.G. MOORE, 1969. Thermoregulation in the boa constrictor, *Boa constrictor*. *Herpetologica*, **25** : 38-45.
- MOSAUER, W., 1936. The toleration of solar heat in desert reptiles. *Ecology*, **17** : 56-66.
- MYRES, B.C. & M.M. EELLS, 1968. Thermal aggregation in *Boa constrictor*. *Herpetologica*, **24** : 61-66.
- NAULLEAU, G. & M. MARQUES, 1973. Etude biotéléométrique préliminaire de la thermorégulation de la digestion chez *Vipera aspis*. *C. r. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276** : 3433-3436.

- OSGOOD, D.W., 1970. Thermorégulation in water snakes studied by telemetry. *Copeia*, 1970 : 560-570.
- REGAL, P.J., 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia*, 1966 : 588-590.
- REGAL, P.J., 1967. Voluntary hypothermia in reptiles. *Sciences*, 155 : 1551-1553.
- SAINT GIRONS, H., 1954. Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei*. *Vie Milieu*, 5 (4) : 513-528.
- SAINT GIRONS, H., 1964. Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpents, Hydrophidae) en Nouvelle Calédonie. *Terre Vie*, 1964 : 185-214.
- SAINT GIRONS, H. & M.C. SAINT GIRONS, 1956. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie Milieu*, 7 (2) : 133-226.
- SPELLERBERG, I.F., 1972. Temperature tolerance of southeast australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution. *Æcologia*, 9 : 23-46.
- SPELLERBERG, I.F., 1974. Influence of photoperiod and light intensity on lizard voluntary temperatures. *Br. J. Herpet.*, 5 : 412-420.
- SPRAY, D.C. & D.B. BELKIN, 1973. Thermal pattern in the heating and cooling of *Iguana iguana* and *Ctenosaura hemilopha*. *Comp. Bioch. Physiol.*, 44 : 881-892.
- STEBBINS, R.C. & R.E. BARWICK, 1968. Radiotelemetric study of thermoregulation in a lace monitor. *Copeia*, 1968 : 541-547.
- STEWART, G.R., 1965. Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard). *Herpetologica*, 21 : 81-102.
- TEMPLETON, J.R., 1970. Reptiles, in "Comparative physiology of thermoregulation", Vol. I, Causey Witthow ed., Academic Press, New York, pp. 167-221.
- VITT, L.J., 1974. Body temperatures of high latitude reptiles. *Copeia*, 1974 (1) : 255-256.
- WEBB, G. & H. HEATWOLE, 1971. Patterns of heat distribution within the bodies of some Australian pythons. *Copeia*, 1971 : 209-220.

Reçu le 18 décembre 1974.

**L'URODÈLE *EUPROCTUS PLATYCEPHALUS***  
**(GRAVENHORST, 1829) :**  
**RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE**  
**ET EXIGENCES THERMIQUES**

par Marc **ALCHER**  
*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie*  
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

**ABSTRACT**

The Urodele *Euproctus platycephalus* is to be found in all parts of the eastern half of Sardinia; the western half of the island however remains to be more thoroughly examined. Its eurythermy enables it to colonise all water courses having certain ecological conditions, irrespective of their altitude. A comparison is made with the two other species of this genus.

Des trois espèces du genre *Euproctus*, *E. platycephalus*, *E. montanus* et *E. asper*, endémiques respectivement de Sardaigne, de Corse et des Pyrénées, l'espèce sarde est la moins bien connue.

Localisée initialement dans le nord et le centre de l'île d'après GÉNÉ (1839), BONAPARTE (1839) et CARRUCIO (1869), plus précisément entre Témpio et Oschiri ainsi que dans le Gennargentu (GÉNÉ, 1839), sa répartition connue s'étend ensuite au mont Sette Fratelli et dans le Sarrabus (GIGLIOLI, 1880), puis aux monts Linas (BEDRIAGA, 1896).

Ces indications assez vagues empêchent malheureusement toute discussion sur les caractères écologiques que les auteurs attribuent



FIG. 1. — *Euproctus platycephalus*.

généralement à l'espèce, ainsi que sur certaines particularités de sa biologie. Elles m'ont amené à considérer de façon plus détaillée sa répartition géographique.

Cette note préliminaire, consécutive à 4 séjours en Sardaigne (juillet 1972, juillet 1973, mars 1974, juillet 1974), dresse une première liste de stations permettant de résoudre le problème de la répartition verticale de l'Euprocte sarde.

## I. — LISTE DES STATIONS

Les stations correspondent à des zones peu étendues d'un cours d'eau, allant de quelques mètres à quelques dizaines de mètres au maximum. Les altitudes sont calculées à partir de cartes d'état major, généralement au 1/100 000, et les températures de l'eau sont relevées à l'endroit où se trouvent les animaux.

1. Calangiánus. 450 m. Adultes en mars (température de l'eau : 13 °C). Larves en juillet (t. : 21°). — 2. Témpio. 476 m. Larves en juillet (t. : 19°). — 3. Témpio. 370 m. Larves en juillet (t. : 22°). — 4. Alà dei Sardi. 550-600 m. Larves en juillet (t. : 19°). — 5. Alà dei Sardi. 568 m. Larves en juillet (t. : 21°). — 6. Siniscóla. 500-550 m. Larves en juillet (t. : 17°). — 7. Núoro. 200-250 m. Adultes et juvéniles en mars (t. : 16°). Larves en juillet (t. : 23°). — 8. Orgósolo. 350-400 m. Larves en juillet. — 9. Orgósolo. 400 m. Larves en juillet. — 10. Pratobello. 950 m. Larves en juillet

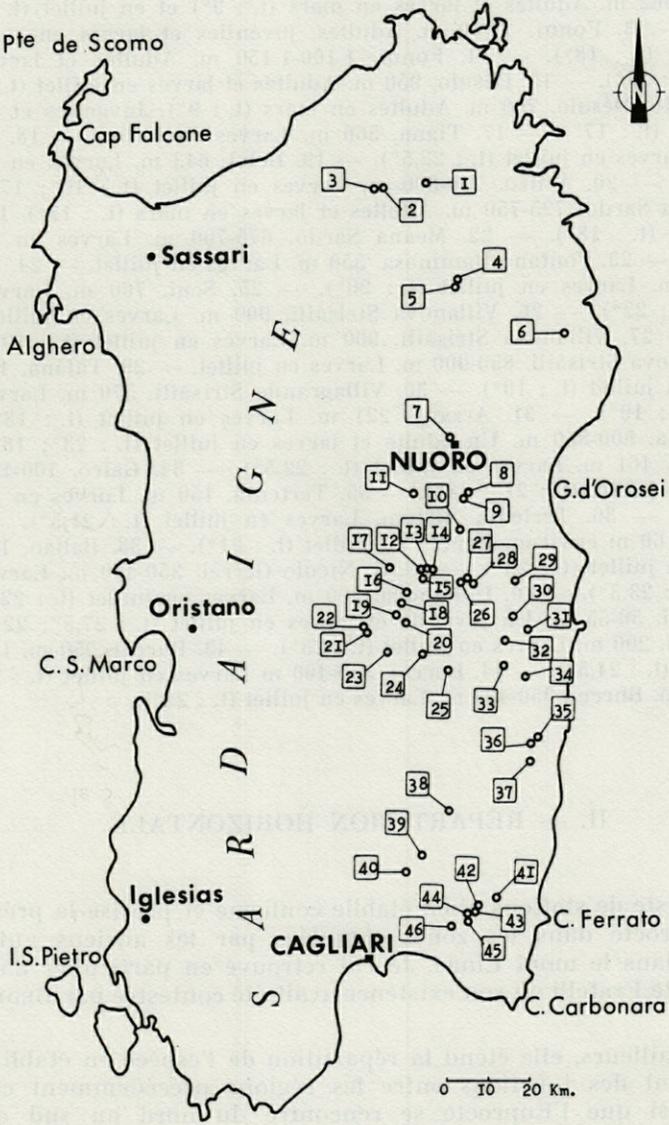


FIG. 2. — Localisation des stations.

(t. : 19,5°). — 11. Sarule. 700-750 m. Larves en juillet (t. : 17°). — 12. Fonni. 1062 m. Adultes et larves en mars (t. : 9°) et en juillet (t. : 18°; 13,5°). — 13. Fonni. 1 100 m. Adultes, juvéniles et larves en mars et en juillet (t. : 18°). — 14. Fonni. 1 100-1 150 m. Adultes et larves en juillet (t. : 15°). — 15. Désulo. 950 m. Adultes et larves en juillet (t. : 17°; 18°). — 16. Désulo. 700 m. Adultes en mars (t. : 9°). Juvéniles et larves en juillet (t. : 17°). — 17. Tiana. 560 m. Larves en juillet. — 18. Belvi. 568 m. Larves en juillet (t. : 22,5°). — 19. Belvi. 643 m. Larves en juillet (t. : 15°). — 20. Aritzo. 750-800 m. Larves en juillet (t. : 19°; 17°). — 21. Meana Sardo. 725-750 m. Adultes et larves en mars (t. : 11°). Larves en juillet (t. : 18°). — 22. Meana Sardo. 675-700 m. Larves en juillet (t. : 22°). — 23. Fontana Raminosa. 550 m. Larves en juillet. — 24. Séulo. 750-800 m. Larves en juillet (t. : 20°). — 25. Seui. 700 m. Larves en juillet (t. : 22°). — 26. Villanova Strisàili. 900 m. Larves en juillet (t. : 19,5°). — 27. Villanova Strisàili. 900 m. Larves en juillet (t. : 19°). — 28. Villanova Strisàili. 850-900 m. Larves en juillet. — 29. Talána. 153 m. Larves en juillet (t. : 19°). — 30. Villagrande Strisàili. 570 m. Larves en juillet (t. : 19°). — 31. Arzana. 221 m. Larves en juillet (t. : 18°). — 32. Arzana. 800-850 m. Un adulte et larves en juillet (t. : 23°; 18°). — 33. Gáiro. 461 m. Larves en juillet (t. : 22,5°). — 34. Gáiro. 100-150 m. Larves en juillet (t. : 21°; 18°). — 35. Tertenía. 150 m. Larves en juillet (t. : 21°). — 36. Tertenía. 100 m. Larves en juillet (t. : 21,5°). — 37. Tertenía. 60 m environ. Larves en juillet (t. : 21°). — 38. Ballao. 100 m. Larves en juillet (t. : 23°). — 39. S. Nicolo Gerrei. 350-400 m. Larves en juillet (t. : 23,5°). — 40. Dolianova. 300 m. Larves en juillet (t. : 22°). — 41. Burcei. 50-55 m. Un juvénile et larves en juillet (t. : 27,5°; 22°). — 42. Burcei. 200 m. Larves en juillet (t. : 23°). — 43. Burcei. 250 m. Larves en juillet (t. : 24,5°). — 44. Burcei. 350-400 m. Larves en juillet (t. : 22,5°; 19°). — 45. Burcei. 350-400 m. Larves en juillet (t. : 22°).

## II. — RÉPARTITION HORIZONTALE

La liste de stations ainsi établie confirme et précise la présence de l'Euprocte dans les zones signalées par les anciens auteurs, excepté dans le mont Linas. Je l'ai retrouvé en particulier dans le mont Sette Fratelli où son existence avait été contestée par BEDRIAGA (1883).

Par ailleurs, elle étend la répartition de l'espèce en établissant notamment des jonctions entre les régions précédemment citées. C'est ainsi que l'Euprocte se rencontre du nord au sud de la moitié est de l'île, plus précisément dans les régions des monts Limbara, di Alà, Albo et Lollove, sur le Gennargentu mais aussi autour (Supramonte, Barbagia, Ogliastra), enfin dans le Gerrei et le Sarrabus. On remarquera l'abondance plus marquée de stations dans la zone centrale (encore faut-il préciser que les régions

montagneuses d'une altitude dépassant 1 150 m n'ont pas été explorées) et la présence de l'espèce à parfois moins de 5 km de la mer.

La station indiquée par GÉNÉ (1839) sous le terme « di Curadori » est sans doute proche de celle que je signale sous le n° 3. Par ailleurs, je n'ai pu, malgré mes recherches dans différents instituts de Cagliari et auprès des habitants de l'île, localiser le mont Orrulaire, terme vraisemblablement francisé, indiqué comme station par WOLTERSTORFF (1900).

Quant à la moitié ouest de la Sardaigne, des recherches relativement rapides, excepté dans quelques torrents d'apparence pourtant favorable, ne m'ont pas permis de trouver l'espèce, aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Il serait toutefois prématuré de conclure à son absence. Des recherches nouvelles et approfondies seront entreprises, notamment dans la zone montagneuse s'étendant de Santu Lussúrgiu à Bultei ainsi que dans l'ensemble de l'Iglesiente.

### III. — RÉPARTITION VERTICALE

Depuis leur description et durant de longues années, les 3 espèces d'Euprocte ont été considérées comme très voisines, en ce qui concerne leur habitat comme leurs mœurs. ROULE (1909), par exemple, parlait de « l'uniformité d'habitat » des 3 espèces et de leur « éthologie identique ». Une ressemblance toute particulière était accordée — ou supposée — aux 2 espèces insulaires. De ce fait, ces animaux étaient considérés comme « tous habitants des montagnes » (DEHAUT, 1920).

Si, à quelques intéressantes exceptions près sur lesquelles je reviendrai, les recherches entreprises sur l'espèce pyrénéenne, *E. asper*, ont prouvé qu'il en était bien ainsi du fait de sa sténothermie froide (DESPAX, 1923), le travail de GOUX (1953, 1955) a clairement montré que *E. montanus* ne pouvait être qualifié de strictement montagnard, sa répartition géographique n'étant pas « déterminée par des facteurs dépendant directement de l'altitude ».

En ce qui concerne *E. platycephalus*, il fut donc longtemps lui aussi signalé comme montagnard, la limite inférieure de son aire de répartition étant généralement fixée vers 700 mètres d'altitude (BONAPARTE, 1839; BETTA, 1874; BOULENGER, 1892, 1910, 1917; BEDRIAGA, 1896; WOLTERSTORFF, 1900; ROULE, 1909; DEHAUT, 1911; VANDONI, 1914; ANGEL, 1949; SCORTECCI, 1953; HELLMICH, 1962; LANZA, 1959; DOTRENS, 1963; GUIBÉ, 1965; CAPOCACCIA, 1968; THORN, 1968; STEWARD, 1969; GRZIMEK, 1971; PARKER, 1971).

TABLEAU I

Altitude en mètres	Nombre de stations
0 à 200	9
200 à 400	10
400 à 600	10
600 à 800	8
800 à 1000	6
1000 à 1200	3

Le démenti initial de cette conception traditionnelle est vraisemblablement lié à une remarque incidente de COMBES et KNOEPFLER (1963) signalant la présence de l'espèce dans « des ruisseaux et des mares de moyenne altitude et de plaine ». Depuis, TORTONESE et LANZA (1968), BRUNO (1969) puis LANZA (1972) admettent comme habitat les zones montagneuses et les collines de Sardaigne, sans toutefois indiquer de limite inférieure.

Il restait donc à préciser cette répartition verticale. Le tableau I, regroupant les données fournies dans la liste de stations, en fait apparaître 9 situées à moins de 200 mètres et 19 à moins de 400, la plus basse se trouvant à 50 mètres environ. Il prouve que *E. platycephalus* se rencontre fréquemment à moyenne et basse altitude. L'espèce sarde — tout comme la corse — n'est donc pas strictement montagnarde mais colonise, quelle qu'en soit l'altitude, tout cours d'eau présentant certaines conditions écologiques qui seront définies ultérieurement.

#### IV. — EXIGENCES THERMIQUES

En captivité, l'Euprocte sarde supporte sans aucun trouble apparent durant des périodes assez longues des températures relativement élevées, de l'ordre de 22-24°, avec toutefois un léger refroidissement la nuit. La température la plus haute enregistrée fut de 26,5° pour un bac à eau stagnante.

Par ailleurs, Goux (1953) signale avoir conservé des Euproctes de Corse dans des aquariums dont la température de l'eau atteignait 28° et DESPAX (1923) fait mention, à propos d'expériences sur le comportement respiratoire de l'Euprocte pyrénéen, d'une température de 22° pour un bac à eau courante. Une donnée supplémentaire est fournie par LAPICQUE et PETETIN (1910) qui ne constatent des troubles physiologiques, chez *E. montanus*, qu'au-delà de 30°.

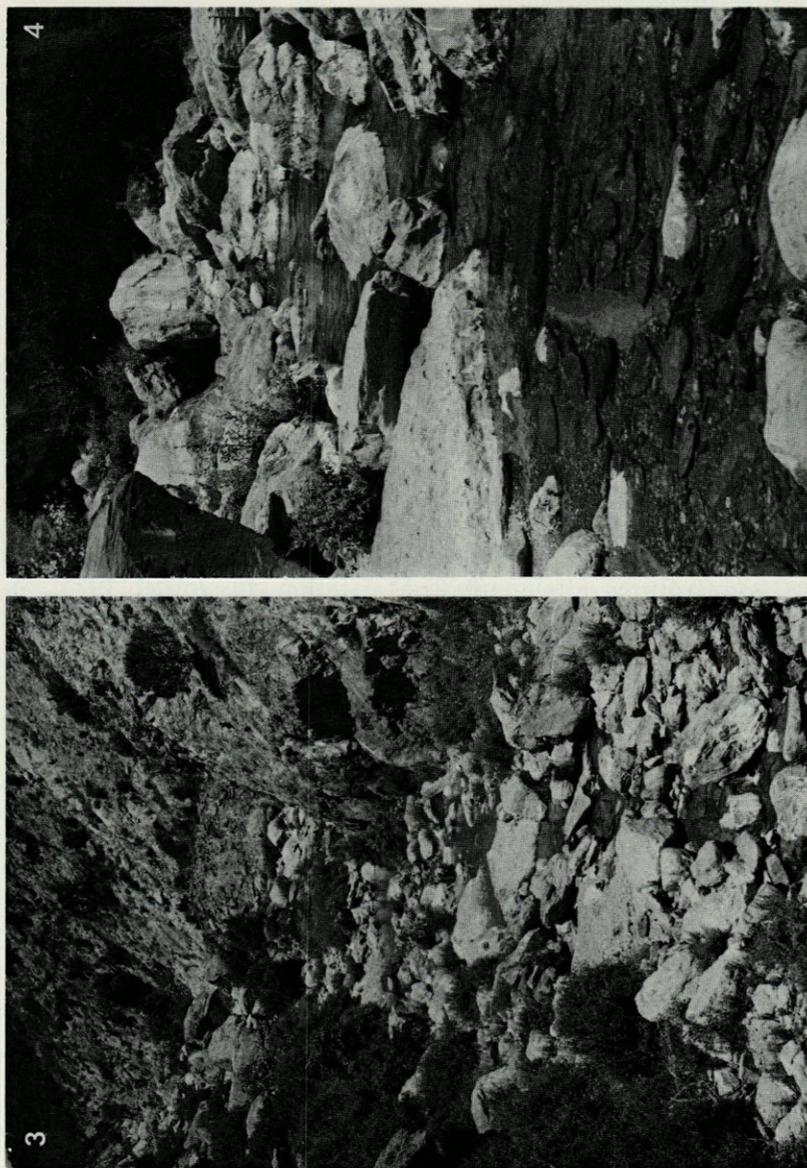


FIG. 3 et 4. — Biotope à *E. platycephalus* (station 33).

Il s'agit donc d'espèces supportant bien, en captivité, des températures assez élevées.

Dans le milieu naturel, BEDRIAGA (1883), ROULE (1909), DESPAX (1923), SCORTECCI (1953), LANZA (1959), CAPOCACCIA (1958), STEWARD (1969) et GRZIMEK (1971) avaient décrit l'Euprocte sarde comme fréquentant des eaux de température peu élevée. WOLTERSTORFF (1900) le faisait vivre « exclusivement dans l'eau fraîche, même glacée ».

Une première retouche à cette opinion généralement admise est due à COMBES et KNOEPFFLER (1963) qui indiquent que les mares et ruisseaux habités par l'animal « sont souvent loin d'être glacés et cristallins ». En fait, j'ai rencontré l'espèce à l'état adulte à des températures de 16° (station 7, mars 1973) et même 18° (station 13, juillet 1973). Ne pouvant me trouver sur place à l'époque où l'Euprocte doit généralement quitter le milieu aquatique, je ne peux toutefois indiquer ici les températures maximales atteintes par l'eau que supporte cet animal.

Quant aux larves, elles se trouvent durant l'été dans des eaux souvent chaudes ce qui est dû, compte tenu du climat de l'île, à leur situation dans des zones parfois très peu courantes, donc s'échauffant facilement.

C'est ainsi que l'Euprocte sarde à l'état larvaire a été rencontré à des températures atteignant 27,5° (station 40, juillet 1973), la moyenne des observations portant sur 41 stations au mois de juillet étant de 20,12°.

Comme l'espèce de Corse, celle de Sardaigne se montre donc *eurytherme*.

## V. — DISCUSSION

Les conclusions qui précèdent montrent le danger de qualifier une espèce de montagnarde avant toute prospection systématique et en reportant les caractères d'une espèce mieux connue à celles comprises dans le même genre.

En fait, c'est la définition même d'une espèce par rapport à l'altitude qui peut être ici remise en question, celle-ci n'intervenant qu'indirectement par le jeu d'autres facteurs écologiques d'influence immédiate.

Sans doute peut-on comprendre le souci de simplification et de concision de certains auteurs, mais l'exemple d'*E. asper*, pourtant le plus alticole du genre du fait de sa sténothermie froide et néanmoins rencontré à basse altitude — 200 mètres (BOSCA, 1877), 250 mètres (COMBES et KNOEPFFLER, 1963) — montre que ce désir n'est pas sans inconvénient.

On voit donc l'intérêt que présente la définition d'une espèce par rapport à son ou ses caractères fondamentaux, la sténothermie froide pour l'Euprocte pyrénéen, étant bien entendu que, dans ce cas, une telle exigence n'est le plus généralement satisfaite qu'en altitude.

Pour les Euproctes insulaires, eurythermes, il faut rechercher ailleurs que dans des exigences thermiques strictes les facteurs écologiques déterminant leur répartition géographique.

Je signalerai enfin la nécessité de préserver cet intéressant Urodèle de la faune sarde. PETIT et KNOEPFFLER (1959) ont déjà mentionné la raréfaction des Amphibiens et des Reptiles de la région méditerranéenne. BRUNO, pour sa part, dans une communication au 9<sup>e</sup> congrès européen d'Herpétologie qui s'est tenu à Pescasseroli en 1973, signale l'exportation à des fins commerciales de 1 600 *Hydromantes genei* vers un seul pays (l'Allemagne), en une seule année (1963) ainsi que la très grave raréfaction de *Discoglossus sardus* et de *Natrix natrix cetti*.

Malgré l'absence, à ma connaissance, d'indications sur *E. platycephalus*, il n'es pas déraisonnable de penser que le développement de certaines activités humaines sur l'île soit de nature à provoquer également sa raréfaction, pour le moins en plusieurs zones de son aire de répartition. Dans cette hypohèse, tout prélèvement inconsidéré de cette espèce ne pourrait être que regrettable.

## RÉSUMÉ

L'Euprocte de Sardaigne est répandu dans toute la moitié orientale de l'île dont l'autre moitié reste toutefois à prospecter de façon plus approfondie. Son eurythermie lui permet de coloniser tout cours d'eau présentant certaines conditions écologiques, indépendamment de l'altitude. Une comparaison est faite avec les deux autres espèces du genre.

## ZUSAMMENFASSUNG

*Euproctus platycephalus* ist auf der ganzen östlichen Hälfte der Insel Sardinien verbreitet. Die westliche Hälfte muss allerdings noch eingehender durchforscht werden. Seine Eurythermie erlaubt

es ihm, die Wasserläufe zu kolonisieren, die gewisse, von der Höhe unabhängige, oekologische Bedingungen zeigen. Ein Vergleich mit den zwei anderen Arten der Gattung wurde gemacht.

N.B. — Il n'a pas pu être tenu compte dans cet article de la publication de BRUNO (1973, paru en 1974) à laquelle on se reportera avec profit :

BRUNO, S., 1973. Anfibi d'Italia : *Caudata* (Studi sulla fauna erpetologica italiana XVII). *Natura*, 64 (3, 4) : 209-450.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F., 1949. Atlas des vertébrés. Amphibiens et reptiles. Boubée Edit., fasc. 1.
- BEDRIAGA, J. von, 1883. Beiträge zur Kenntniss der Amphibien und Reptilien der Fauna von Corsica. *Arch. Naturgesch.*, 1 : 124-273.
- BEDRIAGA, J. von, 1896. Die Lurchfauna Europa's. II. Urodela Schwanzlurche. *Bull. Soc. imp. nat. Moscou*, 10 : 187-322, 363-476, 575-760.
- BETTA DE, 1874. Rettili ed Anfibi. Fauna d'Italia. IV. in : l'Italia sotto l'aspetto fisico, storico, artistico e statistico. Milano, 107 p.
- BONAPARTE, C.L., 1839. Iconografia della Fauna Italica per le quattro classi degli Animali Vertebrati. Roma, II.
- BOSCA, E., 1877. Catalogo de los Reptiles y Anfibios observados en Espana, Portugal, é Islas Baleares. *An. Soc. Esp. Hist. nat.*, 6 : 39-680.
- BOULENGER, G.A., 1892. Fecundation in the tailed Batrachians. *Zool. Jb.*, VI : 447-452.
- BOULENGER, G.A., 1910. Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. Doin Edit, 320 p.
- BOULENGER, G.A., 1917. Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 164 : 709-712, 801-805.
- BRUNO, S., 1969. Anfibi e Rettili. Enciclopedia Italiana delle Scienze. Ist. Geograf. De Agost., Novara. Edit., p. 131-224.
- CAPOCACCIA, L., 1968. Anfibi e Rettili. Mondadori Ed., Milano : 159 p.
- CARRUCIO, A., 1869. Catalogo metodico degli animali vertebrati riportati dalle escursioni nelle provincie meridionali, in Sicilia e in Sardegna, negli anni 1868-1869. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, 12 : 553-586.
- COMBES, C. et L.P. KNOEPPFLER, 1963. *Euproctus asper* dans les Pyrénées-Orientales. *Vie Milieu*, 14 (1) : 149-154.
- DEHAUT, E.G., 1911. Etudes zoologiques sur les batraciens de la Corse et de la Sardaigne, suivies de considérations anatomo-physiologiques sur la reproduction et la circulation chez les Salamandridés apneumones. Matériaux pour la zoologie et la paléontologie de la Corse. Steinheil, Edit., Paris, 2 : 21-52.

- DEHAUT, E.G., 1920. Contribution à l'Etude de la Vie Vertébrée Insulaire de la Région Méditerranéenne Occidentale et particulièrement en Sardaigne et en Corse. Lechevalier, Edit., Paris : 95 p.
- DESPAX, R., 1923. Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, **51** : 185-440.
- DOTTRENS, E., 1963. Batraciens et Reptiles d'Europe. Delachaux et Niestlé, Edit., Neuchatel : 261 p.
- GENE, J., 1839. Synopsis Reptilium Sardiniae indigenorum. *Memorie Accad. Sci. Torino*, Ser. 2, **1** (26) : 257-286.
- GIGLIOLI, E.H., 1880. Elemco dei Mammiferi, degli Uccelli e dei Rettili ittiofagi appartenenti alla Fauna italiana e -Catalogo degli Anfibi e dei Pesci italiani in : Catalogo generale della Sezione italiana alla Esposizione internazionale della Pesca in Berlino nell'ano 1880. Firenze.
- GOUX, L., 1953. Contribution à l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte de Corse *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **4** (1) : 1-36.
- GOUX, L., 1955. Nouvelles observations sur la biogéographie, l'écologie et la biologie de l'Euprocte de Corse, *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **6** (3) : 299-317.
- GRZIMEK, 1971. Vita degli animali. Bramante edit., Milano, **5**:591 p.
- GUIBE, J., 1965. Les Batraciens. PUF : 128 p.
- HELLMICH, W., 1962. Reptiles and amphibians of Europe. Blandford Press, London : 160 p.
- LANZA, B., 1959. Anfibi e Rettili. In : Conosci l'Italia. III. La Fauna. TCI, Milano : 102-112.
- LANZA, B., 1972. I vertebrati inferiori dell'Eurasia. II. *Universo, Ital.*, **52** (3) : 453-484.
- LAPICQUE, L. & J. PETETIN, 1910. Sur la respiration d'un Batracien urodèle, sans poumon, *Euproctus montanus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **69** (2) : 84-86.
- PARKER, H.W., 1971. La Grande Encyclopédie de la Nature. Ed. Rencontre, Lausanne, **9** : 7-131.
- PETIT, G. & L.P. KNOEPFFLER, 1959. Sur la disparition des amphibiens et des reptiles Méditerranéens. *Terre Vie*, suppl. 1959 : 50-53.
- ROULE, L., 1909. Sur les Amphibiens du genre *Euproctus* Gén. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris* : 1092-1094.
- SCORTECCI, G., 1953. Animali. Edit. Labor, Milano, **V** : 1021 p.
- STEWART, J.W., 1969. The Tailed Amphibians of Europe. Newton Abbot, David & Charles (Cop.) : 180 p.
- THORN, R., 1968. Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Edit. Lechevalier, Paris : 376 p.
- TORTONSE, E. & B. LANZA, 1968. Pesci, Anfibi e Rettili. Piccola fauna italiana. Aldo Martello Edit., Milano : 187 p.
- VANDONI, C., 1914. Gli Anfibi d'Italia. Ubrico Hoepli edit., Milano : 15-176.
- WOLTERSTORFF, W., 1900. Révision des espèces de Triton du genre *Euproctus* Gén. suivi d'un aperçu des Urodèles de la Région paléarctique. *Feuille jeun. Nat.*, **31** : 33-38, 73-81.

Reçu le 14 janvier 1975.



**PARABASCUS LEPIDOTUS LOOSS, 1907  
(TREMADOTA, LECITHODENDRIIDAE) :  
UN EXEMPLE DE PARASITE TRANSFUGE**

par André THÉRON

Département de Biologie Animale, Centre Universitaire,  
F 66025 Perpignan

**ABSTRACT**

*Parabascus lepidotus*, a common parasite of various species of Chiroptera has been found in *Apodemus sylvaticus* trapped in the South of France.

The parasites found in the rodents are, from an anatomical point of view, identical to those found in the bats and are able to accomplish the life cycle in this new host.

*Parabascus lepidotus* must be considered as a "transfuge" parasite, leaving the bat for the Field-mouse.

Sur les six espèces qui composent le genre *Parabascus* Looss, 1907 (famille Lecithodendriidae (Lühe, 1901) Odhner, 1910), cinq sont parasites du tube digestif de Chiroptère :

- *Parabascus semisquamosus* (Braun, 1900), d'Europe;
- *Parabascus lepidotus* Looss, 1907, d'Europe;
- *Parabascus duboisi* (Hurkova, 1961), d'Europe;
- *Parabascus yucatenensis* (Stunkard, 1938), d'Amérique Centrale;
- *Parabascus silvai* Odening, 1969, d'Amérique Centrale.

La sixième espèce est parasite des canaux hépatiques de la Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* :

- *Parabascus combesi* Jourdane, 1973, d'Europe.

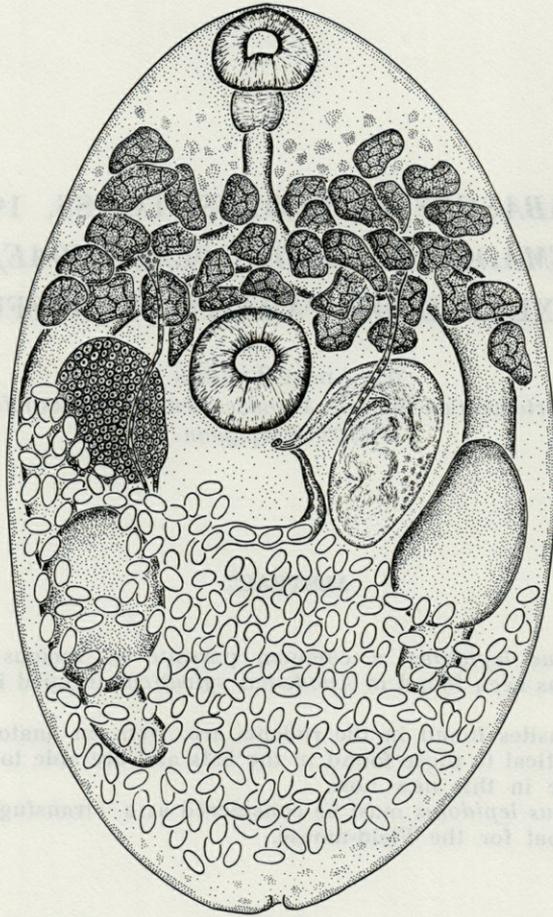


FIG. 1. — *Parabascus lepidotus* Looss, 1907. Digène mûr (vue ventrale) récolté chez *Apodemus sylvaticus*.

Nous avons découvert à plusieurs reprises chez des *Apodemus sylvaticus*, du Midi de la France, des Digènes intestinaux qui appartiennent au genre *Parabascus*. Par leurs caractères anatomiques et morphologiques (fig. 1) nos exemplaires appartiennent indiscutablement à l'espèce *P. lepidotus*. *Apodemus sylvaticus* est, de ce fait, un hôte nouveau pour cette espèce. La présence de *P. lepidotus* chez *A. sylvaticus* renforce l'originalité de l'helminthofaune de ce Muridé dans les Pyrénées, originalité déjà notée par JOURDANE et TRIQUELL (1973).

TABLEAU I

Comparaison des mensurations des *P. lepidotus* provenant de Chiroptères et de Rongeurs (dimensions en  $\mu$ , valeurs moyennes entre parenthèses).

	<i>P. lepidotus</i> de <i>Rhinolophus ferrum equinum</i>	<i>P. lepidotus</i> de <i>Miniopterus schreibersi</i>	<i>P. lepidotus</i> de <i>Apodemus sylvaticus</i>
Corps	800 - 1200 x 457 - 651 (960 x 525)	680 - 1145 x 457 - 686 (913 x 550)	530 - 880 x 303 - 57 (648 x 430)
Ventouse orale	57 - 80 x 60 - 97 (66 x 74)	57 - 85 x 62 - 100 (68 x 78)	57 - 91 x 71 - 85 (68 x 76)
Ventouse ventrale	85 - 122 x 85 - 117 (104 x 98)	85 - 142 x 80 - 128 (112 x 104)	80 - 114 x 71 - 114 (100 x 96)
Pharynx $\emptyset$	(31)	(28)	(32)
Poche du cirre	171 - 295 x 77 - 105 (235 x 91)	127 - 295 x 57 - 114 (250 x 91)	157 - 271 x 71 - 85 (210 x 79)
Testicules	122 - 200 x 91 - 182 (163 x 131)	134 - 214 x 97 - 157 (177 x 127)	103 - 194 x 80 - 143 (148 x 108)
Ovaire	128 - 148 x 74 - 120 (138 x 104)	114 - 151 x 80 - 137 (137 x 111)	111 - 140 x 57 - 85 (126 x 75)
Oeufs	(21 x 11)	(21 x 11)	(21 x 11)

*Parabascus lepidotus* a été signalé (COMBES et CLERC, 1970) chez plusieurs Chiroptères de la partie orientale des Pyrénées. Nous avons récolté des exemplaires de ce Digène chez *Rhinolophus ferrum equinum*, *R. euryale*, *Miniopterus schreibersi* et *Plecotus austriacus* afin de les comparer à ceux du Mulot. Nous avons seulement observé une différence de taille : les exemplaires parasites des Chauves-Souris sont légèrement plus grands que ceux parasites du Mulot (Tableau n° 1).

## DISCUSSION

Pour qu'un hôte définitif différent du ou des hôtes définitifs habituels intervienne dans le cycle d'un Trématode, il faut qu'il y ait conjonction de deux processus dépendant l'un du Vertébré, l'autre du parasite.

Celui qui dépend du Vertébré est un processus éthologique lié au comportement alimentaire de l'animal.

Celui qui dépend du parasite, dépend des possibilités adaptatives de celui-ci.

Suivant la situation qui en résulte, CHABAUD (1965) distingue :

« Le parasite accidentel : parasite trouvé accidentellement chez un hôte pour lequel il n'est nullement adapté.

Le parasite transfuge : parasite pouvant évoluer chez un hôte différent de l'hôte normal, mais restant indistinguable morphologiquement.

Le parasite de capture : parasite ayant subi, après son isolement chez un nouvel hôte, une spéciation qui le rend morphologiquement distinguable des souches d'origine ».

En fonction de ces définitions, on doit considérer que *Parabascus lepidotus* se comporte dans notre région comme un parasite transfuge, désertant volontiers son hôte normal, la Chauve-Souris, pour se développer chez un hôte inhabituel, le Mulot. On notera que sa présence chez cet hôte peut assurer le déroulement du cycle biologique, puisque les exemplaires sont parfaitement ovigères, mais qu'il est par contre peu probable, vu le faible niveau de prévalence, qu'il puisse en assurer le maintien.

Contrairement au parasite de capture, qui a subi un phénomène de spéciation à la suite d'un isolement des populations d'hôtes originaux et nouveaux, le parasite transfuge n'est l'objet d'aucun phénomène de dérive génétique ou de spéciation lors de son passage de l'hôte normal à l'hôte inhabituel. Il en résulte que les individus

récoltés chez l'hôte nouveau doivent répondre en tous points aux critères de l'espèce considérée. Dans notre cas, la faible variation de taille observée, ne saurait être élevée au niveau d'un critère significatif; nous pensons que celle-ci doit être mise au compte d'une écomorphose affectant uniquement le phénotype des individus.

### RÉSUMÉ

*Parabascus lepidotus*, parasite habituel de diverses espèces de Chiroptères, a été trouvé chez des *Apodemus sylvaticus* capturés dans le Midi de la France.

Les individus parasites des Rongeurs sont anatomiquement identiques à ceux des Chauves-Souris et peuvent assurer chez cet hôte nouveau le déroulement du cycle biologique.

*Parabascus lepidotus* doit être considéré comme un parasite transfuge, ayant déserté la Chauve-Souris pour le Mulot.

### ZUSAMMENFASSUNG

*Parabascus lepidotus*, bei verschiedenen Fledermäusen häufiger Schmarotzer, wurde bei in Südfrankreich gefangenen *Apodemus sylvaticus* gefunden.

Die in dem Nagetieren gefundenen Exemplare sind mit Fledermaus-Exemplaren anatomisch identisch und wickeln in der Waldmaus ihren biologischen Zyklus normal ab.

*Parabascus lepidotus* ist als Überläufer zu Betrachten, der von der Fledermaus zur Waldmaus übergang.

### BIBLIOGRAPHIE

- CHABAUD, A.G., 1965. Spécificité parasitaire. In *Traité de Zoologie : Nématelminthes*, 4 (2) : 548-557. Masson et Cie, Edit., Paris.
- COMBES, C. & B. CLERC, 1970. Recherches écoparasitologiques sur l'helminthofaune des Chiroptères dans l'Est des Pyrénées. *Annls Parasit. hum. comp.*, 45 (5) : 537-561.
- JOURDANE, J. & A. TRIQUELL, 1973. Digènes parasites d'*Apodemus sylvaticus* (L.) dans la partie orientale des Pyrénées. Description de *Macyella apodemi* sp. n. *Bull. Mus. natn Hist. nat., Zool.*, 3<sup>e</sup> sér., 91 : 319-351.

Reçu le 14 janvier 1975.

écrites chez l'hôte nouveau doivent répondre en tous points aux critères de l'espèce considérée. Dans notre cas, la faible variation de taille observée ne saurait être élevée au niveau d'un critère significatif; nous pensons que celle-ci doit être mise au compte d'une homogénéité affectant uniquement le phénotype des individus.

## RÉSUMÉ

*Parabosoma leishmanii* parasite habituel de diverses espèces de Chiroptères, a été trouvé chez des chauve-souris cynotis capturés dans le Midi de la France.

Les individus parasites des *Bosgorus* sont anatomiquement identiques à ceux des *Chiroptères* et peuvent assurer chez cet hôte nouveau le déroulement du cycle biologique.

*Parabosoma leishmanii* doit être considéré comme un parasite transmise ayant deserts le *Chiroptère* pour le hôte.

## ZUSAMMENFASSUNG

*Parabosoma leishmanii*, bei verschiedenen Fledermausarten häufiger Parasit, wurde bei in Südfrankreich gefangenen *Chiropteren* gefunden.

Die in dem Nagetier gehaltenen Exemplare sind mit denen der *Chiropteren* anatomisch identisch und können in der *Chiropteren* ihren biologischen Zyklus vollenden.

*Parabosoma leishmanii* ist als Überträger zu betrachten, der von der Fledermaus zum *Chiropteren* überträgt.

## BIBLIOGRAPHIE

- GUERIN, A. D. 1968. Spécificité parasitaire de *Parabosoma leishmanii* (Nematode) dans le Midi de la France. *Mémoires de l'Institut Pasteur de Lille*, 4 (2) : 248-257. Masson et Cie, Lille, France.
- LOMBARD, C. E. H. 1970. Recherches épidémiologiques sur l'infestation des Chiroptères dans l'Est de la France. *Annales Parasitologie*, 16 (3) : 257-261.
- LOMBARD, C. E. H. 1972. Dégâts causés par *Parabosoma leishmanii* (Nematode) chez les Chiroptères. *Annales Parasitologie*, 18 (3) : 257-261.

# 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 des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, 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 (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

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. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

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.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

## 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 nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

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 et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

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 joint aux épreuves.

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

---

VOLUME XXV

YEAR 1975

PART 1-C

---

## CONTENTS

Roberto M. CAPOCASALE & Fernando COSTA. Description of the biotopes of <i>Lycosa malitiosa</i> Tullgren (Araneae, Lycosidae) in Uruguay . . . . .	1
Joël ANDRÉ. Ecology of the terrestrial Gasteropoda <i>Cepaea nemoralis</i> Linné in the Languedoc and Roussillon . . . . .	17
André THÉRON. Experimental research on the larval evolution of <i>Skrjabinigylus nasicola</i> (Nematoda : Metastrongyloidea) in two terrestrial molluscs . . . . .	49
D. LARROCHE. Study of the biological cycle of <i>Blastophagus piniperda</i> L. (Col. Scolytidae) in the field. I - Study of the development of the larval and nymphal stages in the region of Toulouse . . . . .	55
J.C. BEAUCOURNU & J. GOSALBEZ. Contribution to the study of the Siphonaptera of French and Spanish Catalonia . . . . .	69
R. LAVALLARD, S. CAMPIGLIA, E. PARISI ALVAREZ & C.M.C. VALLE. Contribution to the biology of <i>Peripatus acacioi</i> Marcus and Marcus (Onychopore). III - A descriptive study of the habitat . . . . .	87
G. NAULLEAU. Activity cycles of <i>Vipera aspis</i> L. and choice between the natural and artificial climatic conditions . . . . .	119
Hubert SAINT GIRONS. Preliminary observations on the thermoregulation of the vipers from Europe . . . . .	137
Marc ALCHER. The urodele <i>Euproctus platycephalus</i> (Gravenhorst, 1829) geographical distribution and temperature requirements . . . . .	169
André THÉRON. <i>Parabascus lepidotus</i> Looss, 1907 (Trematoda, Lecithodendriidae) an example of a fugitive parasite . . . . .	181

---

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly