



**HAL**  
open science

**BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE D'UN COLÉOPTÈRE  
CARABIQUE APTINUS DISPLOSOR L. DUFOUR  
(Famille des Brachinidae)**

Jean-Pierre Lumaret

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Lumaret. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE D'UN COLÉOPTÈRE CARABIQUE APTINUS DISPLOSOR L. DUFOUR (Famille des Brachinidae). Vie et Milieu , 1973, XXIII, pp.95 - 123. hal-02982027

**HAL Id: hal-02982027**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02982027v1>**

Submitted on 28 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE**  
**D'UN COLÉOPTÈRE CARABIQUE**  
***APTINUS DISPLOSOR* L. DUFOUR**  
**(Famille des Brachinidae)**

par Jean-Pierre LUMARET  
*Laboratoire de Zoogéographie*  
*Université de Montpellier, B.P. 5043 Route de Mende*  
*34 - Montpellier*

**SOMMAIRE**

Les conditions physiques et hydriques du milieu où vit *Aptinus displosor* L. Dufour ont été étudiées en rapport avec l'écologie de ce Carabique. Divers aspects de la biologie et du comportement de cet insecte ont été abordés : variations de la densité du peuplement au cours de l'année, grégarisme, rythme d'activité locomotrice, mode de défense, reproduction. L'hypothèse du parasitisme larvaire d'*A. displosor* est envisagée.

**I. — INTRODUCTION**

Scindé en une dizaine d'espèces plus ou moins étroitement localisées géographiquement, le genre *Aptinus* Bonelli, 1810, est dispersé au sud du 45<sup>e</sup> parallèle entre l'Europe et l'Asie Mineure (GERMAR, 1824; APFELBECK, 1902 et 1904; PIC, 1903).

Trois espèces, réparties entre les deux sous-genres *Aptinus* et *Aptinidius*, se rencontrent en France : *A. (Aptinus) alpinus* Dej. et Boisd., dans les Alpes méridionales au-dessus de 1 000 mètres d'altitude (JEANNEL, 1942; AMIET, 1967); *A. (Aptinus) pyrenaeus* Dej. dans la Montagne Noire, l'Aude et les Pyrénées, jusqu'aux environs de Luchon (COMPANYO, 1863; MAYET, 1900; SAINTE CLAIRE DEVILLE, 1935; DAJOZ,

1965); *A. (Aptinidius) displosor* L. Dufour, dans les Pyrénées-Orientales. Cette espèce, signalée dans presque toute la Péninsule ibérique (DUFOUR, 1811; JEANNEL, 1942), ne se trouve en France que dans la zone côtière du massif des Albères, entre Collioure et Cerbère (MAYET, 1900; SAINTE CLAIRE DEVILLE, 1935; DAJOZ, 1965), ainsi qu'aux environs du Fort de Bellegarde, près du col du Perthus (COMPANYO, 1863).

Dans le présent travail, qui a fait l'objet d'une thèse de 3<sup>e</sup> cycle (LUMARET, 1970), j'ai tenté de dégager les conditions de vie d'*A. (Aptinidius) displosor* et de préciser sa biologie dans la région de Banyuls-sur-Mer.

L'étude de ce Carabique a été poursuivie simultanément au Centre d'Ecologie Méditerranéenne du Mas de la Serre du Laboratoire Arago, à Banyuls, et au laboratoire de Biologie Animale et Zoologie de la Faculté des Sciences de Lyon, sous la direction de Monsieur le Professeur WAUTIER que je remercie vivement ici. Je tiens également à remercier Monsieur le Recteur PAULIAN pour son aide et ses conseils, ainsi que tous ceux qui m'ont facilité ce travail.

## II. — LE MILIEU

La région étudiée correspond aux derniers contreforts du Massif des Albères (Pyrénées-Orientales) constitués de schistes précambriens ou cambriens décapés par l'érosion (PLEGAT, 1959). Le sol, caractérisé par une absence presque complète de calcaire, est très légèrement acide, avec un pH de 6,6 à 6,8 selon les échantillons analysés.

En ce qui concerne le climat général de cette région, je renverrai simplement le lecteur aux analyses qui en ont été faites par GAUSSEN (1926), BASSOULS (1956) ou TRAVÉ (1963). On peut simplement indiquer que le vent constitue un facteur essentiel; par son action desséchante et mécanique, il a en effet modelé en grande partie le biotope et en certains endroits, sur les crêtes en particulier, sa violence et sa constance entravent la croissance des arbres et des arbustes, ce qui explique que l'on n'y rencontre que des formes herbacées courtes et des formes en coussinets, atteignant rarement plus de 35 à 40 cm de hauteur.

Entre Collioure et Cerbère la région est caractérisée par des chaînes de collines escarpées relativement élevées (altitude comprise entre 200 et 600 mètres) qui se prolongent jusqu'à la mer, délimitant entre elles d'étroites vallées; leurs flancs sont le plus habituellement occupés par des vignobles, avec çà et là de petits bois de chênes (*Quercus ilex* L. et *Q. suber* L.) et des oliveraies.

Certaines pentes particulièrement abruptes sont recouvertes soit de maquis dégradés, soit d'une formation herbacée, où domine très largement une Graminée xérophile, *Brachypodium ramosum* R. et S. Les pentes orientées vers la mer, très escarpées et parsemées de blocs de pierres, sont particulièrement dénudées.

Ce type de végétation xérophile, constituée de sous-arbrisseaux laissant largement apercevoir entre eux les herbacées, répond à ce que GAUSSEN (1925) appelle la steppe garrigue.

Sur les crêtes, dépourvues de toute végétation arbustive, on ne rencontre qu'une pelouse à *Brachypodium* que GAUSSEN (1934) désigne sous le nom de « steppe erme » (1), le mot steppe étant pris dans un sens purement physionomique.

Sur les crêtes soumises à l'action presque permanente du vent, celle-ci semble correspondre à un paraclimax.

Ce type de formation se rencontre dans les environs de Port-Vendres, entre le Pic de la Grange (alt. 239 m) et la Batterie de Taillefer (504 m), de même qu'au sud de Banyuls, sur la ligne de crêtes passant par le col de Sérís (193 m), le col de la Créu (274 m), le Pic Joan (457 m), le col de Cerbère (409 m) et la Tour de Carroig (670 m); cette même formation existe également sur la ligne de crêtes qui constitue la frontière entre la France et l'Espagne, du col de la Fareille (309 m) jusqu'au col de Banyuls (357 m) et au-delà.

C'est sur ces crêtes, au niveau de certains replats, sous les pierres dont est parsemée la pelouse à *Brachypodium ramosum* que l'on trouve encore en relative abondance *Aptinus displosor*. En effet cet insecte, fort prisé des entomologistes, a fait l'objet d'une collecte assidue qui a entraîné sa quasi disparition des endroits directement accessibles (en particulier le long de la route entre Banyuls-sur-Mer et Cerbère).

### III. — ÉTUDE DES CONDITIONS DE VIE D'*APTINUS DISPLOSOR* DANS LA STEPPE ERME A *BRACHYPODIUM RAMOSUM*

La prospection systématique de la région de Banyuls-sur-Mer nous a conduit à la découverte d'un certain nombre de stations où

(1) « erme » : terme employé en langue d'oc pour désigner ce type de formation ouverte, à prédominance d'espèces herbacées, n'ayant jamais fait partie d'un cycle cultural.

l'on trouve *Aptinus displosor*. Celles-ci, très nettement délimitées, présentent une répartition punctiforme au sein d'un milieu d'apparence homogène.

## 1) TECHNIQUES D'ÉTUDE DES FACTEURS PHYSIQUES.

### A) *Température.*

Pour mesurer les températures sous les pierres, au sol, dans le sol ou encore au sein des touffes de *Brachypodium ramosum*, l'emploi d'un téléthermomètre à sondes souples interchangeables s'est révélé très pratique, car on peut faire des séries de mesures simultanées sans perturber le milieu, chaque sonde restant en place entre deux mesures consécutives. Celles-ci ont été effectuées régulièrement aux différentes périodes de l'année durant 24 à 72 heures, simultanément au sol, au pied d'une touffe de *Brachypodium ramosum* et sous une grosse pierre.

### B) *Humidité.*

L'évaluation du taux d'humidité de l'air au-dessus du sol a été faite à l'aide d'un psychromètre de CHAUVIN; par contre ce type d'appareil n'a pas permis la mesure de ce taux sous les pierres et dans les fissures où se réfugient les insectes et l'on a dû utiliser dans ce cas la méthode colorimétrique de SOLOMON (1945, 1957).

Celle-ci est basée sur la propriété du chlorure de cobalt  $\text{CoCl}_2$  de présenter des variations de couleur en fonction du taux d'humidité. Des morceaux de papier filtre de  $10 \times 20$  mm imprégnés de  $\text{CoCl}_2$  et protégés des souillures par un sachet en treillage plastifié, sont glissés dans les abris dont on veut connaître le degré hygrométrique; la teinte obtenue est comparée sur le terrain même avec les teintes d'une série de papiers étalons. L'étalonnage des couleurs a été réalisé au préalable dans des enceintes closes, d'humidité relative connue, grâce à des solutions titrées de potasse (BUXTON et MELLANBY, 1934; SOLOMON, 1951). La précision obtenue est de l'ordre de 5 %.

## 2) RÉSULTATS.

Dès les premières mesures, il est apparu que les données fournies par les postes météorologiques voisins ne renseignent pas

de façon satisfaisante sur les conditions qui règnent au niveau du sol, et à plus forte raison sous les pierres qui servent de refuge à *Aptinus displosor* durant la journée.

### A) Température.

#### a) Température au sol.

Un très fort gradient vertical de température se manifeste à partir du sol.

En voici un exemple : le 13 juillet 1967, à 13 heures, par temps calme et ensoleillé, on pouvait relever les températures suivantes :

Températures (en °C)	47,9	42,2	37,2	30,8	29,5	26,9
Hauteur au-dessus du sol (en cm)	0	20	40	80	120	150

Dans le même temps on enregistrait 33°5 sous une grosse pierre exposée en plein soleil.

Les amplitudes thermiques journalières varient d'une part selon la hauteur par rapport au sol, et d'autre part, pour une même hauteur, selon les saisons (tableaux I à V, et figs. 1 et 2).

Dès le lever du soleil l'élévation de température est très rapide au niveau du sol; la baisse de température est plus lente, le minimum étant enregistré entre 4 et 5 heures le matin.

L'amplitude thermique journalière passe d'environ 25°C en juillet à moins de 10°C en janvier.

#### b) Température sous les pierres.

L'élévation de température sous les pierres est moins rapide que celle enregistrée au sol. Le minimum thermique s'observe entre 5 et 7 heures, et cela quelle que soit la période de l'année; le maximum a lieu vers 15 ou 16 heures. Les pierres, par leur inertie thermique liée à leur structure et leur épaisseur, jouent un rôle de tampon en décalant dans le temps l'onde calorifique, tout en atténuant son amplitude.

Les chiffres cités par PIERRE (1958) montrent un phénomène analogue : la température enregistrée sous les pierres est inférieure à celle du sol durant la journée, et supérieure durant la nuit.

L'amplitude thermique journalière est relativement stable au cours de l'année (entre 6 et 11°C), sauf au printemps où elle peut

**TABEAU I**  
*Relevés de la température (en °C) à différentes hauteurs au cours de 24 heures consécutives*  
 (Banyuls, 13-14 juillet 1968).

Hauteur au-dessus du sol (en cm)	H E U R E S																	
	12	13	14	16	17	20.30	22	24	2	4	5	6	8	10	12	13	14	
120	29°	29°5	29°1	27°5	27°3	24°	21°8	21°6	19°4	18°9	18°5	20°6	31°2	31°7	35°	35°6	35°3	
80	30°1	30°8	30°5	27°6	27°5	24°6	22°2	21°4	19°4	19°1	18°8	20°4	32°	34°2	36°	36°7	36°5	
40	36°	37°2	35°6	30°5	30°4	25°6	22°6	21°	19°2	19°4	19°	20°5	31°7	35°8	38°2	39°8	39°5	
20	40°1	42°2	40°6	31°6	32°2	26°6	24°2	23°2	20°2	19°6	19°3	21°	30°7	38°2	39°2	41°	40°1	
0 (sol)	44°	47°9	45°5	35°5	33°5	29°2	27°	24°5	24°4	24°	21°5	22°1	29°8	44°4	47°7	51°2	45°3	
Sous une pierre	32°8	33°5	34°	36°5	34°	32°5	31°8	30°	28°	26°8	26°3	25°8	25°5	26°9	29°7	30°4	31°1	
Ecart de température sol - 120 cm	+ 15°	+ 18°4	+ 16°4	+ 8°	+ 6°2	+ 5°2	+ 5°2	+ 2°9	+ 5°	+ 5°1	+ 3°	- 1°5	- 1°4	+ 12°7	+ 12°7	+ 15°6	+ 10°	
Ecart sol - pierre (1)	11°2	14°4	11°5	1°	+ 0°5 *	+ 3°3 *	+ 4°8 *	+ 5°5 *	+ 3°6 *	+ 2°8 *	+ 4°8 *	+ 3°7 *	- 4°3	- 7°5	18°	20°8	14°2	

(1) Le signe \* correspond à une T° sous la pierre supérieure à la T° du sol.

s'élever fortement (journées chaudes et ensoleillées, nuits encore très fraîches).

*c) Température des touffes de Brachypodium.*

Le minimum thermique, atteint au lever du jour, est plus élevé que celui enregistré au niveau du sol nu (tableaux II à V).

TABLEAU II

*Températures prises simultanément au niveau du sol, sous une pierre et au sein d'une touffe d'herbe (Banyuls, 21-24 juillet 1969).*

HEURES	TEMPÉRATURES			OBSERVATIONS
	au sol	sous une pierre	dans une touffe d'herbe	
8 h 30	32°	29°	-	- Beau temps
10 h	35°2	29°5	-	
12 h	48°2	31°8	33°5	
13 h	50°2	35°	36°	
14 h 30	46°	35°	38°	
16 h	41°	36°5	35°	
18 h	34°4	35°9	33°5	- Lieu de mesure à l'ombre
20 h	31°	35°	31°6	
22 h	29°5	33°8	31°2	- Nuit
24 h	28°	31°8	29°4	
2 h	26°	30°4	29°	
4 h	24°5	29°2	28°4	
5 h	21°8	28°8	27°5	- Aube
6 h	23°5	28°	27°2	- Soleil
7 h	26°4	28°	27°8	
8 h 30	34°5	28°4	30°2	
11 h	42°	29°8	33°	
12 h 30	43°5	33°2	37°	- Ciel très couvert, temps orageux
14 h 30	34°	33°5	32°4	
16 h 30	31°5	33°2	32°	
19 h	28°	31°6	29°	
21 h	26°	30°8	28°	
4 h	21°4	26°2	-	
5 h	19°5	25°8	26°2	- Beau temps
7 h	23°5	25°8	26°2	
8 h	29°5	25°8	27°5	
10 h	42°5	26°8	-	
12 h	45°	29°	33°4	
13 h	52°	31°5	34°5	
16 h	42°	33°8	35°5	
24 h	24°4	30°6	28°2	
4 h	21°8	28°	26°5	
5 h	18°5	27°2	26°4	
6 h 30	22°	27°	26°	

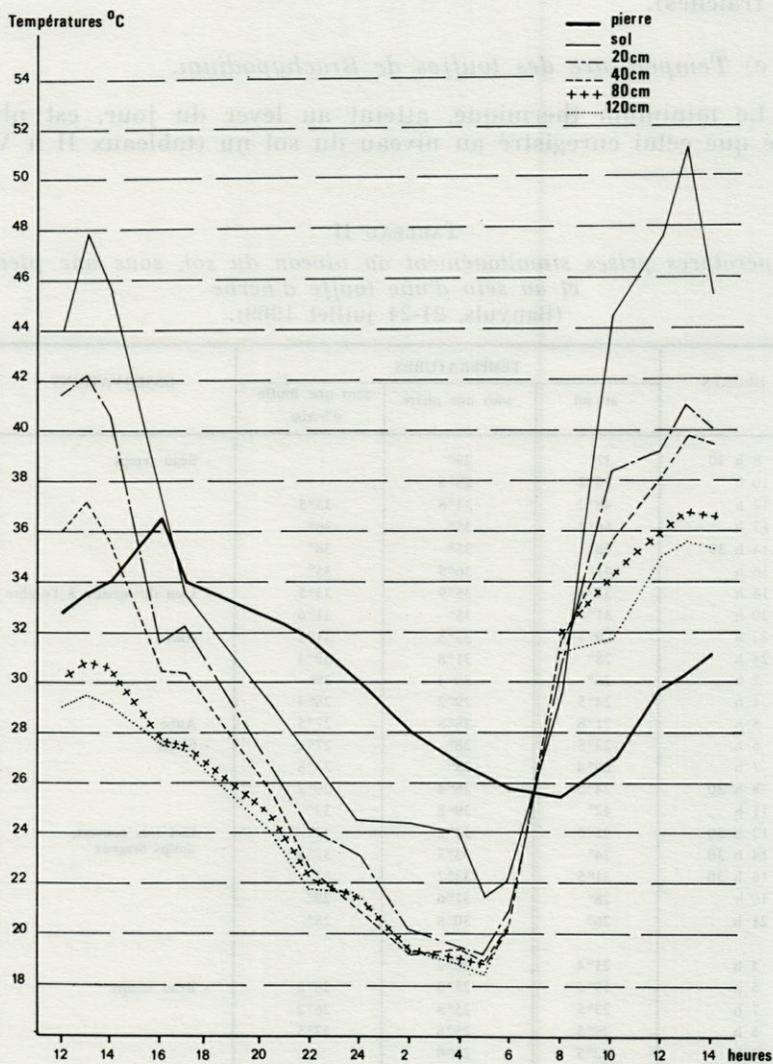


FIG. 1. — Températures sous une pierre, au sol et à différents niveaux au-dessus du sol au cours de 24 heures consécutives (d'après les données du tableau I). Banyuls-sur-Mer, 13-14/07/1968.

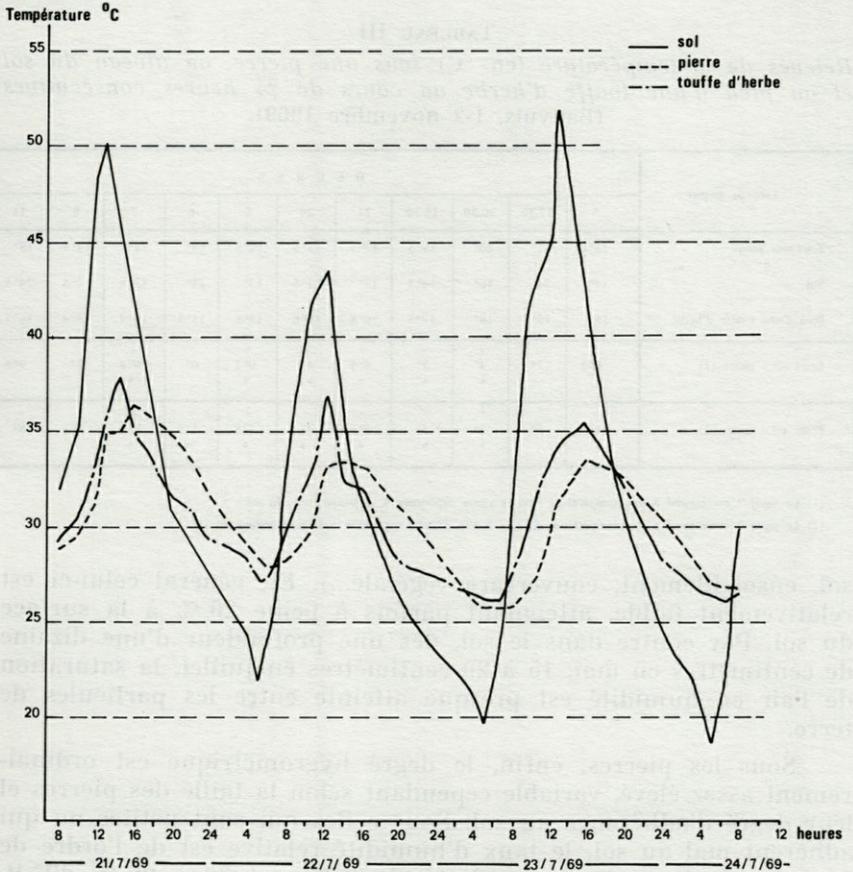


Fig. 2. — Températures au sol, sous une pierre et au sein d'une touffe de *Brachypodium* (d'après les données du tableau II). Banyuls-sur-Mer, 21-24/07/1969.

Au cours de la journée la remontée de la température est assez lente, et le maximum est toujours inférieur à celui du sol. L'amplitude thermique journalière au niveau de la touffe passe d'environ 10 °C en été à seulement 3 °C en hiver; à cette saison la température au sein de la touffe dépasse celle du sol entre 16 heures le soir et 9 heures le lendemain (tableau IV).

#### B) Humidité.

Le degré hygrométrique au niveau du sol est fort variable et dépend de très nombreux facteurs (précipitations, porosité du

TABLEAU III

Relevés de la température (en °C) sous une pierre, au niveau du sol et au pied d'une touffe d'herbe au cours de 24 heures consécutives (Banyuls, 1-2 novembre 1969).

Lieu de mesure	HEURES										
	9	12.30	16.30	18.30	21	24	4	6	7	9	11
Sous une pierre	13°8	17°	20°	19°5	17°5	15°5	14°5	14°	14°2	14°5	15°
Sol	14°	24°	16°	14°5	13°	11°5	13°	14°	13°8	17°5	24°5
Pied d'une touffe d'herbe	15°	19°	18°	17°5	16°8	15°6	15°5	15°5	15°4	15°4	16°5
Ecart sol - pierre (1)	- 0°2	- 7°	+ 4° *	+ 5° *	+ 4°5 *	+ 4° *	+ 0°5 *	0°	+ 0°4 *	- 3°	- 9°5
Ecart sol - herbe (2)	+ 1° *	- 5°	+ 2° *	+ 3° *	+ 3°8 *	+ 4°1 *	+ 2°5 *	+ 1°5 *	+ 1°6 *	- 2°1	- 8°

(1) Le signe \* correspond à une température sous la pierre supérieure à la température du sol.

(2) Le signe \* correspond à une température dans la touffe d'herbe supérieure à la température du sol.

sol, ensoleillement, couverture végétale...). En général celui-ci est relativement faible, atteignant parfois à peine 20 % à la surface du sol. Par contre dans le sol, dès une profondeur d'une dizaine de centimètres en mai, 15 à 20 centimètres en juillet, la saturation de l'air en humidité est presque atteinte entre les particules de terre.

Sous les pierres, enfin, le degré hygrométrique est ordinairement assez élevé, variable cependant selon la taille des pierres et leur degré d'adhérence au sol. Sous celles qui sont petites ou qui adhèrent mal au sol, le taux d'humidité relative est de l'ordre de 50 % ; sous les autres on relève généralement 80 à 90 % d'H.R.

Sur les crêtes, les pierres servent fréquemment de points de condensation aux gouttelettes d'eau provenant des brumes marines ; sous ces abris le degré hygrométrique varie peu, même lorsque souffle la tramontane.

### C) Conclusion.

Une étude superficielle du climat de la région de Banyuls-sur-Mer pourrait laisser supposer que celui-ci, relativement clément dans son ensemble, favorise la diversité des formes animales et végétales.

En fait il ne faut pas trop tenir compte des données moyennes de ce climat méditerranéen fait de contrastes, mais plutôt des extrêmes enregistrés.

TABLEAU IV

Relevés de la température (en °C) sous une pierre, au sol et au pied d'une touffe d'herbe (Banyuls, 22-23 janvier 1970).

Lieu de mesure	H E U R E S													
	15	16	17.30	21.30	23	1	3	4	5	6	7	8	9	10
Sous une pierre	17° 1	17°	16° 5	14°	13° 5	12° 8	12° 5	12°	10°	10°	10°	10° 2	10° 5	10° 7
Sol	14° 5	12°	12°	8° 5	8° 5	9° 5	10°	8° 5	7°	6° 2	5°	7°	10°	14°
Pied d'une touffe d'herbe	13° 5	13°	12° 5	12°	11°	10° 3	11°	11°	11°	11°	10° 5	10° 5	10° 6	10° 8
Écart sol - pierre (1)	+ 2° 6 *	+ 5° *	+ 4° 5 *	+ 5° 5 *	+ 5° *	+ 3° 3 *	+ 2° 5 *	+ 3° 5 *	+ 3° *	+ 3° *	+ 5° *	+ 3° 2 *	+ 0° 5 *	- 3° 3
Écart sol - herbe (2)	- 1°	+ 1° *	+ 0° 5 *	+ 3° 5 *	+ 2° 5 *	+ 0° 8 *	+ 1° *	+ 2° 5 *	+ 4° *	+ 4° 8 *	+ 5° 5 *	+ 3° 5 *	+ 0° 6 *	- 3° 2

(1) Le signe \* correspond à une T° sous la pierre supérieure à la T° au sol.

(2) Le signe \* correspond à une T° dans la touffe d'herbe supérieure à la T° du sol.

TABLEAU V

Températures prises simultanément au niveau du sol, sous une pierre et au pied d'une touffe d'herbe (Banyuls, 21-23 avril 1970).

HEURES	TEMPERATURES			Ecart thermique sol/pierre (1)
	au sol	sous une pierre	dans une touffe d'herbe	
16 h 30	16,5	23	17	+ 6,5 *
19 h 30	12,5	-	15	-
21 h	11	16,5	14,5	+ 5,5 *
24 h	10	13,2	12,9	+ 3,2 *
1 h	9,5	12,5	13,2	+ 3 *
4 h	9,2	11	11,9	+ 1,8 *
5 h	9,5	11	12,4	+ 1,5 *
6 h	9,4	10,6	10,5	+ 1,2 *
8 h	13,8	11	13,8	- 2,8
10 h	40	16,2	20,6	- 23,8
11 h	47	20,6	27	- 26,4
13 h	53,5	30,2	37,4	- 23,3
14 h	48	32,6	37,2	- 15,4
16 h	22,4	34,4	30	+ 12 *
18 h	15,8	31,2	21,5	+ 15,4 *
20 h	12	26,5	17	+ 14,5 *
22 h 30	11,2	19,5	15,5	8,3 *
1 h	9,5	16	14	+ 6,5 *
4 h 30	8	13	12	+ 5 *
6 h	8,6	11,8	12	+ 3,2 *
7 h 30	18	12	16	- 6
8 h 30	28	13	19	- 15
10 h	38,8	16	23	- 22,8
12 h 30	56	27,4	34	- 28,6
14 h	47,5	33,5	31,2	- 14
16 h	30	37	27	+ 7 *
18 h	21	32,5	22,4	+ 11,5 *

(1) Le signe \* indique une température sous la pierre supérieure à celle du sol.

L'analyse détaillée des facteurs microclimatiques permet de mieux saisir l'importance de ces contrastes qui se répercutent sur le peuplement des milieux que l'on étudie.

Ainsi la température élevée enregistrée au niveau du sol dans la steppe erme à *Brachypodium ramosum*, liée à un faible degré hygrométrique, oblige de nombreux êtres vivants à éviter ce milieu durant la journée. Les touffes d'herbe, et surtout les pierres, qui constituent des microhabitats plus ou moins tamponnés vis à vis des facteurs extérieurs, leur servent d'abris. Nous avons affaire dans ce cas à de véritables « niches écologiques », dans le sens spatial de PAULIAN (1948).

D'autres auteurs, parmi lesquels on peut citer PIERRE (1958) et FIORI (1968), ont également souligné le rôle primordial joué par les pierres dans les milieux arides.

#### IV. — BIOLOGIE D'*APTINUS DISPLOSOR*

##### 1) DENSITÉ DU PEUPELEMENT.

*A. displosor* est un Coléoptère essentiellement nocturne que l'on rencontre durant la journée sous les pierres de la steppe aride dans la région de Banyuls-sur-Mer, au niveau de certaines stations bien individualisées.

L'abondance de cet insecte est fort variable; le marquage systématique de tous les individus permet d'estimer à environ 350 leur nombre dans la station où ils sont les plus nombreux, ce qui correspond à une surface de près de 4 m<sup>2</sup> utilisable par individu. En fait leur distribution dans une station donnée est assez variable, principalement par suite de la répartition hétérogène des pierres servant d'abris, et du gréganisme marqué d'*A. displosor* qui se traduit par des rassemblements pouvant dépasser dans certains cas 10 individus, ainsi que nous le verrons ultérieurement. Par contre, le nombre des individus n'est pas affecté par des phénomènes d'émigration ou d'immigration de moyenne ou grande amplitude, contrairement à ce que l'on peut observer chez d'autres Carabiques (GRÜM, 1962, 1965, 1967).

Le dénombrement systématique de tous les individus rencontrés dans une station donnée montre une fluctuation cyclique du nombre des captures au cours de l'année.

Celles-ci progressent régulièrement de l'automne au printemps, avec un maximum en avril, époque où les *Aptinus* s'accouplent. Cette période d'intense activité passée, ils demeurent sous les abris jusqu'à fin juin, moment de l'estivation; ils quittent alors les pierres et s'enterrent. Leur activité est fort réduite et ils ne s'alimentent pratiquement plus.

Dès la fin du mois de septembre, après les premières fortes pluies d'automne qui coïncident avec un abaissement général de la température, ces insectes reprennent leur activité, et sont de plus en plus nombreux à s'abriter à nouveau sous les pierres qui constituent en définitive leur refuge le plus habituel pendant une grande partie de l'année.

## 2) GRÉGARISME.

Un des types de comportements les plus intéressants que l'on rencontre chez les représentants de la famille des Brachinidae, c'est la tendance qu'ont ces insectes à se rassembler en groupements plus ou moins importants. Chez les *Brachinus*, par exemple, on peut en observer de plusieurs centaines d'individus; de tels groupements s'observent également chez les *Pheropsophus*, mais ils sont de moindre importance (KIESENWETTER, 1865; ANTOINE, 1962).

En ce qui concerne *A. displosor*, on trouve souvent sous la même pierre plusieurs individus de cette espèce, serrés les uns contre les autres durant la journée.

Une étude de ces rassemblements, qui peuvent regrouper jusqu'à 11 individus, a permis de montrer que leur distribution sous les pierres ne s'effectuait pas au hasard, mais selon une loi binomiale négative.

Sur 600 *Aptinus* capturés (puis aussitôt relâchés) entre novembre 1968 et avril 1970, on peut noter que 187 d'entre eux (31,1 %) ont été pris isolément, tandis que 239 autres (39,9 %) participaient à des groupements de plus de 2 individus.

Dans le cas présent ces groupements ne semblent nullement dus à des conditions microclimatiques particulières, contrairement à ce que l'on peut observer pour d'autres rassemblements d'insectes (GREENSLADE, 1963 a et b) : en effet une analyse précise des conditions thermiques et hydriques n'a pas montré de différences significatives entre les pierres abritant *A. displosor* et les autres. Avec les mêmes conditions microclimatiques, certaines pierres abritent des *Aptinus*, tandis que d'autres en sont dépourvues; mais d'un relevé à l'autre une pierre abritant un groupement peut très bien être abandonnée au profit d'une autre du voisinage, libre la fois précédente; d'autres pierres peuvent tout aussi bien abriter pendant 3 ou 4 mois de suite le même groupement, ainsi que cela a été confirmé par le marquage des insectes.

Enfin, l'observation au laboratoire de divers lots de 15 à 20 *Aptinus* qui disposaient dans des terrariums de plusieurs abris ayant les mêmes caractéristiques a montré que tous les insectes avaient tendance à se regrouper sous 1 ou 2 abris, souvent les mêmes.

Au cours de l'année on assiste à des modifications du grégarisme. En période d'accouplement les groupes de plus de 2 *Aptinus* ont tendance à se disjoindre au profit de la formation de couples. Cette dégrégarisation très temporaire fait songer à celle que l'on

observe à la même époque avec les *Brachinus* où elle serait la manifestation d'un conflit entre la sociabilité et la sexualité (WAUTIER, 1970). Chez ces derniers, l'existence d'une interattraction d'origine olfactive a été démontrée entre des individus de la même espèce (WAUTIER, 1970). Il est possible, mais ceci n'est encore qu'une simple hypothèse de notre part, que les composés albumineux très spécifiques qui ont été mis en évidence dans les produits de sécrétion des glandes associées aux glandes anales de ces insectes (SCHILDKNECHT, E. MASCHWITZ et U. MASCHWITZ, 1968) jouent un rôle dans leur grégarisme. En période normale, les groupements sont très souvent mixtes, mais il n'est pas rare toutefois de trouver sous la même pierre des insectes appartenant tous au même sexe.

Le rassemblement de plusieurs individus semble nécessaire pour stimuler la ponte. Dans la nature c'est d'ailleurs à ce moment-là, en mai, que le nombre d'*Aptinus* trouvés groupés est maximal. Un effet de groupe dans le sens où l'entend GRASSÉ (1946), c'est-à-dire la réception par l'individu de certains stimulus émanant de ses semblables, n'est pas à exclure.

Au laboratoire les pontes sont nombreuses lorsqu'on maintient plusieurs insectes dans le même terrarium; par contre aucune ponte n'a été constatée chaque fois que l'on a isolé des couples, et ce bien que des accouplements aient eu lieu à plusieurs reprises.

### 3) RYTHME D'ACTIVITÉ.

#### A) Généralités.

Le rythme d'activité des organismes, influencé par divers facteurs physiques, représente très souvent une adaptation non négligeable au milieu environnant (BAILLAUD, 1967; BODENHEIMER, 1934; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1956 a et b, 1959, 1960; CYMBOROWSKI, 1969). Parmi ces facteurs, la lumière joue un rôle de premier plan en créant au départ le rythme d'activité locomotrice, notamment chez les insectes (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953; HARKER, 1956) où les variations de la photopériode peuvent contrôler plus ou moins étroitement le temps d'activité (chez *Geotrupes* par exemple) (WARNECKE, 1966). Si certains d'entre eux, comme la Blatte *Periplaneta*, perdent leur rythme en quelques jours dans des conditions constantes de lumière ou d'obscurité (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953), d'autres au contraire sont capables de le conserver durant plusieurs semaines dans les mêmes conditions (PARK, 1932), ce qui laisse entrevoir l'existence d'un rythme endogène.

Dans la steppe erme à *Brachypodium ramosum* la plupart des organismes, dont *A. displosor*, sont nocturnes. Ils passent la jour-

née sous des abris tempérés (pierres, touffes d'herbe...), et sortent dès la tombée du jour, lorsque les conditions de milieu redeviennent favorables. Une étude de ce rythme d'activité a été entreprise, pour éventuellement mettre en évidence une adaptation d'*A. displosor* aux variations saisonnières du milieu.

### B) Méthode d'étude.

Des lots de 20 *Aptinus* ont été disposés dans des cuves en verre d'une section de 40 cm sur 17, au fond recouvert d'une mince

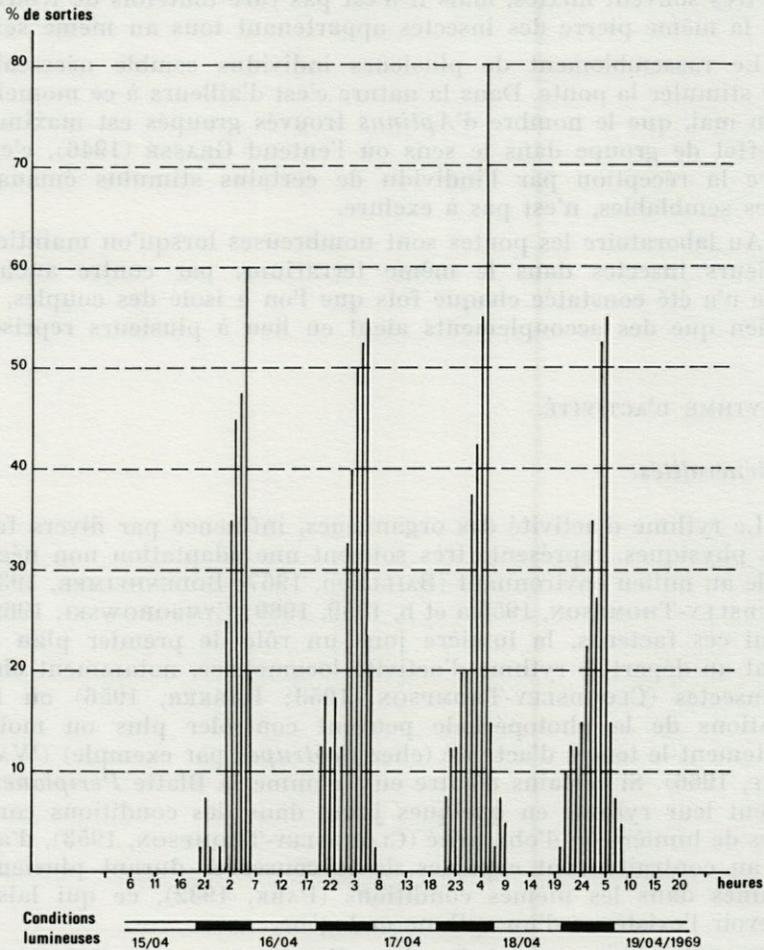


FIG. 3. — Activité locomotrice de 20 *A. displosor*. Avril 1969.

couche de sable maintenu humide; les Insectes disposaient de deux abris, d'eau et de nourriture (viande et pomme). Un appareil photographique à prise de vue automatique a permis de prendre toutes les demi-heures un cliché du fond de la cuve, cela pendant plusieurs semaines consécutives pour chaque série d'expériences.

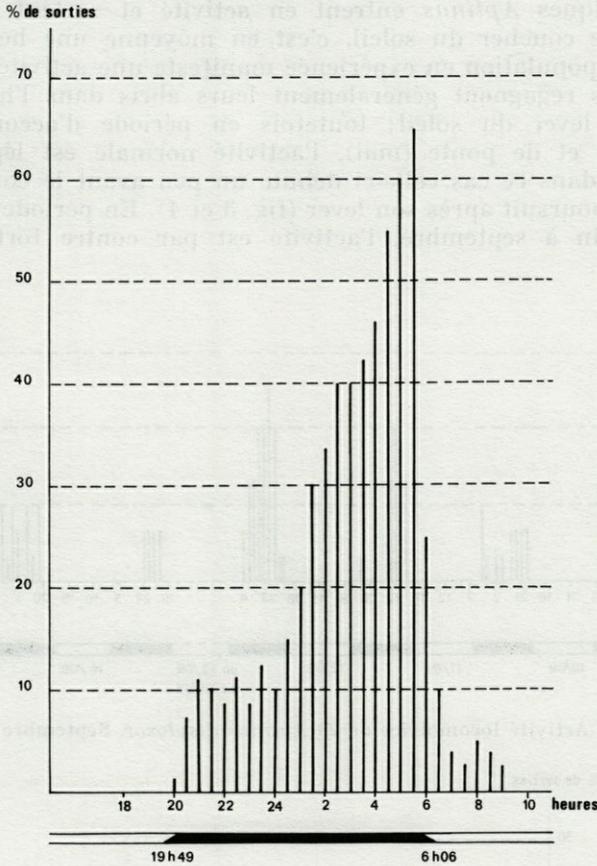


FIG. 4. — Diagramme récapitulatif de l'activité locomotrice d'*A. displosor* (15-19 avril 1969).

Lors du dépouillement des films correspondant à chaque observation, seuls les animaux en activité hors des abris ont été dénombrés. Les mesures se sont poursuivies régulièrement pendant un an, les insectes morts entre temps étant remplacés par d'autres élevés dans les mêmes conditions expérimentales.

## C) Résultats.

De grandes variations de l'activité locomotrice s'observent au cours des saisons, aussi bien en ce qui concerne sa durée journalière que son intensité.

Si quelques *Aptinus* entrent en activité et sortent de leurs abris dès le coucher du soleil, c'est en moyenne une heure plus tard que la population en expérience manifeste une activité notable. Les insectes regagnent généralement leurs abris dans l'heure qui précède le lever du soleil; toutefois en période d'accouplement (mars-avril) et de ponte (mai), l'activité normale est légèrement perturbée : dans ce cas celle-ci débute un peu avant le coucher du soleil et se poursuit après son lever (fig. 3 et 4). En période d'estivation, de juin à septembre, l'activité est par contre fort réduite (fig. 5 et 6).

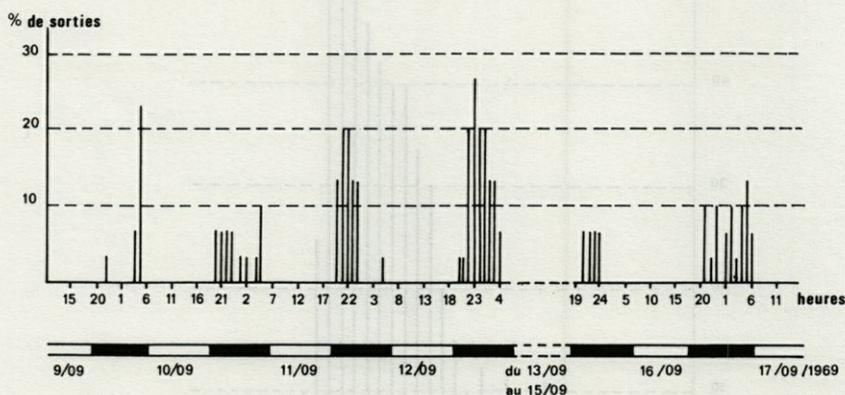


FIG. 5. — Activité locomotrice de 20 *Aptinus displosor*. Septembre 1969.

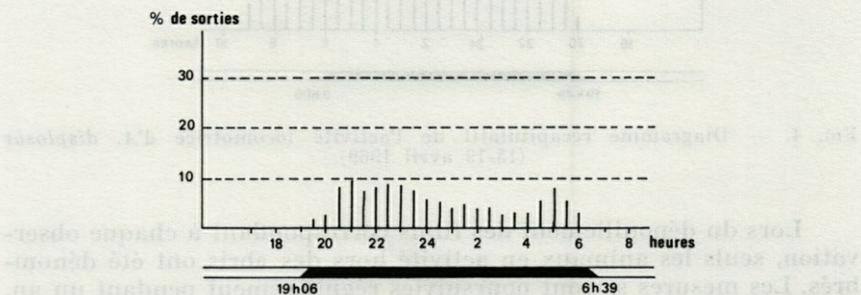


FIG. 6. — Diagramme récapitulatif de l'activité locomotrice d'*A. displosor* (9-26 septembre 1969).

Les *Aptinus* qui sont très sensibles à la lumière cherchent normalement à l'éviter, et on observe de ce fait une corrélation entre le temps d'activité et la durée de la nuit.

Lorsque les conditions expérimentales restent inchangées (lumière ou obscurité permanente), les *Aptinus* gardent leur propre

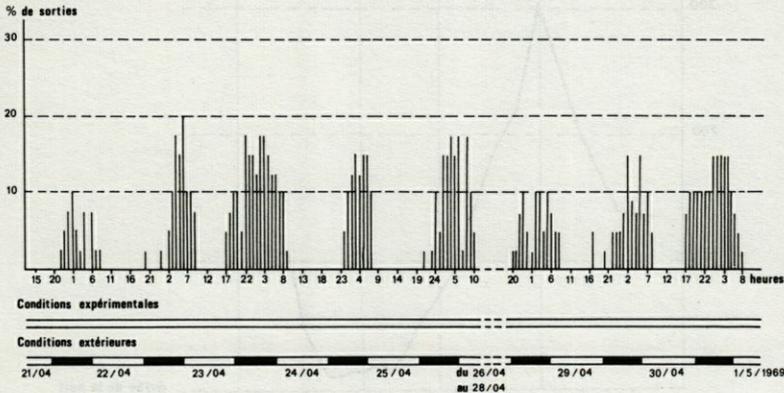


FIG. 7. — Activité locomotrice d'*A. displosor* en lumière continue.

période d'activité (rythme circadien). La lumière continue perturbe cependant l'activité et entraîne une diminution du nombre des sorties (fig. 7); elle peut même les interdire, particulièrement en automne et en hiver. Cette photophobie s'atténue lorsque les stimulus sexuels, qui stimulent l'activité, l'emportent sur les stimulus lumineux, qui ont au contraire tendance à la réduire, à la condition toutefois que l'intensité lumineuse ne soit pas trop forte. Ces expériences montrent en outre que ce n'est que secondairement que les conditions extérieures interviennent pour régulariser le rythme interne; la photopériode contrôle la durée de l'activité locomotrice en évitant une dérive dans le temps de cette dernière.

Il a par ailleurs été établi un indice d'activité qui tient compte d'une part du nombre moyen de sorties par animal et par nuit, et d'autre part du temps total d'activité au cours de la nuit; ainsi pour un même nombre moyen de sorties l'indice sera d'autant plus faible que le temps d'activité sera court; l'ensemble des résultats est ramené à un même nombre de jours d'expérience.

Cet indice souligne remarquablement deux périodes totalement opposées : la période sexuelle en mars-avril, marquée par une intense activité, et la période estivale, de juin à septembre, où les insectes mènent une vie très ralentie (fig. 8).

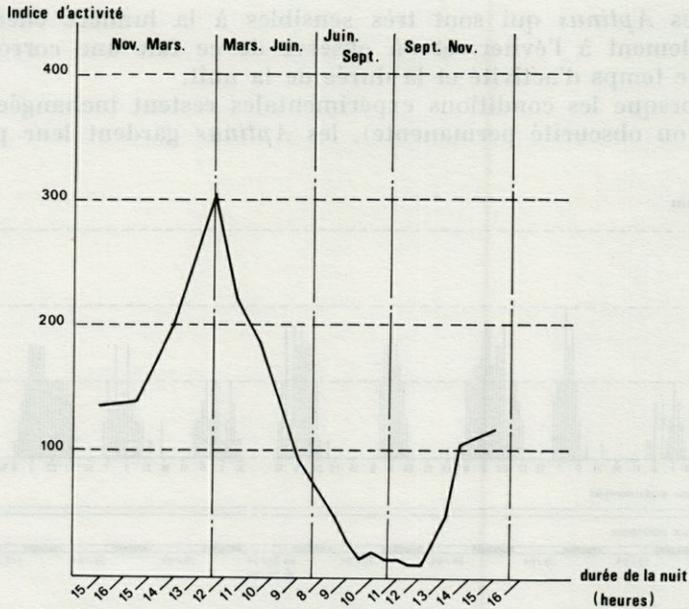


FIG. 8. — Indice d'activité d'*A. displosor* au cours de l'année.

#### D) Conclusions.

Le rythme nocturne d'*Aptinus* d'une part, et les variations de son taux d'activité au cours des saisons d'autre part, contribuent à une bonne adaptation de cet insecte à son milieu; il ne sort en effet de son abri que lorsque, à l'extérieur les conditions de lumière, température et humidité deviennent favorables. L'estivation, qui s'accompagne de faibles besoins alimentaires, permet à cet insecte de passer sans trop de dommages l'été, particulièrement chaud et sec dans la région de Banyuls-sur-Mer.

#### 4) MODE DE DÉFENSE.

Les Brachinides possèdent un organe de défense constitué de glandes anales extrêmement développées qui produisent un liquide vésicant susceptible d'être projeté sous forme d'un aérosol, non pas par l'anus selon une opinion couramment admise, mais par deux petits orifices situés au-dessus de l'anus, de part et d'autre de celui-ci. Chaque projection s'accompagne d'un crépitement nettement perceptible, d'où le nom de « Bombardiers » donné aux représentants de cette famille.

De nombreux travaux ont été consacrés au mode de défense des *Brachinus*, *Aptinus* et *Pheropsophus*. Certains auteurs ont étudié le comportement défensif de ces insectes (DUFOUR, 1826; EISNER, 1958; ROUGEMONT, 1879 et 1881); d'autres ont orienté leurs recherches vers l'anatomie de l'appareil excrétoire (BORDAS, 1895, 1899 a, b, c, 1905; DIERCKX, 1899 a, b, c, d, 1900, 1901); une étude ultrastructurale a par ailleurs été entreprise (SCHNEPF, WENNEIS et SCHILDKNECHT, 1969).

Quant au mécanisme de « tir » proprement dit, il fait encore l'objet de recherches (SCHILDKNECHT et HOLOUBECK, 1961; SCHILDKNECHT, E. MASCHWITZ et U. MASCHWITZ, 1968; SCHILDKNECHT et KOOB, 1969).

Bien qu'*A. displosor* se nourrisse en partie aux dépens d'insectes et autres Arthropodes, il est peu probable qu'il utilise ses glandes anales pour la chasse, étant donnée la faible taille de ses proies.

La projection du liquide des glandes anales (des quinones) semble uniquement liée à un réflexe défensif. Son tir extrêmement précis permet à cet insecte peu combatif de couvrir très efficacement sa retraite, ainsi que nous avons pu l'observer dans la nature : un *Aptinus* peut traverser sans dommages une fourmilière peuplée de *Crematogaster auberti* Em. en se libérant de ses assaillantes par quelques décharges dirigées sur elles.

##### 5) REPRODUCTION.

Les accouplements d'*A. displosor* s'observent au laboratoire entre décembre et avril, avec une fréquence maximale au cours du mois de mars. Ils n'ont lieu qu'à l'obscurité, la nuit, n'importe où dans les terrariums, la journée sous les abris. Dans la nature il en est de même à la même époque.

Les pontes débutent en mars et se poursuivent jusqu'au début de mai. Les œufs, blancs et translucides, sont parfaitement ovales. La femelle les dépose dans la terre humide sans aucune protection, contrairement à ce qui se passe pour d'autres Carabiques (CLAUSEN, 1962; KING, 1919; LUMARET, 1971). Les femelles pondent une cinquantaine d'œufs, au cours d'une seule nuit ou de deux nuits consécutives.

Les éclosions s'échelonnent du 8<sup>e</sup> au 16<sup>e</sup> jour après la ponte avec un maximum le 10<sup>e</sup> jour. Dès sa sortie de l'œuf, la larve se soustrait à la lumière en s'enterrant dans le sol.

Les larves d'*A. displosor*, très blanches, sont entièrement dépourvues de stemmates; cependant WAUTIER et VIALA (1967) signalent que quelques-unes d'entre elles présentent des taches pigmentaires au niveau de la soie oculaire, assimilées à des stemmates;

aucune des larves que nous avons examinées ne présentait ces taches. Chez ces larves normalement aveugles le très grand développement de la vésicule hyaline, située sur l'antenne, compense peut-être l'absence de ces organes. Les antennes semblent jouer un grand rôle lors du déplacement de la larve; elles vibrent sans arrêt, avec plus ou moins d'intensité selon l'intérêt que semble porter l'animal aux divers obstacles rencontrés.

Par de nombreux caractères (dépigmentation, cécité, développement de très longues soies sensorielles, tendance au thigmotropisme) cette larve se rapproche de celles des Carabiques cavernicoles.

#### 6) HYPOTHÈSE DU PARASITISME LARVAIRE D'*A. displosor*.

Le parasitisme larvaire, qui n'est pas exceptionnel chez les Carabiques (ALLUAUD, 1935; SILVESTRI, 1904), semble être la règle chez les Brachinides : WICKHAM (1893 a et b, 1894, 1895), DIMMOCK et KNAB (1904), KING (1919), HABU et SADANAGA (1965) ont tous décrit des cas de parasitisme larvaire chez les larves de *Brachinus* et *Pheropsophus*. Or le fait qu'aucune larve d'*A. displosor* (parmi plus de 800 obtenues) n'ait survécu en élevage au-delà de 14 jours, malgré la variété de la nourriture offerte, contribue à étayer l'hypothèse du parasitisme de cette espèce; d'ailleurs la plupart des larves de Brachinides ne dépassent pas le premier stade larvaire en élevage, par manque d'un hôte convenable (BOLDORI, 1939; van EMDEN, 1919; WAUTIER, 1963, 1964; WAUTIER et VIALA, 1967).

Nos tentatives dans la recherche d'un hôte possible pour *A. displosor* n'ont pas abouti, et ce problème reste posé. Cependant on peut noter une concordance entre les cycles biologiques d'*A. displosor* et de *Percus navaricus* Dej. (Coléoptère Carabique, famille des Pterostichidae) : la nymphose de *P. navaricus* a lieu au printemps (LUMARET, 1971) au moment où éclosent les œufs d'*Aptinus* dans la nature. Il est possible que *P. navaricus* soit parasité à son stade nymphal par *A. displosor*, mais cela reste à vérifier.

On peut émettre une autre hypothèse (1), celle du parasitisme de larves ou nymphes de fourmis, du genre *Camponotus* par exemple; *C. cruentatus*, *C. sylvaticus* et *C. aethiops*, que l'on rencontre dans les stations d'*A. displosor*, pourraient en effet assurer des ressources alimentaires abondantes aux larves de ce Carabique.

(1) Hypothèse suggérée par G. Le Masne, *in litt.*

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Bien qu'une partie du cycle biologique d'*Aptinus displosor* reste encore à éclaircir, nous avons pu préciser la biologie de l'imago qui jusqu'ici restait inconnue.

Cet insecte se rencontre presque toute l'année sous les pierres de la région de Banyuls-sur-Mer, sauf en été; cette absence doit être mise en relation avec l'estivation de ce Carabique qui craint la sécheresse et les fortes chaleurs. Cette estivation est soulignée par l'étude des variations du rythme journalier et saisonnier de l'activité locomotrice dont la durée est contrôlée par la photopériode.

Enfin, tant par son mode de défense que par sa tendance au grégarisme, ou encore par les problèmes que pose son cycle biologique, *A. displosor* confirme l'originalité et l'homogénéité de la famille des Brachinidae.

## RÉSUMÉ

Plusieurs populations naturelles d'*Aptinus displosor* ont été suivies régulièrement dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales).

Des indications sont apportées sur le microclimat dans lequel vit cet insecte.

Le rythme d'activité locomotrice de ce Carabique a été enregistré pendant un an au laboratoire. Le temps d'activité est fonction de la photopériode. Il a été calculé un indice d'activité qui met en valeur deux périodes de l'année : la période sexuelle où l'indice est maximal et la période estivale où il est minimal.

*A. displosor* présente en outre un grégarisme dont l'intensité varie au cours de l'année.

Des données sont apportées sur la reproduction de cet insecte et l'hypothèse du parasitisme larvaire de celui-ci est avancée.

## SUMMARY

Some natural populations of *Aptinus displosor* have been continuously followed in the region of Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales).

Information is given on the microclimate where this insect lives.

The rhythm of locomotory activity of this Carabid has been followed and recorded during a year in the laboratory. The period of activity is a function of the photoperiod. An index of activity which points out two periods of the year has been calculated: the sexual period when this index is maximal and the summer period when it is minimal.

Furthermore, *A. displosor* shows a gregarism the intensity of which varies during the course of the year.

Some data are given on the reproduction of this insect and an hypothesis on its larval parasitism is suggested.

## ZUSAMMENFASSUNG

Mehrere natürliche Populationen von *Aptinus displosor* sind in der Gegend von Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) regelmässig untersucht worden.

Es werden Angaben über das Mikroklima gemacht, in dem diese Insektenart lebt.

Der Rythmus der Bewegungsaktivität wurde während einem Jahr im Laboratorium aufgezeichnet; sie ist lichtabhängig. Ein Aktivitätsindex wurde berechnet, der zwei Perioden im Jahr aufzeigt: die Fortpflanzungsperiode mit höchstem Index und die Sommerperiode mit kleinstem Index.

*A. displosor* zeigt ausserdem Gregarismus, dessen Intensität sich im Lauf des Jahres verändert.

Es werden Angaben über die Fortpflanzung der Art gemacht, und die Hypothese eines larvalen Parasitismus wird aufgestellt.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLUAUD, C., 1935. Sur le parasitisme des *Chaetodactylini* du genre *Androyna* Tsch. éclos de coques nymphales de Cétonides. *Afra*, **10** : 28-31.
- AMIET, J.L., 1967. Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, N.S. A, zool.*, **49** (2) : 125-213.
- ANTOINE, M., 1962. Coléoptères Carabiques du Maroc (5<sup>e</sup> partie). *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc, Z.*, **9** : 650-672.
- APFELBECK, C.V., 1902. Zur Zenntniss der palaeartischen Carabiden. *Münch. koleopt. Z.*, **1** : 100-101.
- APFELBECK, C.V., 1904. Die Käferfauna der Balkanhalbinsel, mit Berücksichtigung Klein - Asiens und der Insel Kreta. Erster Band : Familienreihe *Caraboidea*. Verlag von R. Friedländer und Sohn, Berlin, 350-358.
- BAILLAUD, L., 1967. Les rythmes biologiques. *Bull. Ass. rég. Etude Rech. scient., Reims*, **33** : 46-56.
- BASSOULS, G., 1956. Les différents climats des Pyrénées-Orientales. *Annl. climat. Pyr.-Orientales*.
- BODENHEIMER, F.S., 1934. Studies on the ecology of Palestinian *Coleoptera*. II. Seasonal and diurnal appearance and activity. *Bull. Soc. ent. Egypte* : 211-241.
- BOLDORI, L., 1939. Sulla larvula di *Pheropsophus africanus* Dej. *Riv. Biol. colon.*, **2** : 173-183.
- BORDAS, L., 1895. Les glandes défensives ou anales des Coléoptères. *Annl. Fac. Sci. Marseille*, **9** (5) : 205-249.
- BORDAS, L., 1899 a. Anatomie des glandes anales des Coléoptères appartenant à la tribu des *Brachinidae*. *Zool. Anz.*, **580** : 73-76.
- BORDAS, L., 1899 b. Recherches sur les glandes anales des *Carabidae*. *C.r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, **128** : 248-249.
- BORDAS, L., 1899 c. Considérations générales sur les glandes défensives des Coléoptères. *C.r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, **128** : 1009-1012.
- BORDAS, L., 1905. Les glandes défensives de quelques Coléoptères. *Naturaliste* : 173-176.
- BUXTON, P.A. et K. MELLANBY, 1934. Measurement of control humidity. *Biol. Rev.*, **7** : 275-320.
- CLAUSEN, C.P., 1962. Entomophagous insects. Hafner Publishing Company, New York, 688 p.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1953. Studies in diurnal rhythms. III. Photoperiodism in the cockroach *Periplaneta americana* (L.). *Ann. Mag. nat. Hist.*, **6** : 705-716.

- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1956 a. Studies of diurnal rhythms. VI. Bioclimatic observations in Tunisia and their significance in relation to the physiology of the fauna, especially woodlice, centipedes and beetles. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **9** (12) : 305-329.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1956 b. The ecological significance of diurnal rhythms in terrestrial arthropods. *Int. Congr. Zool.*, **14**, Copenhagen, 1953 : 415-417.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1959. Microclimate, diurnal rhythms, and the conquest of the land by Arthropods. *Int. J. Bioclim. Biomet.*, **3** (3) B : 1-8.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1960. Animal behaviour. Oliver et Boyd, Edinburgh, London, 162 p.
- COMPANYO, 1863. Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales. Règne animal. Perpignan. 942 p.
- CYMBOROWSKI, B., 1969. — The effect of light on the circadian rhythm of locomotor activity of the house cricket (*Acheta domesticus* L.). *Zoologica Pol.*, **19** (1) : 85-95.
- DAJOZ, R., 1965. — Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Massane. Fasc. 9, 207 p., Masson et C<sup>ie</sup>. *Vie Milieu*, suppl. **15** (4).
- DIERCKX, F., 1899 a. Recherches sur les glandes défensives des Carabides Bombardiers. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, **128** : 622-624 et 703.
- DIERCKX, F., 1899 b. Structure et fonctionnement de la glande défensive chez le genre *Brachynus*. Note à propos des observations de M. Bordas. *Zool. Anz.*, **180** : 154-157.
- DIERCKX, F., 1899 c. Etude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides, avec quelques remarques sur le classement des Carabides. *Cellule*, **16** : 61-176.
- DIERCKX, F., 1899 d. Sur les glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. *Bull. Soc. ent. Fr.* : 200-202.
- DIERCKX, F., 1900. Les glandes pygidiennes de *Pheropsophus bohemanni* Chaud., *Zool. Anz.*, **181** : 23.
- DIERCKX, F., 1901. Les glandes pygidiennes des Coléoptères : Carabides (Bombardiers, etc.), Paussides, Cicindélides, Staphylinides. *Cellule*, **18** : 255-310.
- DIMMOCK, G. et F. KNAB, 1904. Early stages of *Carabidae*. *Springfield Mus. nat. Hist., Bull.* **1** : 1-55.
- DUFOUR, L., 1811. Mémoire anatomique sur une nouvelle espèce d'Insecte du genre *Brachinus*. *Annls Mus. Hist. nat., Paris*, **8** : 70-81.
- DUFOUR, L., 1826. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes Coléoptères. Chap. III. Organes des sécrétions excrémentielles. *Annls Sci. nat.*, **8** : 5-19.
- EISNER, T., 1958. The protective role of the spray mechanism of the bombardier beetle, *Brachynus ballistarius* Lec. *J. Insect. Physiol.*, **2** : 215-220.

- EMDEN, F.I. Van, 1919. Beschreibung der Larve von *Pheropsophus hispanicus* Dej. (Col. Carab.). *Supp. Ent., Dtsch., Berlin*, 8 : 34-38.
- FIORI, G., 1968. Sui rifugi dei Coleotteri subdeserticoli e deserticoli. *Studi sassar.*, 15 (2) : 519-540.
- GAUSSEN, H., 1925. Végétation des Albères orientales. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 53 : 197-238.
- GAUSSEN, H., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. *Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, Sér. A, n° 1070, n° d'ordre 1913*. Toulouse, 549 p.
- GAUSSEN, H., 1934. Documents pour la carte des productions végétales. Géographie botanique et agricole des Pyrénées-Orientales. Série Pyrénées, tome Roussillon. Vol. 1, Lechevalier, Paris, 392 p.
- GERMAR, 1824. Description d'*Aptinus ballista* Illigeri; type du Portugal. *Ins. Spec. nov.*, 2 : 2.
- GRASSÉ, P.P., 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*, 2 (3) : 77-116.
- GREENSLADE, P.J.M., 1963 a. Further notes on aggregation in *Carabidae* (Coleoptera), with especial reference to *Nebria brevicollis* (F.). *Entomologist's mon. Mag.*, 99 : 109-114.
- GREENSLADE, P.J.M., 1963 b. Aggregation in British *Carabidae* (Coleoptera). *Entomologist's mon. Mag.*, 99 : 202.
- GRÜM, L., 1962. Horizontal distribution of larvae and imagines of some species of *Carabidae*. *Ekol. pol. A*, 10 : 73-84.
- GRÜM, L., 1965. The significance of the migration rate of individuals in the relation of intensity of penetration of the habitat by populations of two species of the *Carabidae*. *Ekol. pol. A*, 13 : 575-591.
- GRÜM, L., 1967. Remarks on fluctuations in density of *Carabidae* populations. *Ekol. pol. A*, 15 (14) : 335-345.
- HABU, A. et K. SADANAGA, 1965. Illustrations for identification of larvae of the *Carabidae* found in cultivated fields and paddy-fields (III). *Bull. natn. Inst. agric. Sci. Tokyo, C.*, 19 : 81-216.
- HARKER, J.E., 1956. Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.*, 33 : 224-234.
- JEANNEL, R., 1942. Coléoptères Carabiques. Faune de France, 39 et 40. Lechevalier, Paris, 1173 p.
- KIESENWETTER, V., 1865. Excursion nach Spanien. *Berl. ent. Z.* : 370-371.
- KING, J.L., 1919. Notes on the biology of the Carabid genera *Brachinus*, *Galerita* and *Chlaenius*. *Ann. ent. Soc. Am.*, 12 : 383-388.
- LUMARET, J.P., 1970. Ecologie d'*Aptinus displosor* Dufour (*Caraboidea*, *Brachinidae*). Thèse 3<sup>e</sup> cycle Biol. anim., *Fac. Sci. Univ. Lyon*, n° 385, 101 p.
- LUMARET, J.P., 1971. Cycle biologique et comportement de ponte de *Percus (Pseudopercus) navaricus* Dej. (Coléoptère Carabique). *Entomologiste* 27 (3) : 49-52.
- MAYET, V., 1900-1904. Catalogue des Coléoptères des Albères. *Miscnea ent.*, 8 à 11.

- PARK, O., 1932. Studies in nocturnal ecology. II. Preliminary analysis of activity rhythm in nocturnal forest insects. *Ecology*, **13** : 335-346.
- PAULIAN, R., 1948. Notion, limites et importance des niches écologiques. *Revue fr. Ent.*, **15** : 161-165.
- PIC, M., 1903. Espèces et variétés nouvelles de Coléoptères. *Echange*, **19** (226) : 161.
- PIERRE, F., 1958. Ecologie et peuplement Entomologique des Sables Vifs du Sahara Nord-Occidental. Publication du Centre de Recherches Sahariennes; *Sér. Biol.*, n° 1, C.N.R.S., Paris. 332 p.
- PLEGAT, R., 1959. Esquisse géologique et hydrologique du département des Pyrénées-Orientales. *Bull. Inst. natn. Hyg.*, **14** (6) : 1248-1278.
- ROUGEMONT, P. de, 1879. *Brachinus crepitans* Oliv. Observations sur son organe détonant. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **11** : 471-478 et *Boll. Soc. ent. ital.*, **11** : 229-230.
- ROUGEMONT, P. de, 1881. Observations sur l'organe détonant de *Brachinus crepitans* Oliv. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **6** : 99-115.
- SAINTE CLAIRE DEVILLE, J., 1935. Catalogue raisonné des Coléoptères de France. *Abeille, Paris*, **36** (1).
- SCHILDKNECHT, H. et K. HOLOUBEK, 1961. Die Bombardierkäfer und ihre Explosionchemie. V. Mitteilung über Insekten-Abwehrstoffe. *Angew. Chem.*, **73** : 127.
- SCHILDKNECHT, H., E. MASCHWITZ, U. MASCHWITZ, 1968. XXXIV. Mitteilung über Arthropodenabwehrstoffe. Die Explosionschemie der Bombardierkäfer (*Coleoptera, Carabidae*). III. Mitt. : Isolierung und Charakterisierung der Explosionskatalysatoren. *Z. Naturf., Tübingen*, **23** (9) : 1213-1218.
- SCHILDKNECHT, H. et K. KOOB, 1969. Zur Explosionschemie der Bombardierkäfer. VI. Zur Chemie des kleinsten Bombardierkäfers *Pausus favierei*. XLIII. Mitteilung über Arthropoden-Abwehrstoffe. *Natur.*, **56** (6) : 328.
- SCHNEPF, E., W. WENNEIS et H. SCHILDKNECHT, 1969. Über Arthropoden-Abwehrstoffe. XLI. Zur Explosionschemie der Bombardierkäfer (*Coleoptera, Carabidae*). 4. Zur Feinstruktur der Pygidialwehrrüsen des Bombardierkäfers (*Brachynus crepitans* L.). *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, **96** (4) : 582-599.
- SILVESTRI, F., 1904. Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourc. con descrizione dell'apparato sericipara della larva. *Redia*, **2** : 68-84.
- SOLOMON, M.E., 1945. The use of cobalt salts as indicators of humidity and moisture. *Ann. appl. Biol.*, **32** : 75-85.
- SOLOMON, M.E., 1951. Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid or other solutions. *Bull. ent. Res.*, **42** : 543-554.
- SOLOMON, M.E., 1957. Estimation of humidity with cobalt thiocyanate papers and permanent colour standards. *Bull. ent. Res.*, **48** : 489-506.
- TRAVÉ, J., 1963. Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Suppl. Vie Milieu*, **14** : 1-267.

- WARNECKE, H. von, 1966. Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von drei *Geotrupes*-Arten (Coleoptera, Scarabaeidae). *Z. Tierpsychol.*, **23** (5) : 513-536.
- WAUTIER, V., 1963. La larve de *Brachinus* (*Brachynidius*) *nigricornis* Gebler, Coléoptère Carabique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **32** (1) : 13-20.
- WAUTIER, V., 1964. Larves primaires de *Brachinus* (Coléoptères Carabiques) obtenues en élevage. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **33** (9) : 350-362.
- WAUTIER, V., 1970. Un phénomène social chez les Coléoptères : le grégarisme des *Brachinus* (*Caraboidea Brachinidae*). Thèse Fac. Sci. Univ. Lyon, n° 655, 112 p.
- WAUTIER, V. et C. VIALA, 1967. La larve primaire d'*Aptinus displosor* (Dufour), Coléoptère Carabique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **36** (10) : 424-434.
- WICKHAM, H.F., 1893 a. On the early stages of three North American Coleoptera. *Bull. Labs nat. Hist. St. Univ. Ia*, **2** : 195-199.
- WICKHAM, H.F. 1893 b. Description of the early stages of several North American Coleoptera. *Bull. Labs nat. Hist. St. Univ. Ia* **2** (4) : 330-344.
- WICKHAM, H.F., 1894. On some aquatic larvae, with notice of their parasites. *Can. Ent.*, **26** : 39-41.
- WICKHAM, H.F., 1895. On the early stages of some *Carabidae* and *Chrysomelidae*. *Am. Nat.*, **29** : 762-766.

Reçu le 16 juin 1971