



HAL
open science

Les Coléoptères du sol

H Coiffait

► **To cite this version:**

| H Coiffait. Les Coléoptères du sol. 204p, 1958. hal-03330640

HAL Id: hal-03330640

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03330640v1>

Submitted on 1 Sep 2021

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.

Henri Coiffait

Docteur ès-sciences
Chargé des recherches au C. N. R. S.



les coléoptères du sol

Supplément numéro 7
à Vie et Milieu
Bulletin du Laboratoire Arago

Hermann Paris Numéro 1260

Actualités scientifiques et industrielles

LES COLÉOPTÈRES
DU SOL

LES COLÉOPTÈRES DU SOL

par

HENRI COIFFAIT

Docteur-ès-Sciences

Chargé des Recherches au C.N.R.S.

Supplément N° 7 à "Vie et Milieu"

Bulletin du Laboratoire Arago

Laboratoire Arago

BANYULS-SUR-MER

Actualités scientifiques et industrielles 1260

Editions scientifiques Hermann

115 Boulevard Saint-Germain Paris VI

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	3
CHAPITRE PREMIER. — Techniques et méthodes d'étude	7

PREMIÈRE PARTIE

LE MILIEU ENDOGÉ

CHAPITRE II. — Le milieu endogé, et les milieux voisins	11
CHAPITRE III. — Le milieu endogé, ses composants	18
CHAPITRE IV. — Les conditions d'existence dans le milieu endogé	25
CHAPITRE V. — Les divers types de sol rencontrés et leur faune.	32

DEUXIÈME PARTIE

LA FAUNE ENDOGÉE

CHAPITRE VI. — La faune endogée dans son ensemble	55
CHAPITRE VII. — Les Coléoptères édaphobies	99
CHAPITRE VIII. — Coléoptères édaphobies et Coléoptères habitant les milieux voisins	120

TROISIÈME PARTIE

RELATIONS ENTRE LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET LE MILIEU

CHAPITRE IX. — Action du milieu sur les Coléoptères édaphobies	136
--	-----

CHAPITRE X. — Mécanisme et déterminisme des adaptations chez les Coléoptères édaphobies et troglobies .	161
CHAPITRE XI. — Action des Coléoptères édaphobies sur le milieu	174

QUATRIÈME PARTIE

BIOGÉOGRAPHIE

CHAPITRE XII. — Biogéographie des Coléoptères édaphobies.	177
CHAPITRE XIII. — Conclusions générales	198
BIBLIOGRAPHIE	200

INTRODUCTION

Du 20 au 25 février 1950 se tenait à Paris le Colloque International du Centre National de la Recherche Scientifique sur l'Écologie. Au cours de ce Colloque, le D^r Herbert FRANZ de Vienne faisait une communication intitulée « État de nos connaissances sur la microfaune du sol » (*Der Stand der Erforschung der Mikrofauna der Bodens*). Dans cette communication le D^r FRANZ constatait qu'il restait « beaucoup à faire pour bien connaître la microfaune du sol. » Cet auteur observait que si certains groupes comme les Nématodes, les Collemboles, les Isopodes terrestres et quelques autres sont assez bien connus, d'autres le sont très mal. Les Coléoptères du sol figurent indiscutablement parmi ces groupes très mal connus.

Au premier rang des travaux ayant fait connaître la faune du sol, il convient de citer l'important ouvrage « *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux* » qui est la thèse de notre excellent collègue DELAMARE DEBOUTTEVILLE, ouvrage publié en 1951. Mais cet auteur étant spécialiste de Collemboles a naturellement surtout étudié les animaux de ce groupe et d'une façon générale, les Arthropodes inférieurs vivant dans la litière et l'humus. Notre travail qui porte essentiellement sur les Insectes supérieurs et sur les Arthropodes vivant dans le sol même, est donc en quelque sorte un complément de celui de DELAMARE DEBOUTTEVILLE avec lequel il ne saurait faire double emploi.

Depuis 1950, outre cet ouvrage de DELAMARE DEBOUTTEVILLE, un certain nombre de travaux d'ensemble se rapportant à la faune du sol ont vu le jour. Mais aucun de ces travaux n'est l'œuvre d'un coléoptériste. Aussi est-il arrivé ce qui se produit fréquemment quand un zoologiste traite de groupes dont il n'est pas spécialiste. Dans l'ouvrage du D^r KUNHELT « *Bodenbiologie* », on voit cet auteur citer plus de cent genres de Coléoptères comme représentés dans la faune du sol. Parmi les genres et les espèces cités par cet auteur, on est un peu surpris de rencontrer *Dorcus parallelipipedus*, *Leptura rubra*, *Agrilus viridis* et bien d'autres espèces qu'on ne peut tout de même guère considérer comme appartenant à la faune du sol. On est

beaucoup plus surpris encore de n'y trouver mentionnés ni les genres *Geotrechus*, *Duvalius*, *Octavius*, *Mayetia*, ni aucun *Anillini*, *Leptotyphlitae*, *Osoriitae* ou *Amauropsini* pour ne parler que des plus typiques parmi les Coléoptères dont toute la vie se déroule dans le sol. Sur la centaine de genres de Coléoptères cités dans « *Bodenbiologie* » c'est tout juste si 4 ou 5 d'entre eux comptent des espèces dont toute la vie se déroule dans le sol. Tous les autres sont des genres dont les espèces se rencontrent régulièrement ou *accidentellement* sur le sol, ou dans le sol, soit à l'état larvaire, soit à l'état de nymphe, soit à l'état adulte. Mais alors où s'arrêter ? Nous pensons qu'il n'est guère de Coléoptère qu'on ne puisse trouver, un jour ou l'autre, à un état quelconque de sa vie, soit dans le sol, soit sur le sol, surtout si l'on tient compte des captures accidentelles. On ne peut tout de même pas considérer ces insectes à l'égal de ceux dont toute la vie se déroule dans le sol. Or ce sont précisément ces derniers qui ont été méconnus par l'auteur autrichien sans doute parce qu'il n'est pas un spécialiste de Coléoptères.

Nous pensons donc que ces travaux de synthèse sur la faune du sol sont prématurés tant que des travaux d'analyse n'auront pas été faits, dans chaque groupe, par des spécialistes qualifiés.

Certains Coléoptères endogés ont été l'objet d'études récentes et approfondies dues au D^r JEANNEL (*Trechitae*, *Anillini*, *Amauropsini* et la plupart des *Pselaphidae* du sol) ou par nous-même (*Mayetia*, *Osoriitae* et *Phloeocharis* anophtalmes, *Octavius*, *Leptotyphlitae*). Tous ces travaux ont surtout porté sur la systématique et la biogéographie de ces Coléoptères.

C'est ainsi que nous avons reconnu que l'on confondait dans un même genre *Leptotyphlus* deux tribus absolument distinctes au point de vue morphologique. Ces deux tribus groupent quinze genres (dont un ou deux genres parthénogénétiques) et nous avons dénombré environ 200 espèces absolument distinctes par les caractères des organes copulateurs mâles et femelles. Plus de 150 de ces espèces étaient nouvelles pour la Science et nous sommes sûrs qu'on en trouvera beaucoup plus encore.

Ce travail de systématique préalable était *indispensable* car nous considérons qu'il est *impossible* de faire de l'écologie si cette écologie ne repose pas sur une systématique solide. Il arrive très souvent que deux genres voisins ou même deux espèces voisines ont une écologie toute différente. C'est le cas pour les genres *Leptotyphlus* Fauv. et *Entomoculia* Croiss. C'est également le cas par exemple pour *Trechus Aubryi* Coiff. et *T. latebricola* ssp. *pinguis* Kiessw. : la seule station connue du premier est au bord du névé permanent du cirque d'Anglade à Salau, Ariège. Cette station mesure seulement quelques dizaines de mètres carrés. En dépit de toutes nos recherches, nous n'avons pu trouver ce *Trechus* nulle part ailleurs dans la région. Par contre, à quelques centaines de mètres de cette station et à peine plus bas, on ren-

contre *T. latebricola* ssp. *pinguis* Kiessw. au bord du ruisseau venant du névé. Les deux espèces ne cohabitent jamais et n'entrent même pas en contact. Bien que voisines, elles ont une écologie toute différente : *T. Aubryi* est lié au névé, alors que *T. latebricola* ssp. *pinguis* est lié à l'humus froid et humide du bord du ruisseau. La séparation de ces deux espèces (qui d'ailleurs se ressemblent assez peu pour un œil exercé), permet de séparer leur écologie, ce que n'aurait pu faire un zoologiste non systématicien ou non spécialiste.

Dans les pages qui vont suivre nous étudierons le milieu endogé et les Coléoptères qui y vivent. Nous examinerons leurs adaptations et comparerons ces espèces à celles qui habitent des milieux où les conditions d'existence sont voisines. Enfin, nous nous efforcerons de tracer des esquisses biogéographiques en utilisant les connaissances encore très parcellaires que nous possédons quant à la répartition des Coléoptères endogés.

Si nous avons pu mener nos recherches au point qu'elles ont atteint aujourd'hui, c'est grâce au bienveillant intérêt ou à l'aide efficace que nous ont apporté de nombreuses personnes. Aussi c'est un agréable devoir pour nous que de remercier tous ceux dont l'aide ou les conseils nous ont été si précieux.

Nos remerciements iront tout d'abord à Monsieur le Professeur VANDEL, Membre de l'Institut, Directeur du Laboratoire Souterrain de Moulis, qui a bien voulu diriger nos recherches et faciliter par tous les moyens en son pouvoir nos investigations, aussi bien dans la région pyrénéenne que dans l'ensemble de la région méditerranéenne. Nous le remercions respectueusement non seulement pour cette aide matérielle, mais pour les judicieux conseils qu'il n'a cessé de nous donner, et aussi pour avoir accepté d'être le rapporteur et le Président de notre Jury de thèse.

Nos remerciements respectueux iront également à Monsieur le Professeur JEANNEL, Directeur honoraire du Muséum, qui a accepté d'être notre parrain au C.N.R.S. et qui nous a toujours généreusement fait profiter de son très vaste savoir tant en biogéographie, qu'en systématique et d'une façon générale en tout ce qui touche l'Entomologie.

Nous adressons également nos remerciements à MM. LEDOUX, Professeur et ANGELIER, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Toulouse, qui ont bien voulu faire partie de notre Jury de thèse; à M. MARGULIS, Professeur à la Faculté des Sciences et à l'École Nationale supérieure agronomique de Toulouse, dont l'aide efficace nous a permis de nous orienter au milieu des difficultés que la pédologie, science à laquelle nous n'étions guère préparé, présentait pour nous.

Nos remerciements iront encore à Monsieur le Professeur FRANZ de Vienne et à Monsieur BESUCHET du Musée de Lausanne, éminents spécialistes qui ont bien voulu se charger respectivement de l'étude des *Euconus* et des *Cephenium* que nous avons récoltés dans le sol.

Nous adressons un très amical remerciement à M. BOUILLON et à M^{lle} PUJOL, tous deux biologistes adjoints au Laboratoire souterrain de Moulis, pour l'aide continuelle et le grand dévouement dont ils n'ont cessé de faire preuve tout au long de nos recherches. Le premier sur le terrain, la seconde au Laboratoire, ils ont été pour nous des collaborateurs de tous les instants et ont toujours fait preuve d'un dévouement total. Sans leur aide, nous n'aurions pu mener nos recherches comme nous l'avons fait.

Nous devons aussi adresser nos remerciements aux Français que nous avons connus au Moyen Orient et dont l'aide nous fut si précieuse : M. DUBERTRET, géologue à Beyrouth, M. RENOARD, ingénieur des Pétroles, M. OLIVIER, ingénieur hydroélectricien, M. SERVAT, professeur de géologie à l'École nationale d'Agriculture de Montpellier.

Nous remercions également M. STRINATI de Genève qui fut un très agréable et très dévoué compagnon au cours de nos recherches en Turquie et dans le sud-est européen.

Toute notre gratitude va également à la Direction des Musées qui nous ont communiqué un matériel toujours précieux. En tout premier lieu il nous faut citer le Muséum de Paris. Notre reconnaissance respectueuse va à MM. SÉGUY, actuel Directeur, et CHOPARD, ancien Directeur du Laboratoire d'Entomologie du Muséum, pour l'amabilité avec laquelle ils ont mis à notre disposition les richesses de leurs cartons. Mais il nous faut aussi remercier la Direction des Musées suivants : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Musée municipal de la Ville de Trieste, Musée de la Ville de Genève, Société Entomologique d'Italie, Muséum des Sciences Naturelles de Lyon, Musée d'Histoire Naturelle de la Ville de Toulouse.

Nos remerciements iront encore à la masse de nos Collègues entomologistes de France ou de l'étranger qui ont consenti à nous communiquer leur matériel et nous ont encouragé par leurs lettres. Ce sont : MM. AUDRAS, BONADONA, CERRUTI, ESPANOL, FOURÈS, feu le D^r GRIDELLI, HERVÉ, HOFFMANN, JARRIGE, LANEYRIE, LEVASSEUR, D^r NORMAND, Général PERROT, SOLARI, D^r ZARIQUIEY. A tous ces collègues, pour la plupart entomologistes amateurs, comme à ceux que nous aurions pu oublier — la liste est longue — nous adressons nos très sincères et très cordiaux remerciements. Sans leur collaboration, notamment sans celle de MM. HERVÉ et BONADONA qui ont prospecté la si riche région des Alpes-Maritimes et du Var, notre travail eût été beaucoup moins complet.

Enfin nous exprimons toute notre gratitude à M. le Professeur PETIT et à M. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Directeur et Sous-Directeur du Laboratoire de Banyuls, qui ont bien voulu accepter de publier notre travail en supplément de la Revue *Vie et Milieu*.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

1. *Techniques de récolte des Arthropodes terrestres endogés* (p. 7).
- 2. *Méthodes de mesure dans l'étude du milieu* (p. 9). — A. *Mesure de la température* (p. 9) ; B. *Mesure de l'hygrométrie* (p. 10) ; C. *Mesure du pH* (p. 10). — 3. *Les analyses granulométriques des sols* (p. 10).

I. TECHNIQUES DE RÉCOLTE DES ARTHROPODES TERRESTRES ENDOGÉS.

Tous les procédés de récolte de la microfaune du sol reposent sur l'utilisation de son tropisme principal : lorsque le milieu se dessèche, la faune s'enfonce. C'est ce tropisme qui est utilisé dans les appareils de Berlèse et dans les appareils plus ou moins compliqués qui en sont dérivés.

Pour la récolte des endogés, nous avons utilisé le procédé indiqué par le D^r NORMAND et maintenant bien connu sous le nom de « lavage de terre » ou de « inondation artificielle ». La faune a ensuite été extraite à l'aide d'appareils de Berlèse simplifiés.

Les recherches sur la faune du sol ont, jusqu'à ce jour, porté essentiellement sur les Collembolés, les Acariens, et les Nématodes, groupes qui pullulent généralement, surtout dans la litière et l'humus, milieux où ils ont été particulièrement récoltés. Les chercheurs qui travaillent sur ces groupes se contentent de faire des prélèvements minimes, en général très inférieurs à un décimètre cube.

Mais les Coléoptères endogés sont infiniment moins abondants dans le sol que les Collembolés dans l'humus. Aussi avons-nous été amené à traiter des quantités beaucoup plus importantes pour avoir quelques chances de rencontrer ces insectes. Afin que nos résultats soient comparables entre eux, nous avons adopté, pour faire ces prélèvements, des seaux de toile de 8 décimètres cubes, du modèle bien connu des campeurs. Ces seaux ont l'avantage d'être légers et de se plier. Ils sont donc peu encombrants lorsqu'ils sont vides. Nous avons fait en général 8 ou 10 prélèvements de chacun 8 dm³ par sortie. Cette terre était ramenée au Laboratoire ou à la maison et lavée de la façon suivante :

Un seau de 8 dm³ de terre est versé dans une lessiveuse d'environ 50 litres dans laquelle on fait couler de l'eau jusqu'à 10 cm des bords. La terre est bien remuée avec un outil (houe) de telle sorte qu'elle entre autant que possible en *suspension* dans la masse liquide. Dès que l'on cesse d'agiter, toutes les parties minérales (et les Vers) tombent au fond, tandis que tous les débris ligneux et les Arthropodes (adultes et larves) flottent. Nous récoltons alors tout ce qui

surnage avec un tamis fait de toile à bluter en fil de cuivre (diamètre des mailles : 0,2 mm) montée sur un cercle de 20 cm de diamètre. La récolte est mise sur un chiffon de toile que l'on referme et qu'on lie pour empêcher toute évasion. Le tout est suspendu à l'ombre, dans un endroit frais pour que l'excès d'eau s'égoutte.

Les 8 dm³ de terre traités donnent en moyenne une poignée de débris, plus s'il y avait de l'humus, moins si le prélèvement a été fait en profondeur.

Au bout de 24 heures, l'excès d'eau étant bien égoutté, nous passons à la dernière partie de la récolte : l'extraction de la faune. Comme souvent nous traitons simultanément un grand nombre de prélèvements, les débris recueillis par lavage sont mis sur de simples tamis carrés de 25 cm de côté, faits avec de la toile métallique à maille de 1,5 à 2 mm (toile à garde manger), posés sur un cristalliseur, sur une assiette creuse, ou mieux, sur un entonnoir de verre au-dessous duquel est un large tube (fig. 1 et 2). Très souvent les débris contiennent de petites coquilles vides de Gastéropodes. Il convient d'écraser ces coquilles, car nous avons observé qu'un certain nombre d'Arthropodes les utilisent comme refuge et s'y laissent mourir plutôt que de sortir.

Les débris sont alors abandonnés dans un endroit non ou peu chauffé, à l'abri des rayons directs du soleil. Les insectes épigés sortent les premiers en se laissant tomber. Certains peuvent s'envoler, nous ne nous en sommes jamais inquiété car ce n'était point ces insectes que nous recherchions.

Après les épigés, apparaissent les endogés, d'abord ceux à cuticule mince : Collemboles, larves, Symphyles, Pauropodes, Diploures, puis ceux à cuticule épaisse : Coléoptères, Acariens. En tout dernier lieu, alors que les débris semblent totalement déshydratés, apparaissent les Oribates.

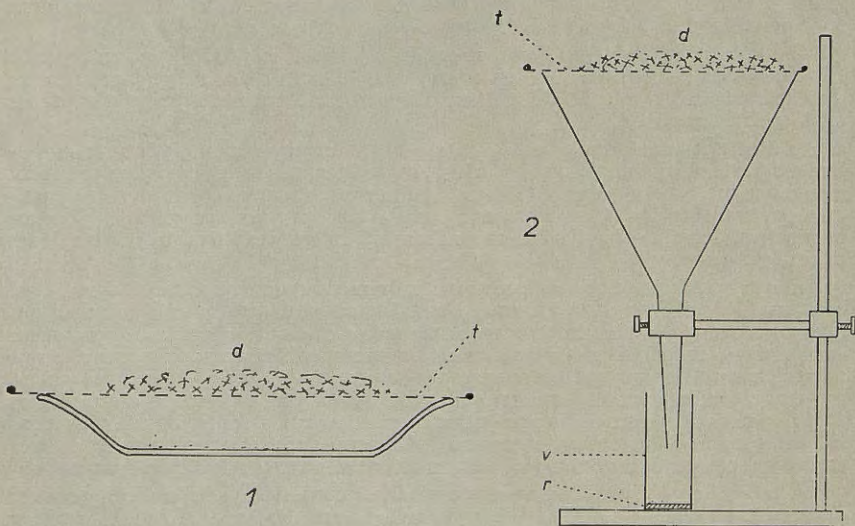


Fig. 1 et 2. — Schémas d'appareils simples pour l'extraction de la faune des débris recueillis par lavage de terre. — Fig. 1 : Tamis sur assiette. — Fig. 2 : Tamis sur entonnoir. — *d* : débris; *t* : tamis; *r* : rondelle de buvard humide permettant de conserver vivants les Arthropodes recueillis; *v* : tube de verre.

A l'intérieur du petit tas de débris, la faune se concentre d'abord dans la région centrale et aussi du côté opposé à la lumière. Lorsque les débris parviennent à complète dessiccation, on observe une descente massive de très petits Arthropodes (surtout Acariens et Coléoptères) dans la région centrale. Cette sortie massive indique que toute la faune est extraite.

Nous avons souvent examiné minutieusement sous le binoculaire les détritits après dessiccation. Nous n'y avons jamais trouvé qu'un nombre absolument infime d'Arthropodes morts accrochés (peut-être même s'agissait-il d'individus tués ou blessés au cours des manipulations). Ce nombre a toujours été inférieur à 5 % du nombre d'individus récoltés dans l'assiette. Même en tenant compte des exemplaires ayant échappé à notre examen il ne fait pas de doute que par notre procédé le nombre d'individus récoltés dépasse 90 %, peut-être même 95 % du total de ceux existant dans le prélèvement.

Il y a intérêt à ne pas chauffer, ou à ne chauffer que très faiblement, car si l'extraction se fait en chauffant les détritits ou en les exposant directement au soleil, la sortie est plus rapide, mais le nombre d'individus trouvés morts accrochés semble plus élevé.

Un procédé applicable en période de sécheresse pour faire d'abondantes récoltes d'endogés consiste à creuser un trou de 20 cm de diamètre et de 20 à 25 cm de profondeur dans un endroit jugé favorable. Ce trou est rempli d'eau. Si dans les jours suivants on recommence à y verser de l'eau deux ou trois fois, on peut être assuré quelques jours plus tard, que la terre humide, au fond et autour du trou, renferme de nombreux endogés. Toute la faune du voisinage immédiat s'est concentrée autour de ce point humide artificiel. Ce procédé, très fructueux pour les recherches qualitatives, est bien entendu inapplicable pour les recherches quantitatives : tous les résultats seraient faussés.

2. MÉTHODES DE MESURE DANS L'ÉTUDE DU MILIEU.

Toute une série d'appareils très ingénieux ont été créés par les écologistes ces dernières années, afin de faire des mesures de microclimats dans des milieux très divers. Beaucoup de ces instruments, extrêmement précis, sont lourds ou encombrants; beaucoup également exigent un appareillage électrique qui les rend très difficilement utilisables dans la nature. La plupart ont été mis au point pour faire des mesures au niveau du sol, d'autres pour des mesures dans les ruches, sous des écorces d'arbres morts, à l'intérieur d'une feuille, etc... Il est certain que la microclimatologie subit des variations importantes au niveau du sol. Mais nous ne voyons guère l'avantage qu'il y a (du point de vue écologique), lorsqu'on veut mesurer la température au niveau ou près du sol, à prendre de grandes précautions, comme l'ont fait certains expérimentateurs, pour éliminer les radiations des surfaces chauffantes proches, notamment du sol lui-même, au moins pendant les premières heures de la nuit. Tout au contraire, les animaux vivant à la surface du sol sont soumis à ces radiations et il nous semble anormal de vouloir les éliminer : l'écologie est l'étude des populations dans la nature, avec la multitude des facteurs auxquelles ces populations sont soumises.

A. *Mesure de la température.* — Nos mesures de température ont été faites, soit avec des thermomètres à mercure sensibles au dixième lorsqu'il s'agissait de mesures isolées, soit avec des thermomètres enregistreurs des Établissements JULES RICHARD du modèle habituellement employé en météorologie, ces thermomètres fonctionnant 15 jours. Nous ne pensons pas que ces derniers appareils, en dépit de leur volume, aient apporté dans le milieu endogé un trouble notable susceptible de fausser les résultats.

Nous les avons enfouis dans le sol à la profondeur désirée en protégeant les mécanismes avec de la toile métallique contre le contact direct de la terre. Mais nous avons toujours veillé à ce que le thermomètre soit le plus possible

au contact du sol en place. L'appareil ainsi disposé était recouvert de terre jusqu'au niveau normal du sol, cette terre était tassée, la couverture remise en place et l'ensemble abandonné deux semaines. Les enregistrements ont prouvé que très vite un équilibre thermique s'établit entre le sol et l'appareil et nous estimons que les températures enregistrées correspondent bien à celles du sol à la profondeur considérée. Le trouble apporté par la présence de notre thermomètre est le même que celui que pourrait créer un caillou ou un morceau de ferraille accidentellement enfoui dans la terre. D'ailleurs, le microclimat du sol est très stable, les variations de température y sont d'autant plus minimes qu'on s'enfonce davantage, aussi la perturbation que peut apporter un appareil, même assez volumineux, n'a rien de comparable avec celles qui pourraient exister si l'on s'adressait à un microclimat sujet à variations importantes.

B. *Mesure de l'hygrométrie.* — Toutes ces mesures ont été faites avec des hygromètres à cheveu. Nous avons employé les appareils enregistreurs des Établissements JULES RICHARD habituellement utilisés en météorologie et fonctionnant 15 jours sans remontage. Leur mise en place dans le sol s'est faite de façon identique à celle des thermomètres enregistreurs. Après chaque période de fonctionnement de 15 jours, les hygromètres, comme d'ailleurs les thermomètres, étaient entièrement nettoyés et leur réglage vérifié. Les considérations qui nous ont fait estimer exactes nos mesures de température dans le sol, s'appliquent de façon identique aux mesures d'hygrométrie : le degré hygrométrique du sol est tout aussi stable que son degré thermique.

Les mesures auxquelles nous avons procédé portent sur l'atmosphère du sol, non sur l'eau capillaire, et encore moins sur l'eau adsorbée par les micelles des colloïdes. Mais tous les animaux dont nous avons étudié l'écologie sont des animaux terrestres, donc intéressés par l'atmosphère du sol et incapables de survivre bien longtemps dans un milieu privé d'air, où ils ne pourraient respirer.

C. *Mesure du pH.* — Toutes nos mesures de pH ont été faites avec le pH mètre portatif de PONSELLE. Les échantillons du sol étaient mis en suspension dans de l'eau bidistillée de pH 6 et nous mesurons rapidement le pH de la suspension. Toutes ces mesures ont été faites directement sur le terrain. La précision de ces mesures est certainement très supérieure à celles faites avec les papiers sensibles.

3. LES ANALYSES GRANULOMÉTRIQUES DES SOLS

Les échantillons ont été obtenus en mélangeant les différents horizons du sol prélevés sur une profondeur de 30 à 40 cm. L'horizon A₀ constitué par la couche superficielle d'humus non décomposé a toujours été rejeté car nous ne la considérons pas comme faisant partie du sol, du point de vue de la faune endogée qui nous occupe.

Dans toutes nos analyses, la matière organique a été préalablement éliminée par l'eau oxygénée à chaud, mais on sait que ce procédé ne détruit que les colloïdes humiques, et non la matière organique incomplètement décomposée. C'était là une raison de plus pour nous faire soigneusement rejeter l'horizon A₀.

Après dispersion et rupture des agrégats, les trois premières catégories de particules dont le diamètre est supérieur à 0,2 mm ont été séparées par tamisages successifs sous un courant d'eau. Les trois dernières dont le diamètre est inférieur à 0,2 mm ont été séparées par sédimentation dans l'eau distillée et par décantations successives par siphonage.

PREMIÈRE PARTIE

LE MILIEU ENDOGÉ

CHAPITRE II

LE MILIEU ENDOGÉ ET LES MILIEUX VOISINS

1. *Division du domaine hypogé* (p. 11). — 2. *Étendue du domaine endogé* (p. 12). — 3. *Relations avec les milieux voisins* (p. 13). — 4. *Les pierres* (p. 13). — 5. *La mousse et l'humus* (p. 13). — 6. *Le milieu phréatique terrestre* (p. 14). — 7. *Le milieu cavernicole* (p. 15). — 8. *Le milieu phréatique* (p. 15). — 9. *Les microcavernes* (p. 16). — 10. *Conclusions* (p. 16).

I. DIVISION DU DOMAINE HYPOGÉ

On a coutume de donner le nom de domaine « *hypogé* », ou domaine *souterrain*, à l'habitat des espèces vivant au-dessous de la surface du sol. Ce domaine hypogé s'oppose au domaine « *épigé* », habitat des espèces vivant au-dessus de la surface du sol.

Le domaine hypogé se subdivise lui-même en plusieurs domaines moins vastes :

1^o Le domaine *cavernicole* constitué par les cavités accessibles à l'homme.

2^o Le domaine des fentes ou domaine *phréatique terrestre* (JEANNEL) constitué par les fentes où l'homme ne peut pénétrer. Il continue le domaine cavernicole et est certainement beaucoup plus étendu que lui dans les massifs calcaires.

3^o Le domaine endogé constitué par la partie superficielle du sol, partie où s'enfoncent les racines des végétaux.

4° Le domaine des *microcavernes*, terme que nous conserverons parce que admis depuis plus de 50 ans, mais impropre comme le faisait déjà remarquer RACOVITZA en 1907. Ce domaine comprend les terriers et nids établis au-dessous de la surface du sol, tant par des vertébrés que par des invertébrés. Il est caractérisé par l'existence d'un hôte principal ayant creusé ou aménagé son habitat, lequel est utilisé par d'autres animaux soit ectoparasites, soit simples commensaux. Les fourmilières et les termitières sont à rattacher à ce domaine des microcavernes.

En réalité la séparation de ces divers domaines est malaisée. S'il s'agit d'un affleurement absolument compact tel un banc d'argile homogène ou un bloc de granit non fissuré, il est bien évident qu'aucun être vivant ne pourra l'habiter faute d'espace matériel pour se loger. Tous les hypogés exigent des espaces libres pour vivre et se déplacer, et, le domaine des microcavernes mis à part, nous pouvons définir les divers domaines hypogés plus facilement par les dimensions de leurs espaces libres que de toute autre manière :

Le domaine cavernicole est celui où peut pénétrer l'homme, c'est-à-dire où la plus petite dimension des espaces libres est de l'ordre du demi-mètre.

Le domaine phréatique terrestre est celui où la plus petite dimension des espaces libres va du demi-mètre au demi-centimètre.

Le domaine endogé est celui où la plus petite dimension est inférieure au demi-centimètre. Il n'est peuplé que dans la partie superficielle de la couche terrestre, celle pénétrée par les racines des végétaux.

2. ÉTENDUE DU DOMAINE ENDOGÉ

C'est certainement l'un des plus vastes parmi tous les milieux qui s'offrent au peuplement des êtres vivants.

Son étendue en surface correspond en effet à l'étendue du domaine épigé diminuée des régions inondées (marécages, tourbières), des régions recouvertes par les glaces (glaciers polaires, glaciers de montagne) et des affleurements rocheux massifs.

Son étendue en profondeur est difficile à déterminer par observation directe, mais il semble bien que l'épaisseur peuplée corresponde à la zone de terrain pénétrée par les racines des végétaux. En effet, il nous est arrivé plusieurs fois dans des grottes à voûte peu épaisse traversée par des racines d'arbres, de trouver des endogés tombés sur le sol de la grotte. Très certainement ils avaient cheminé le long des racines et c'est en cherchant à s'enfoncer encore plus profondément qu'ils avaient atteint la grotte.

3. RELATIONS AVEC LES MILIEUX VOISINS

Le milieu endogé se trouve en relation directe avec les milieux voisins et, comme il arrive souvent, les limites sont parfois difficiles à tracer.

4. LES PIERRES

Sur un sol de terre nue, la limite entre le milieu endogé et le milieu épigé est nette.

Mais si la surface du sol présente des cailloux, la limite cesse immédiatement d'être nette à tel point que certains auteurs ont pu considérer comme appartenant à la faune du sol tous les Coléoptères (lapidicoles) rencontrés sous les pierres posées sur le sol. Nous ne pouvons les suivre.

Par contre, si l'on a affaire à un caillou profondément enfoncé dans un sol fissuré (terrain calcaire), la faune endogée se trouve très souvent rassemblée à la face inférieure de ce caillou. Il y a longtemps que les entomologistes connaissent cette faune de la « pierre enfoncée ». Or, tous les intermédiaires existent entre le caillou profondément enfoncé et le caillou posé sur le sol. La limite entre le domaine endogé et le domaine épigé est, dans ce cas, déjà difficile à établir.

L'observation permet de constater que ce sont toujours les animaux du domaine épigé qui pénètrent dans le domaine endogé, et jamais le contraire. Ceci tient à ce que les animaux épigés ont des exigences biologiques beaucoup moins strictes que les endogés, ils peuvent s'adapter aux conditions du milieu souterrain alors que la réciproque n'est pas vraie. Ce n'est d'ailleurs qu'un aspect particulier de la grande loi biologique qui veut que lorsqu'un organisme est engagé dans une orthogénèse, il ne peut revenir en arrière.

5. LA MOUSSE ET L'HUMUS

Si le sol porte des végétaux, notamment des arbres, on trouve à sa surface soit une couche d'humus recouverte de feuilles mortes et de litière, soit une couche d'humus recouverte de mousses. La démarcation entre la couche de litière et celle d'humus sous-jacente est toujours arbitraire puisque l'humus provient de la lente décomposition des débris végétaux. La limite entre l'humus et le sol n'est généralement guère plus nette.

C'est probablement cette absence de netteté dans les limites de milieux voisins qui a fait que des auteurs récents ont considéré comme appartenant à la faune du sol une foule d'animaux qui vivent dans des

habitats voisins. Le nombre d'espèces de Coléoptères ainsi réunies dépasse largement la centaine et il aurait sûrement pu être plus élevé. Presque tous sont des muscicoles ou des lapidicoles mais fort peu, ou pas du tout, appartiennent à ce que nous appelons des « édaphobies ». Ceci tient à coup sûr au fait que les recherches ont été effectuées à la surface du sol, notamment dans la litière et l'humus et non dans le sol même.

Les animaux vivant dans la litière, de même que les muscicoles, passent volontiers dans l'humus et dans le sol. Quant aux Coléoptères du sol, s'ils remontent quelquefois dans l'humus, le cas est toujours rare. Nous avons plusieurs fois récolté des *Leptotyphlus*, ou des *Phloeocharis* anophtalmes dans l'humus des forêts du versant nord des Pyrénées, mais toujours par exemplaires isolés, et alors que le milieu sous-jacent renfermait une riche faune d'édaphobies. Il semble bien qu'il s'agisse là d'exemplaires égarés. Les conditions de vie sont d'ailleurs sensiblement différentes dans le sol et l'humus. Si la température et l'hygrométrie sont comparables, sinon tout à fait identiques, il n'en est sans doute pas de même pour la teneur en CO² (plus forte dans l'humus que dans le sol) ni pour le pH (l'humus est plus acide que le sol sous-jacent). Mais nous n'avons jamais capturé un seul Coléoptère édaphobie dans les mousses ou dans les feuilles mortes en dépit des multiples prélèvements faits et dont la faune a été extraite avec des appareils de Berlèse grand modèle.

Les milieux épigé, muscicole, humicole, qui sont tous situés au-dessus du milieu endogé, ne reçoivent donc pas de faune provenant de ce milieu, ou seul le milieu humicole en reçoit, à titre tout à fait exceptionnel. Par contre la faune de ces divers milieux pénètre assez volontiers dans le sol.

Mais ce dernier est encore en contact avec les milieux situés au-dessous de lui : le milieu des fentes et fissures (auquel nous conserverons le nom donné par le D^r JEANNEL de milieu phréatique terrestre), le milieu cavernicole, et aussi le milieu phréatique.

6. LE MILIEU PHRÉATIQUE TERRESTRE

La surface de contact du milieu endogé avec le milieu phréatique terrestre est extrêmement vaste. Dans toutes les régions calcaires existent, on le sait, des fentes et des fissures dans lesquelles vit une faune, certes impossible à observer en place, mais que l'on connaît par les individus s'égarant dans le milieu cavernicole. Ce sont ces insectes erratiques tels que certains *Hydraphaenops* et certains *Aphaenops*. Il est bien évident que ces fentes existent jusqu'au voisinage de la surface du sol, puisqu'on en connaît même qui s'ouvrent à l'air libre. Ces fentes impé-

nétrables à l'homme et dont la largeur va environ du demi-mètre au demi-centimètre permettent une libre circulation de la faune. Encore bien moins qu'ailleurs, il n'existe de limite précise entre le domaine endogé et le domaine phréatique terrestre : les faunes de ces deux milieux peuvent communiquer librement entre elles, passant avec la plus grande facilité de l'un à l'autre. Ces milieux offrent certainement des conditions de vie très voisines, sauf dans le cas de fentes parcourues par des courants d'air, qui très probablement sont azoïques.

7. LE MILIEU CAVERNICOLE

Ce n'est qu'exceptionnellement et seulement en quelques points (entrées de grottes, grottes à plafonds minces) que le milieu endogé se trouve directement en contact avec le milieu cavernicole. Mais par l'intermédiaire du milieu phréatique terrestre, la faune cavernicole et la faune endogée peuvent venir en contact. C'est ainsi que nous avons pu capturer *Aphaenops Jeanneli*, sous des pierres enfoncées, en prairie, dans le massif des Arbailles (B.-Pyrénées). Or *A. Jeanneli* est un rare cavernicole, typique des grottes de la région. L'espèce vit sûrement dans le milieu phréatique terrestre d'où elle gagne aussi bien le milieu cavernicole que le milieu endogé.

8. LE MILIEU PHRÉATIQUE

Le milieu endogé est encore en contact avec le milieu phréatique. Ceci est vrai partout où ce milieu phréatique se rapproche de la surface du sol, notamment au voisinage des sources. Si la faune terrestre du milieu endogé ne semble guère pouvoir pénétrer dans le milieu phréatique, il en va tout autrement de certains aquatiques qui, eux, gagnent le milieu endogé. C'est ainsi que nous avons plusieurs fois rencontré des *Niphargus* sous des pierres enfoncées au voisinage des sources, notamment dans la forêt des Arbailles (B.-Pyrénées) et dans la forêt de Riverenert (Ariège). Le sol était certes humide, mais nullement inondé.

Postérieurement à ces observations, nous avons trouvé des *Niphargus* en logette dans des mottes d'argile, au bord de la rivière souterraine de la grotte de l'Église à Bas Nistos. R. GINET a, par ailleurs, obtenu expérimentalement au Laboratoire de Moulis la mise en logette de *Niphargus*. Dans la grotte de Juzet d'Izaut nous avons observé plusieurs fois hors de l'eau, à une certaine distance du ruisseau souterrain, des *Niphargus* errant au milieu des graviers. Il est donc prouvé que les *Niphargus* peuvent parfaitement vivre un temps assez long hors de leur

élément, en des milieux où l'atmosphère est toutefois saturée de vapeur d'eau. Peut-être même ce séjour en logette correspond-il à une phase normale de la vie du *Niphargus*.

Il est vraisemblable que les exemplaires trouvés sous des pierres enfoncées étaient en logette, lesquelles nous sont passées inaperçues, car nous ignorions à l'époque cette particularité de l'écologie des *Niphargus*.

9. LES MICROCAVERNES

Les microcavernes constituent un milieu très spécial dont la caractéristique dominante est l'existence d'un hôte principal ayant creusé ou aménagé la microcaverne. La faune des microcavernes est constituée par des pholéophiles (myrmécophiles et termitophiles dans le cas des fourmilières et des termitières).

Les pholéophiles peuvent parfois se rencontrer dans le milieu cavernicole (*Leptinus testaceus* Müll., *Catops*, *Choleva*), soit qu'ils y pénètrent à la suite de leur hôte (*Leptinus*), soit parce qu'ils viennent s'y reproduire (*Choleva*). Mais nous n'avons jamais observé de mélange, ni dans un sens, ni dans l'autre, entre la faune endogée et celle des terriers.

Les myrmécophiles, par contre, lorsqu'il s'agit d'espèces peu spécialisées, se rencontrent assez fréquemment dans le sol au voisinage des fourmilières. De même certains endogés semblent rechercher le voisinage des fourmis, sans doute parce qu'ils y trouvent des conditions alimentaires plus favorables. Nous reviendrons plus longuement au chapitre VIII sur les rapports entre les Coléoptères endogés, les Coléoptères myrmécophiles et les Coléoptères pholéophiles.

10. CONCLUSION

En somme les contacts entre le milieu endogé et les milieux voisins peuvent se résumer dans le tableau ci-après. Les flèches en trait plein marquent les passages habituels d'un milieu dans un autre et celles en trait pointillé marquent les passages accidentels.

MILIEUX

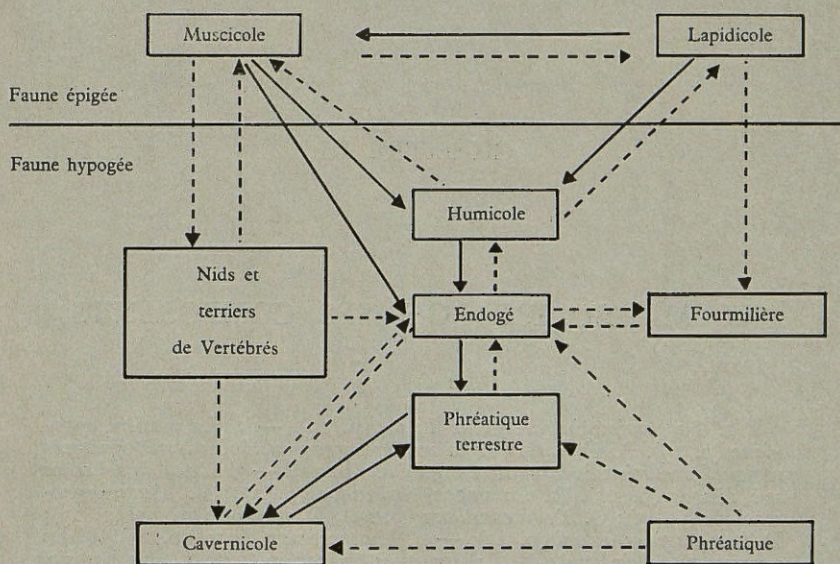


Schéma des rapports entre les faunules des milieux voisins, épigés et endogés.

Les flèches en trait plein marquent les passages habituels des habitants d'un milieu dans un autre, celles en trait pointillé marquent les passages accidentels.

CHAPITRE III

LE MILIEU ENDOGÉ, SES COMPOSANTS

1. *La partie minérale solide du sol* (p. 19). — 2. *La matière organique* (p. 19). A. *Évolution de la matière organique* (p. 19); B. *Facteurs réglant l'évolution de la matière organique* (p. 22). — 3. *L'eau du sol et les sels dissous* (p. 23). A. *La nappe phréatique* (p. 23); B. *L'eau hygroscopique* (p. 23); C. *L'eau capillaire* (p. 23); D. *L'eau de gravité* (p. 23); E. *Les solutions du sol* (p. 23). — 4. *L'atmosphère du sol* (p. 23). A. *La texture du sol* (p. 24); B. *La structure du sol* (p. 24); C. *La porosité* (p. 24); D. *L'atmosphère du sol* (p. 24).

Le milieu endogé est constitué par le sol et la région du sous-sol pénétrée par les racines des végétaux.

Le sol a été défini comme un corps créé par la rencontre du monde minéral et du monde vivant. Le sous-sol diffère du sol en ce que les couches géologiques n'ont pas subi l'action du climat et en ce que la matière organique y est moins abondante et moins dispersée, celle qu'on y rencontre provenant à peu près exclusivement de la décomposition des racines qui s'y sont développées.

Les constituants du sol sont :

— La partie minérale solide formée des particules allant des pierres aux colloïdes d'argile;

— La matière organique provenant de la décomposition des débris végétaux et animaux;

— L'eau contenant en dissolution des sels divers;

— Une atmosphère gazeuse qui diffère plus ou moins de l'atmosphère libre.

Exceptionnellement un ou plusieurs des trois derniers constituants peuvent manquer dans un sol.

I. LA PARTIE MINÉRALE SOLIDE DU SOL

Elle est formée de minéraux provenant essentiellement de la décomposition de la partie supérieure du sous-sol, la « roche-mère » des pédo-logues. Cette décomposition sous l'action des facteurs climatiques et des êtres vivants, végétaux et animaux, a donné des particules de toute taille. Mais pour un animal déterminé vivant dans le sol, il n'y a au fond que deux catégories de particules : celles qui laissent entre elles des interstices permettant à l'animal de circuler et celles dont la taille est telle qu'elles obstruent tous les interstices par où l'animal pourrait passer. Toutefois, il arrive que dans certaines circonstances, les particules de très petit diamètre telles que les argiles, flocculent et forment des agrégats ou des grumeaux permettant une libre circulation de l'air, de l'eau et même des animaux qui n'eût pas été possible si ces mêmes argiles étaient restées à l'état de colloïdes dispersés. C'est notamment ce qui se produit quand le sol est calcaire. Les ions Ca^{++} provoquent alors la floculation des particules colloïdales d'humus et d'argile, lesquelles entrent alors dans la composition de grumeaux très stables résistant même à l'action de l'eau. C'est certainement l'une des raisons pour lesquelles on rencontre toujours une riche faune endogée dans les terrains argilo-calcaires.

Nous avons procédé à l'analyse granulométrique d'un certain nombre de sols de divers types. Cette analyse est résumée dans le tableau ci-après où nous avons classé les diverses particules en 6 catégories, d'après la nomenclature internationale généralement adoptée.

- a) Les pierres de diamètre égal ou supérieur à 20 mm;
- b) Les graviers de diamètre compris entre 20 et 2 mm;
- c) Les sables grossiers de diamètre compris entre 2 et 0,2 mm;
- d) Les sables fins de diamètre compris entre 0,2 et 0,02 mm;
- e) Les limons de diamètre compris entre 0,02 et 2 μ ;
- f) Les argiles de diamètre inférieur à 2 μ .

Dans le tableau I ci-dessous, les sols ont été classés dans l'ordre décroissant de leur teneur en éléments fins (limons + argiles).

2. LA MATIÈRE ORGANIQUE

A) *Évolution de la matière organique.* — Lorsque les débris végétaux tombent sur le sol, ils se décomposent plus ou moins rapidement. Au cours d'un premier stade a lieu l'*humification*. Les débris à structure cellulaire se transforment en humus colloïdal. Si cet humus colloïdal se trouve en présence d'argile, les deux colloïdes tous deux électro-négatifs, forment un complexe.

I. — ANALYSE GRANULOMÉTRIQUE DE DIFFÉRENTS TYPES DE SOLS

Station n° (1)	Type de sol	Roche mère	Pourcentage des diverses particules						Total des éléments fins (e+f)
			a	b	c	d	e	f	
30	Sol brun forestier	Calcaire	4	19	25	11	19	22	41
62	Sol brun forestier	Mollasse	2	11	17	30	12	28	40
47	Sol brun forestier	Terra Rossa	5	17	23	17	22	16	38
78	Sol rouge	Terra Rossa	6	20	21	17	13	23	36
37	Rendzine dégradée	Calcaire	10	21	14	19	12	24	36
70	Rendzine	Calcaire	10	20	15	22	17	16	33
22	Sol brun forestier	Alluv. anciennes	8	22	15	29	9	17	26
33	Sol humifère de montagne	Éboulis de pente	28	18	20	12	15	7	22
65	Sol brun cultivé	Mollasse	2	18	20	39	10	11	21
77	Podzol	Schistes	1	9	57	26	5	2	7

(1) Voir chapitre VI ci-après : « Lieux et caractéristiques des biotopes ».

En présence de calcaire, l'humus est très rapidement floclé ainsi que l'argile et il se forme des grumeaux très stables, résistant à l'action de l'eau. On a alors un sol perméable dans lequel les eaux de pluie s'infiltrent bien. Par contre, si le calcaire est absent, les complexes argilo-humiques restent à l'état dispersé. On a alors un sol imperméable.

Au cours du second stade a lieu la *minéralisation*. L'humus colloïdal se décompose en substances minérales et en substances gazeuses. Il y a libération de gaz carbonique et d'ammoniaque qui, à son tour, entre dans les composés nitriques.

Dans les forêts de hêtres du versant nord des Pyrénées on peut observer très facilement la transformation des débris végétaux tombés sur le sol. Dans ces forêts, la minéralisation de la matière organique est très lente en raison des conditions météorologiques (forte pluviosité, température moyenne peu élevée) en même temps que les débris organiques sont très abondants.

Notre station 25 (voir chapitre VI) du col des Ares présentait en juillet la coupe suivante (fig. 3) :

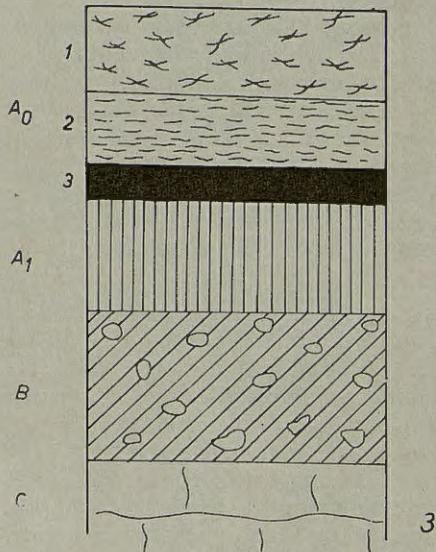


Fig. 3. — Coupe d'un sol forestier sur roche mère calcaire en futaie de hêtres avec litière abondante (Station 25 du col des Ares, Haute-Garonne).

	1) litière de feuilles	10 cm
	2) couche de fermentation à forte activité microbienne	10 cm
Horizon A ₀	3) couche noire formée d'humus colloïdal (plus de trace de structure cellulaire)	5 cm
Horizon A ₁	couche brun-noir à structure granuleuse formée d'éléments minéraux et d'humus colloïdal	15 cm
Horizon B	couche brun-rouge compacte mélangée de cailloux calcaires	20 cm
Horizon C	Roche-mère calcaire.	

Il s'agit là d'un cas extrême où la matière organique est particulièrement abondante et la minéralisation de l'humus particulièrement lente. Dans beaucoup de sols, l'horizon A₀ ici très important devient pratiquement inexistant.

B) *Facteurs réglant l'évolution de la matière organique.* — Ces facteurs sont de deux sortes : ceux tenant à la nature même de la matière organique et ceux tenant au milieu.

Les débris riches en cellulose et pauvres en lignine (plantes molles) se décomposent très rapidement, tandis que les débris fortement lignifiés (racines d'arbres) ne se décomposent que très lentement. Ces débris lignifiés enfouis dans le sol sont recherchés par toute une série d'Arthropodes, notamment des Acariens, des Collemboles et des Coléoptères édaphophiles et édaphobies. Parmi ces derniers les genres *Phloeocharis*, *Aglenus*, *Langelandia*, *Anommatus* et *Abromus* se rencontrent régulièrement au voisinage ou dans les débris ligneux du sol.

On peut distinguer trois types d'humus : l'humus de pelouse qui est neutre et se décompose très rapidement si les conditions du milieu sont favorables; l'humus de forêt feuillue qui est légèrement acide (pH de 5 à 6) et se décompose assez rapidement si les conditions du milieu sont favorables; l'humus de résineux ou de lande à bruyère qui est toujours très acide (pH de 4 à 5). Il se décompose toujours très lentement et de ce fait présente généralement des horizons A₀ épais.

Le climat accélère ou ralentit la transformation de l'humus. Il y a une température optima (de l'ordre de 35°) et une humidité optima auxquelles l'humus est très rapidement transformé. Ces conditions ne se trouvent réunies que dans les régions tropicales. Par contre, en montagne, le climat froid ralentit considérablement la transformation de l'humus et provoque la formation des sols alpins humiques.

La nature du sol selon qu'il contient ou non des ions Ca⁺⁺ influe également sur l'évolution de la matière organique. En l'absence de calcaire, les acides humiques qui se forment pendant l'humification ne sont pas saturés. Il y a donc acidification du sol ce qui ralentit la transformation de l'humus, et donne un podzol si le climat est quelque peu humide. S'il y a excès d'ions Ca⁺⁺ l'humus est énergiquement floclé et la minéralisation ne peut avoir lieu, ou, tout au moins, se trouve considérablement ralentie. C'est ce qui se passe dans les rendzines.

Les sols les plus favorables à une transformation rapide de l'humus sont ceux qui ont un pH compris entre 6 et 7. C'est là le pH habituel des sols bruns forestiers.

L'aération du sol est également nécessaire à une humification rapide car ce sont des bactéries aérobies qui transforment l'humus. Si l'aération est insuffisante, notamment si le sol est saturé d'eau, ce sont des bactéries anaérobies qui agissent. La transformation de la matière organique est alors beaucoup plus lente, la lignine n'est pas attaquée et s'accumule, et le sol devient tourbeux.

3. L'EAU DU SOL ET LES SELS DISSOUS

A) *La nappe phréatique.* — C'est la nappe d'eau située dans une zone plus ou moins profonde du sol où tous les pores sont remplis d'eau. La profondeur à laquelle se situe la nappe phréatique peut varier pour un lieu déterminé. Elle est en rapport avec les phénomènes climatiques (pluies, fonte des neiges). Des nappes phréatiques temporaires peuvent se former au contact d'un banc de moindre perméabilité. Au-dessus de la nappe phréatique, l'eau se trouve en diverses conditions.

B) *L'eau hygroscopique.* — Elle forme une très mince pellicule autour des particules du sol. Elle est retenue très énergiquement par adsorption et n'est susceptible d'aucun mouvement dans le sol. Cette eau ne peut être absorbée par les racines des plantes. Comme elle forme une pellicule d'épaisseur sensiblement constante, sa quantité dans le sol est d'autant plus grande que la surface des particules est elle-même plus grande, c'est-à-dire que les particules sont plus fines. Elle existe donc en beaucoup plus grande quantité dans les sols riches en argile et en limon que dans les sols sableux. L'eau adsorbée ne semble présenter aucun intérêt pour la faune endogée.

C) *L'eau capillaire.* — Elle est retenue par la tension superficielle dans le réseau capillaire du sol. Cette eau peut être absorbée par les racines des plantes. Elle est susceptible de mouvements dans le sol, mouvements descendants consécutifs aux pluies et qui dépendent de la perméabilité du sol; mouvements ascendants qui dépendent de la pression osmotique au voisinage de la surface ou des variations de la tension superficielle. Les mouvements ascendants sont toujours limités et ne peuvent se produire que lorsqu'il existe un plan d'eau à faible profondeur (de l'ordre de 35 cm pour les sables et de un mètre pour les limons argileux).

D) *L'eau de gravité.* — Elle remplit les pores les plus gros mais n'est pas retenue par la tension superficielle. Cette eau s'infiltré dans le sol par gravité et va alimenter la nappe phréatique.

E) *Les solutions du sol.* — L'eau capillaire et l'eau de gravité se trouvent en contact avec divers sels faisant partie de la phase solide du sol. Ces sels sont partiellement dissous par l'eau, mais toujours en très petite quantité. Il en résulte que, très dilués, ils sont toujours entièrement dissociés dans les solutions du sol. Les principaux sels que l'on peut ainsi rencontrer à l'état d'ions dans ces solutions sont les bicarbonates, sulfates, chlorures, nitrates, phosphates et silicates de calcium, magnésium, potassium, sodium et fer.

4. L'ATMOSPHÈRE DU SOL

La capacité d'un sol en air et aussi en eau dépend de sa texture et aussi de sa structure, lesquelles conditionnent sa porosité.

A) *La texture du sol.* — Elle est donnée par la proportion des éléments du sol classés par grosseur (granulométrie). D'après la texture, on distingue notamment des sols sableux (moins de 15 % d'argile et limon), des sols argileux (plus de 30 % d'argile), des sols humifères (plus de 10 % d'humus), des sols calcaires (plus de 5 % de calcaire) et toute une série d'intermédiaires : sols argilo-limoneux, argilo-calcaires, argilo-humifères, sables limoneux, sables calcaires, limons, etc...

B) *La structure du sol.* — Elle est donnée par l'état des colloïdes du sol qui peuvent être soit dispersés, soit floculés à l'état d'agrégats ou de grumeaux. Si les colloïdes sont dispersés et abondants, le sol est compact (terrains argileux). Si au contraire les colloïdes sont floculés, le sol présente une atmosphère et de l'eau capillaire.

C) *La porosité.* — C'est le volume (en %) des vides du sol, ces vides étant remplis par l'air ou par l'eau. La porosité dépend de la texture, mais beaucoup plus encore de la structure du sol. Elle est d'autant plus élevée que le sol présente plus d'agrégats ou de grumeaux. Elle peut atteindre 75 % dans les sols ayant une structure granuleuse parfaite. Dans les sols courants, elle est de 40 à 60 % tandis que dans les sols compacts elle peut descendre à moins de 35 %. Ceci explique que la faune soit toujours bien plus abondante dans les sols granuleux que dans les sols compacts.

D) *L'atmosphère du sol.* — Les pores du sol sont remplis d'air et d'eau. La porosité est donc égale à la capacité en air plus la capacité en eau. Il est bien évident que la capacité en eau comprenant l'eau capillaire et l'eau de gravité varie constamment en fonction de la pluviosité, de la température et de l'absorption par les végétaux. Il s'en suit que la capacité en air varie en sens contraire.

Un sol à pores très ténus (sol argileux), peut avoir une porosité très élevée en même temps qu'il a généralement une capacité en air très réduite (5 à 10 % et même moins). Dans ce cas les pores sont presque entièrement remplis par l'eau capillaire d'autant plus énergiquement retenue par la tension superficielle que les pores sont plus fins.

Au contraire, dans les sols pauvres en colloïdes ou à colloïdes floculés en grumeaux, les pores sont de grande dimension, l'eau de gravité descend rapidement vers la nappe phréatique tandis qu'une faible quantité est retenue par capillarité. La capacité en air de ces sols est élevée.

La composition de l'atmosphère du sol sera examinée dans le chapitre suivant traitant des « conditions d'existence dans le milieu endogé ».

CHAPITRE IV

LES CONDITIONS D'EXISTENCE DANS LE MILIEU ENDOGÉ

1. *La température du sol* (p. 25). A. *Rythme journalier* (p. 25); B. *Rythme saisonnier* (p. 28). — 2. *L'atmosphère du sol* (p. 28). A. *La teneur en vapeur d'eau* (p. 28); B. *La teneur en CO²* (p. 29); C. *Les mouvements de l'atmosphère* (p. 30). — 3. *Le pH* (p. 30). — 4. *La lumière* (p. 30). — 5. *Les ressources alimentaires* (p. 31).

I. LA TEMPÉRATURE DU SOL

Elle est soumise, dans ses grandes lignes, à un rythme journalier et à un rythme saisonnier. Mais des variations en liaison avec les phénomènes météorologiques se produisent en dehors de ces deux rythmes.

A) *Rythme journalier*. — Si l'on mesure la température à la surface du sol et à des profondeurs croissantes, on trouve des valeurs nettement différentes.

Les graphiques ci-dessous (fig. 4 à 8) reproduisent quelques mesures que nous avons fait.

De l'examen de ces graphiques corroboré par diverses autres observations, on peut tirer les conclusions suivantes relatives à la température du sol.

1° Par temps ensoleillé la température est plus élevée à la surface du sol qu'à 1,50 m au-dessus de cette surface. Elle est plus élevée à la surface du sol nu qu'à la surface d'un sol portant une pelouse (fig. 4). Dans le cas d'un sol nu de couleur claire (fig. 4 et 5) la surface du sol est fortement surchauffée.

2° Au fur et à mesure que l'on s'enfonce en profondeur, les écarts de température diminuent rapidement d'amplitude et il y a un retard dans le temps pour les températures maxima. Ce retard est plus important dans un sol humide (fig. 7) que dans un sol sec (fig. 4 et 5).

3° Un sol humide est moins chaud qu'un sol sec; les écarts de température pour une profondeur donnée y sont moindres que dans un sol sec (fig. 6 et 7).

4° L'évaporation consécutive à une pluie provoque un abaissement de température dans les couches superficielles du sol (fig. 8).

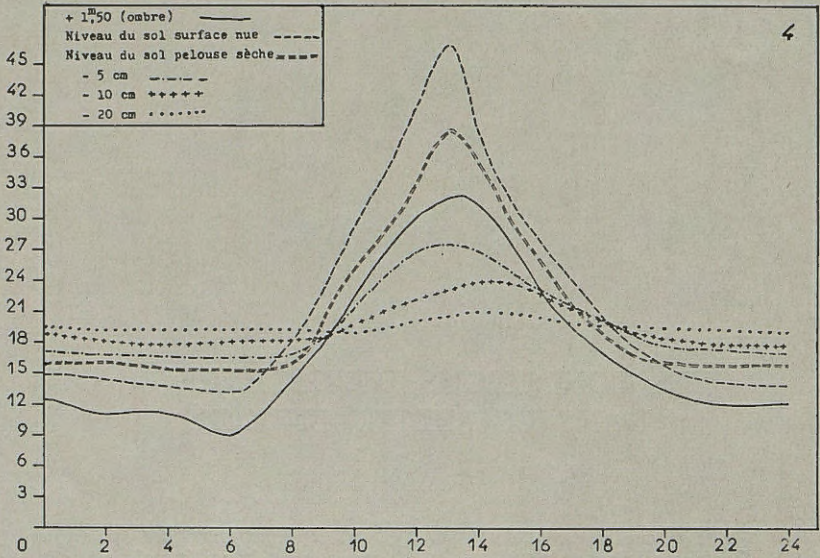


Fig. 4. — Variations journalières de température dans un sol de rendzine. Versant sud des Pyrénées occidentales, terrain découvert, alt. 450 m, voisinage de la station 17. Août, ciel sans nuages.

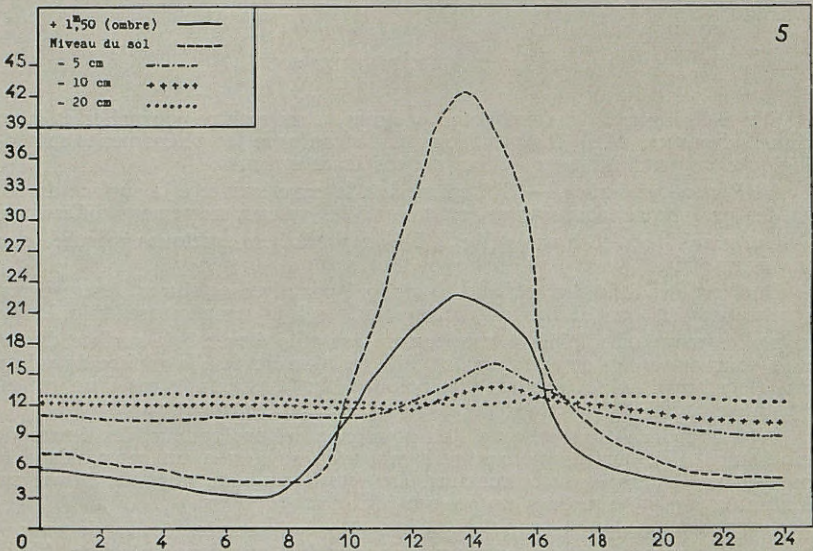


Fig. 5. — Variations journalières de température d'une arène couverte de pelouse sèche. Versant sud des Pyrénées centrales; alt. 2 200 m, Envalira (Andorre). Juillet, journée ensoleillée jusqu'à 16 heures.

5° Si le sol porte un écran tel que mousses, pelouse dense, litière épaisse de plusieurs centimètres, les écarts de température dans le sol sont très faibles (fig. 8). Dans tous les cas que nous avons étudiés, nous avons toujours trouvé à une profondeur comprise entre 15 et 25 cm selon la couverture du sol, des horizons dont les écarts thermiques journaliers étaient au maximum de l'ordre de un à deux degrés centigrades.

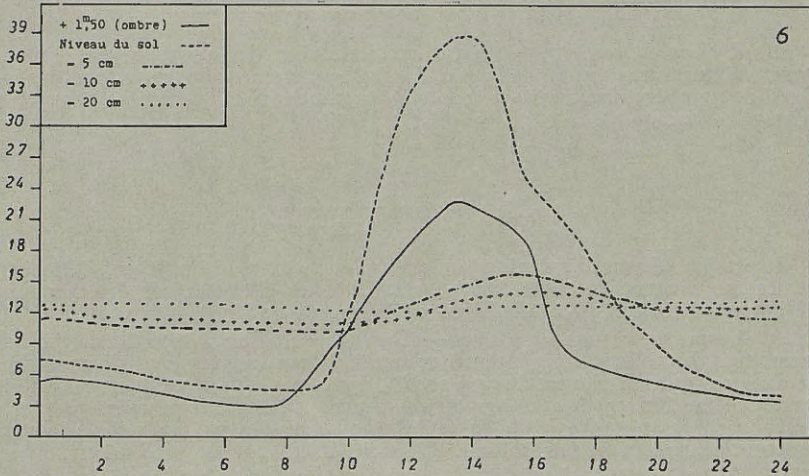


Fig. 6. — Variations journalières de température d'un sol humique de montagne, clairière sèche en forêt de pins à crochet. Versant sud des Pyrénées centrales, alt. 2 200 m, Envalira (Andorre). Juillet, journée ensoleillée jusqu'à 16 heures.

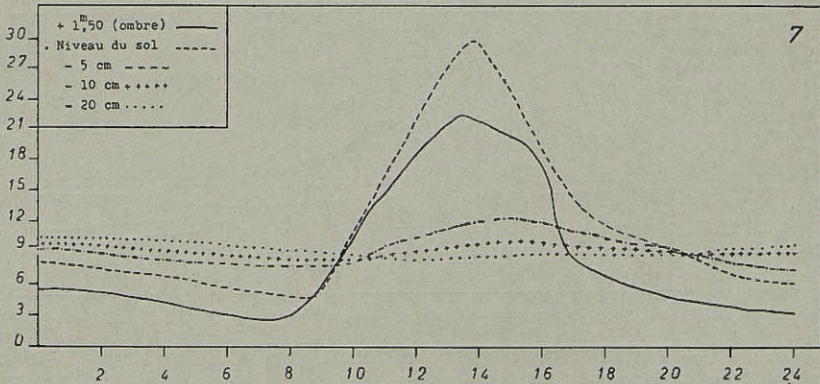


Fig. 7. — Variations journalières de température d'un sol humique de montagne, prairie humide. Versant sud des Pyrénées centrales, alt. 2 200 m. Envalira (Andorre). Juillet, journée ensoleillée jusqu'à 16 heures.

- 6° La température à cette profondeur est liée essentiellement :
- à l'altitude,
 - à la durée de l'ensoleillement journalier qui elle-même dépend :
 - de la latitude,
 - de la couverture végétale (forêt, prairie, sol nu),
 - de l'exposition (versant nord, versant sud),
 - de la nébulosité locale.

B) *Rythme saisonnier.* — Au rythme journalier des variations de température s'ajoute un rythme saisonnier. La figure 9 montre les variations saisonnières de température dans un sol à la profondeur de 30 cm (sol argileux ombragé à Toulouse).

2. L'ATMOSPHÈRE DU SOL

Il est intéressant d'examiner sa teneur en vapeur d'eau et en CO_2 ainsi que les mouvements de l'air dans le sol. C'est en effet par ces divers points que l'atmosphère du sol se distingue de l'atmosphère libre.

A) *La teneur en vapeur d'eau.* — Dans le sol, l'hygrométrie est généralement très forte. Les enregistrements auxquels nous avons procédé montrent que dans nos régions elle est de 95 à 100 % dans tous les sols pendant la période d'automne ou d'hiver. A cette époque de l'année le degré hygrométrique varie beaucoup moins au niveau du sol qu'à 1,50 m au-dessus, mais il varie tout de même sensiblement sur sol nu. A partir de 10 cm de profondeur, il est pratiquement constant et de 100 %.

Il existe un lien entre l'échauffement du sol et sa teneur en eau. Nous avons dit que les sols secs sont plus chauds que les sols humides. Ceci tient sans aucun doute à ce que la chaleur spécifique de l'eau est plus élevée que celle de l'air et à ce que l'eau superficielle qui s'évapore absorbe une importante quantité de chaleur.

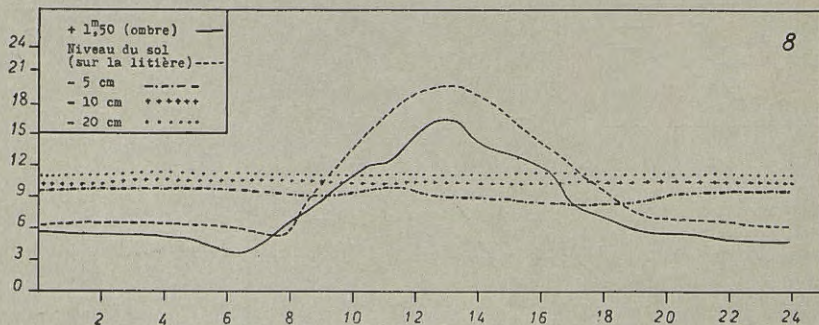


Fig. 8. — Variations journalières de température d'un sol brun forestier. Versant sud des Pyrénées occidentales, forêt de hêtres, avec litière de 7 à 8 cm, alt. 900 m, au voisinage de la station 13. Août, journée ensoleillée avec quelques passages de nuages surtout l'après-midi. L'évaporation consécutive à une pluie de la veille détermine un abaissement diurne de la température dans les couches superficielles du sol.

Les divers groupes d'animaux représentés dans la faune endogée n'ont pas tous les mêmes exigences quant à la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère où ils vivent. En effet, comme nous l'avons déjà signalé, les formes non ou faiblement chitinisées sont celles qui apparaissent les premières dans les appareils de Berlèse, dès que les débris commencent à sécher : larves, Collemboles, Symphiles, Pauropodes. Celles fortement chitinisées apparaissent plus tard : Coléoptères, Acariens. Certains Oribates du sol ne quittent les débris que lorsqu'ils sont complètement secs.

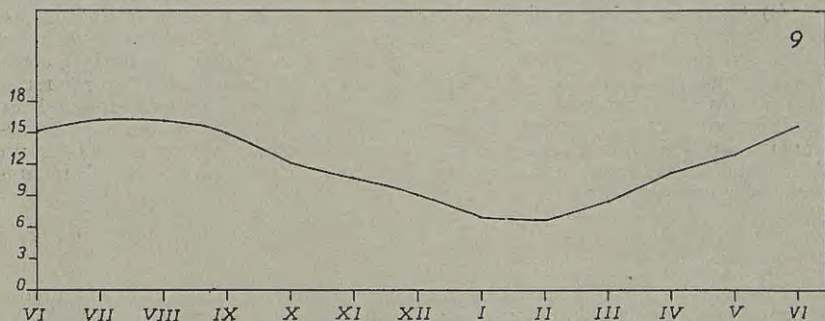


Fig. 9. — Variations saisonnières de température à la profondeur de 30 cm dans un sol argileux sous ombrage à Toulouse.

Des espèces peuvent survivre au moins un certain temps, dans une atmosphère dont la teneur en vapeur d'eau est inférieure à 50 %. D'après DELAMARE DEBOUTTEVILLE, les Collemboles ne sont dans de bonnes conditions de vie qu'au-dessus de 90 % d'humidité. En ce qui concerne les Coléoptères édaphobies, il semble bien qu'ils aient des exigences à peu près du même ordre. Dès que le degré hygrométrique des horizons superficiels du sol s'abaisse, toute la faune endogée disparaît en s'enfonçant dans les horizons profonds, là où l'atmosphère est à un degré hygrométrique élevé.

La pauvreté de la faune édaphobie sur le versant sud des Pyrénées et d'une façon générale, sur toutes les pentes dénudées exposées au midi de la région méditerranéenne, tient sûrement au fait qu'en été, les sols de ces pentes se dessèchent profondément et que les animaux édaphobies ne peuvent survivre. (Nous avons observé en septembre, dans les Pyrénées orientales espagnoles, sur pente dénudée, un sol absolument sec sur un mètre cinquante de profondeur). Seules certaines espèces doivent se conserver à l'état d'œuf, ce qui explique qu'à la fin de l'hiver et au printemps on trouve quand même quelques animaux dans ces sols, surtout des Collemboles et des Acariens.

Par contre, sur le versant nord des Pyrénées, les sols ne se dessèchent jamais bien profondément et la faune édaphobie peut toujours trouver des horizons humides en faisant de courtes migrations verticales. Toutes les espèces édaphobies, sauf peut-être certains Oribates, sont beaucoup plus sténhygrobie que sténothermes.

B) *La teneur en CO²*. — L'atmosphère du sol a une teneur en CO² plus élevée que celle de l'atmosphère libre. Parfois aussi elle contient de l'ammoniaque. La quantité de CO² dans un même sol varie suivant la saison : elle est plus élevée en été qu'en hiver. Elle varie aussi notablement d'un sol à l'autre.

Il a été prouvé que les animaux qui s'enfoncent le plus profondément sont ceux qui ont une grande résistance au CO² et de faibles exigences en oxygène (larves d'Élatérides et de *Melolontha*).

Il semble que la faune édaphobie soit assez peu sensible à la teneur de l'atmosphère du sol en CO² ou en ammoniacque. D'ailleurs beaucoup d'insectes autres que ceux du sol, semblent montrer la même indifférence vis-à-vis de ces gaz. Tels sont les guanobies et, d'une manière générale, tous les animaux vivant dans les fumiers et les matières en putréfaction. JEANNEL a également signalé le cas de cavernicoles troglobies du sud du Massif Central qui, dans certaines grottes à gaz carbonique, vivent indifféremment dans les régions où l'atmosphère est normale et dans d'autres où elle contient une forte proportion de CO².

C) *Les mouvements de l'atmosphère.* — Ils sont pratiquement nuls. Il est bien certain que n'existe dans le sol aucun déplacement d'air comparable aux courants d'air, même les plus faibles, que l'on observe dans certaines grottes. Des échanges se font néanmoins entre le sol et l'atmosphère libre : lorsque les pores du sol s'emplissent d'eau, l'air en est chassé et il revient lorsque l'eau s'enfonce par gravité, est absorbée par les plantes ou s'évapore. Ces déplacements sont lents, ils sont imperceptibles pour la faune en tant que « courants d'air », mais ils permettent un renouvellement de l'atmosphère du sol, notamment l'élimination du gaz carbonique.

3. LE pH

Nous avons mesuré le pH de nombreuses stations. Les résultats obtenus seront exposés pour chaque type de sol au chapitre suivant.

D'une façon générale, les sols à pH acide inférieur à 5 ont une faune pauvre où les Coléoptères édaphobies manquent. Au contraire, les sols fortement calcaires à pH atteignant 8 abritent une faune où les Coléoptères édaphobies sont très bien représentés.

Il n'y a pas une liaison nette entre la valeur du pH d'un sol et la richesse de la faune qui y vit. Bien d'autres facteurs entrent en jeu et semblent plus importants, notamment l'humidité. Tout ce que l'on peut dire, c'est que les sols à pH inférieur à 5 sont nettement défavorables et que ceux à pH compris entre 6 et 8 apparaissent comme les plus favorables.

Il est possible que ce soit à l'état larvaire que les Coléoptères édaphobies soient le plus sensibles au pH. C'est dans le cône d'éboulis de l'aven Sainte-Catherine que nous avons découvert des larves de *Geotrechus orpheus* subsp. *subparallelus* Ab. Or toutes les larves que nous avons récoltées dans cette station ont été trouvées dans une certaine partie du cône d'éboulis. Ailleurs, bien que les conditions nous aient paru identiques (notamment l'humidité), nous n'avons trouvé que quelques imagos et aucune larve. Le sol en cet endroit était plus foncé, apparemment plus riche en humus. Le pH était de 8 là où vivaient les larves et de 7,7 là où elles manquaient.

Mais il est possible aussi que seuls les Nématodes, Collembolés et Acariens du sol soient sensibles au pH et fuient les régions à pH faible, et que les Coléoptères prédateurs ainsi que les larves carnivores ne fassent que suivre leurs proies.

4. LA LUMIÈRE

Les radiations solaires sont absorbées par les horizons les plus superficiels du sol, quand elles n'ont pas déjà été arrêtées par la couverture, végétation ou litière. Une plaque photographique disposée horizontalement dans le sol et recouverte de 10 cm de terre d'alluvion (sol brun) n'était pas voilée après 24 heures d'exposition en septembre alors que le soleil avait brillé presque toute la journée. Le même jour, une plaque pareillement disposée sur le sol et sous 10 cm de litière dans une futaie de feuillus moyennement dense était à peine voilée par places.

On peut donc affirmer que la faune endogée vit à l'abri de tout rayonnement lumineux ou ultra-violet.

5. LES RESSOURCES ALIMENTAIRES

On sait que les Nématodes pullulent généralement dans le sol. Il en va presque toujours de même pour les Collemboles et les Acariens.

Dans un sol suffisamment humide et portant de la végétation, ce sont les horizons supérieurs qui renferment le plus de saprophages, ce qui est normal puisque ces animaux se nourrissent essentiellement d'humus. Dans les horizons profonds, les saprophages sont moins abondants car la nourriture est plus rare. Ils trouvent cependant à leur disposition l'humus provenant des racelles mortes et des mycéliums. Aussi, même en profondeur, on trouve toujours dans le sol des Nématodes et des Collemboles en quantité appréciable. C'est aux dépens de ces animaux que se développent les espèces carnivores, en particulier les Coléoptères édaphobies qui sont en grande majorité des formes prédatrices.

On peut donc dire que le sol, sauf s'il est dépourvu de toute végétation, est un milieu représentant des ressources alimentaires abondantes.

CHAPITRE V

LES DIVERS TYPES DE SOLS RENCONTRÉS ET LEUR FAUNE

1. *Les sols tourbeux* (p. 33). — 2. *Les sols humifères de montagne* (p. 33). A. Profil (p. 34); B. Faune (p. 34). — 3. *Les Podzols* (p. 35). A. Profil (p. 36); B. Faune (p. 36). — 4. *Les Rendzines* (p. 37). A. Profil (p. 37); B. Faune (p. 37). — 5. *Les Rendzines dégradées* (p. 38). A. Profil (p. 38); B. Faune (p. 39). — 6. *Les sols bruns forestiers* (p. 40). A. Profil (p. 40); B. Faune (p. 40). — 7. *Les sols bruns sur Terra Rossa* (p. 43). A. Profil (p. 43). B. Faune (p. 43). — 8. *Les sols rouges sur Terra Rossa* (p. 45). A. Profil (p. 45); B. Faune (p. 45). — 9. *Les Arènes sur roche mère granitique* (p. 46). A. Faune (p. 46). — 10. *Les sols alluviaux éoliens* (p. 47). — 11. *Les sols alluviaux fluviaux* (p. 48). A. Faune (p. 48). — 12. *Les sols sur roche mère volcanique* (p. 49). A. Faune (p. 50). — 13. *Les terres cultivées* (p. 51). — 14. *Conclusion* (p. 52).

Dans les contrées que nous avons parcourues pour nos recherches sur la faune endogée, c'est-à-dire dans la moitié sud de la France et dans les régions méditerranéennes d'Europe et d'Asie, nous avons rencontré des sols de types très divers que nous classerons comme suit (I) :

A) Sols non remaniés par l'homme ou très anciennement remaniés :

1. Sols tourbeux.
2. Sols humifères de montagne.
3. Podzols et sols podzoliques (que nous étudierons ensemble).
4. Rendzines typiques.
5. Rendzines dégradées et sols bruns calcaires (que nous étudierons ensemble).
6. Sols bruns forestiers, parfois légèrement lessivés.
7. Sols bruns sur *Terra Rossa*.

(I) Les sols rangés sous nos rubriques 12 et 13 ne sont pas séparés par les pédologues. Nous verrons que pour l'étude des biocénoses ils doivent être considérés à part.

8. Sols rouges sur *Terra Rossa*.
9. Arènes sur roche-mère cristalline.
10. Sols alluviaux éoliens (dunes).
11. Sols alluviaux fluviaux.
12. Sols sur roche-mère volcanique.

B) Sols en permanence remaniés par l'homme :

13. Terres cultivées.

Dans les pages suivantes nous étudierons ces divers sols et, dans ses grandes lignes, la faune que nous y avons rencontrée.

I. LES SOLS TOURBEUX

Si dans un sol le drainage est inférieur à la quantité d'eau reçue, tous les pores se remplissent d'eau et l'atmosphère du sol devient inexistante. Dans ces conditions il y a une accumulation de matière organique en surface à cause de la décomposition particulièrement lente en milieu anaérobie. Une flore spéciale à base de Sphaignes s'installe.

Les sols tourbeux se forment toujours sur une roche-mère imperméable (argile, roche cristalline) et à la faveur de conditions topographiques favorables (dépressions, bords de mares ou d'étangs).

Ils ne renferment évidemment jamais aucune faune d'Arthropodes terrestres qui ne sauraient vivre dans les conditions d'anaérobiose caractéristiques des sols tourbeux. Si un sol tourbeux s'assèche à une certaine période de l'année, une faune édaphoxène ou même édaphophile peut commencer à envahir pendant cette période de sécheresse, mais jamais aucun édaphobie ne s'y rencontre.

2. LES SOLS HUMIFÈRES DE MONTAGNE

En haute montagne, sur roche-mère perméable ou sur les pentes drainées, le climat froid et les précipitations déterminent la formation de sols qui s'apparentent d'une part aux sols tourbeux, mais ne sont pas saturés d'eau, d'autre part aux podzols, mais ne sont pas lessivés comme ces derniers.

Ces sols se développent surtout sur les faibles pentes et les replats, car sur les fortes pentes, l'érosion est généralement intense et la roche-mère est constamment remise à nu.

Ils sont très riches en humus acide qui ne se décompose que très faiblement en raison de la basse température. Dans la zone alpine, c'est-à-dire au-dessus des forêts, surtout sur les versants nord, ils constituent le terme normal de l'évolution des sols, le « climax » caractérisé par la pelouse à *Carex curvula* All.

A) *Profil.* — Nous donnons (fig. 10) le profil d'un sol alpin humique étudié dans les Pyrénées ariégeoises au cirque d'Anglade, près de Salau, sur le flanc nord du Montrouch. Ce sol est tout proche de notre station 33 (1), mais a été choisi vers le milieu du cirque, hors de la zone des éboulis. Il présente les horizons suivants :

- A₀ 15 cm horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 25 cm horizon brun-noir fortement chargé d'humus colloïdal.
- C roche-mère constituée par des alluvions lacustres anciennes.

En novembre, le pH était de :

- 4,8 dans l'horizon A₀
- 5 dans l'horizon A₁

B) *La faune des sols humifères en montagne.* — Pour l'étude de la faune, nous n'avons retenu qu'une seule station (n° 33) qui peut être classée dans la catégorie des sols humifères de montagne.

Ces sols nous ont toujours donné une faune ne comprenant qu'un très petit nombre d'espèces. Mais parfois l'une de ces espèces est représentée par un très grand nombre d'individus. C'est là un indice d'une

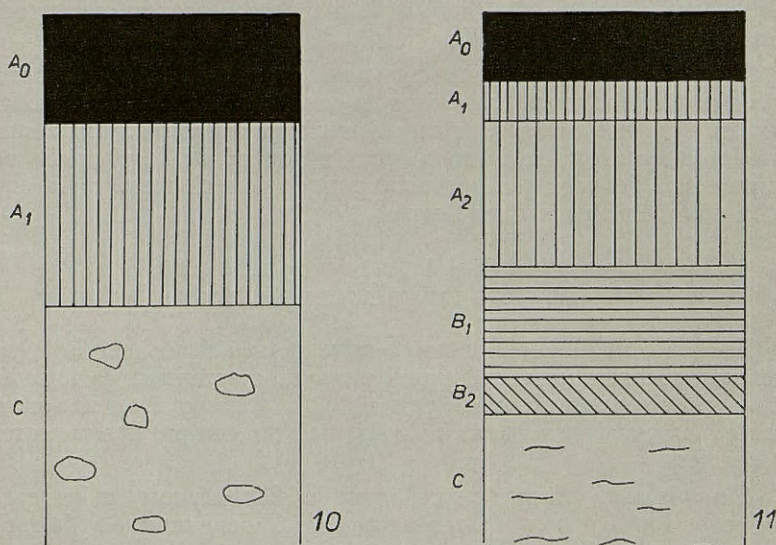


Fig. 10 et 11. — Profil de sols. — Fig. 10 : Sol humifère de montagne (Station 33). — Fig. 11 : Podzol (Station 77).

(1) Pour toutes ces stations que nous citons, voir ci-après, ch. VI, « Lieu et caractères des biotopes étudiés ».

faune pauvre, ce qui n'a rien d'étonnant étant donné les conditions particulièrement difficiles qui règnent dans la zone alpine à cause de la rigueur du climat.

Notre station 33 ne possédait qu'un seul Coléoptère : *Trechus Abeillei* subsp. *Reyi* Coiff., qui est une espèce muscicole et lapidicole fréquentant surtout le voisinage des névés. Dans cette même station un Acarien pullulait. Le seul Coléoptère édaphobie que nous ayons rencontré dans les sols humifères de montagne est *Paraleptusa pyrenaea* Coiff. sur les flancs du Montrouch dans les Pyrénées ariégeoises.

3. LES PODZOLS

Les podzols sont des sols caractérisés par l'absence de calcaire et par un lessivage intense.

Ces deux caractères entraînent une forte acidité. Les podzols se forment dans les contrées froides et humides. Ils sont particulièrement développés dans les régions septentrionales et dans les régions atlantiques. Dans ces dernières, c'est surtout la forte pluviosité qui entraîne la podzolisation des sols par lessivage. Cette podzolisation est d'autant plus rapide que la roche-mère est plus perméable (sable, grès). Elle est ralentie sur roche-mère imperméable, car dans ce cas l'eau s'infiltré mal et le lessivage est freiné. Sur roche cristalline, la podzolisation est exceptionnelle car la décomposition progressive des minéraux complexes de la roche-mère fournit au sol des éléments basiques qui compensent ceux entraînés par les eaux d'infiltration. Le relief en accentuant le drainage, favorise la podzolisation. La végétation a également une influence déterminante dans la formation des podzols, au moins dans nos contrées tempérées. Les forêts de feuillus ont un humus peu acide qui s'oppose à la podzolisation. Au contraire les forêts de pins, et, d'une façon générale, toutes les forêts de résineux et les landes à bruyère, ont un humus composé essentiellement de complexes lignine-protéine, pauvre en azote et en calcium. Cet humus est toujours très acide. A l'état colloïdal, il est entraîné en profondeur, ce qui amène une podzolisation rapide sur une roche-mère non calcaire.

Dans les régions que nous avons étudiées, nous n'avons que très rarement rencontré des podzols ou des sols en cours de podzolisation. En effet, nous avons surtout étudié des régions méditerranéennes à climat sec et la région pyrénéenne dont les sols, en général, dérivent de roches-mères calcaires, argilo-calcaires ou cristallines, qui toutes s'opposent à la formation de podzols.

Nous n'avons rencontré des sols en voie de podzolisation que dans quelques parties des Basses-Pyrénées, très au nord de la chaîne principale; dans la montagne Noire et çà et là sur les hauteurs qui s'y rattachent : abords de la forêt de la Grésigne, région des monts de Lacaune.

A) *Profil.* — Le podzol le plus typique que nous ayons étudié est celui de notre station 77 (fig. 11).

Il présente les horizons suivants :

- A₀ 10 cm horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 5 cm horizon gris noir minéral très riche en humus.
- A₂ 20 cm horizon lessivé gris cendre de sable fin.
- B₁ 15 cm horizon noir où s'accumule l'humus colloïdal.
- B₂ 5 cm horizon rouille où s'accumulent des sels ferriques.
- C roche-mère : schistes de couleur ocre en voie de décomposition.

En novembre le pH était de :

4,75	dans	l'horizon	A ₁
4,9	—	—	A ₂
5,4	—	—	B ₁
5,5	—	—	B ₂

B) *La faune des podzols.* — Notre station 77 nous a donné 164 Arthropodes (1) alors que la moyenne des Arthropodes récoltés n'a été que de 135 pour chacune des 20 stations appartenant à la même région. Près de la moitié de ces Arthropodes sont des Collembolés alors que la moyenne pour les 20 stations est seulement d'environ 1/3.

Le seul Coléoptère récolté fut *Dasycerus sulcatus* Brongn. qui est une espèce typique de la litière et de l'humus. Dans cette station 77 la faune récoltée était surtout une faune humicole, ce qui n'a rien de surprenant étant donné l'épaisseur de la couche d'humus qui recouvrait le sol.

Toutes les autres recherches faites dans des sols podzoliques de la montagne Noire ou des Basses-Pyrénées nous ont de même surtout donné une faune humicole à l'exclusion de tout Coléoptère édaphobie.

Cependant nous avons plusieurs fois rencontré *Gynotiphilus perpusillus garumnicus* Coiff., Coléoptère édaphobie, dans les podzols de la lande girondine aux environs de Bordeaux.

Les podzols sont donc surtout peuplés par des espèces humicoles, particulièrement dans leurs horizons supérieurs. Ils peuvent cependant, à titre exceptionnel, héberger des formes édaphobies.

(1) Nous rappelons que nos prélèvements ont toujours été faits en éliminant l'horizon A₀ constitué par l'humus en voie de décomposition recouvrant le sol proprement dit.

4. LES RENDZINES

Les rendzines sont des sols très riches en calcaire. Comme nous l'avons déjà indiqué, le calcaire provoque une floculation énergique des colloïdes argilo-humiques qui finissent par former dans le sol des grumeaux résistant au lessivage. Les rendzines ont donc toujours une structure granuleuse. Ce sont des sols généralement peu épais, toujours sur roche-mère calcaire. On les rencontre surtout dans les régions à climat sec, car une forte pluviosité amène la décarbonatation des roches par lessivage. Mais on en trouve aussi en moyenne montagne sur calcaire tendre non fissuré, particulièrement sur les croupes ou en haut des pentes faibles. Au bas des pentes et sur calcaire fissuré l'accumulation d'argile provenant de la décomposition de la roche par lessivage du calcaire, amène plutôt la formation de sols bruns calcaires ou de rendzines dégradées. Les rendzines sont les sols caractéristiques des pelouses sèches à graminées xérophiles, ou à arbustes épars.

A) *Profil.* — Notre station 70 qui est une pelouse sur le flanc sud de la montagne d'Alaric près de Carcassonne, est une rendzine tout à fait typique, en haut d'une pente dans une région très calcaire à faible pluviosité. Son profil (fig. 12) est très simple. Il présente seulement un horizon A de 10 à 15 cm, de couleur grise, mélangé de nombreux cailloux calcaires, sur une roche-mère calcaire C. Son pH mesuré en novembre était de 8,1 dans l'horizon A.

B) *La faune des rendzines.* — Dans notre liste des biotopes étudiés, un certain nombre d'échantillons de rendzines ont été retenus. Ils correspondent aux stations 17, 70, 95 et 96.

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères			
			TOTAL	Myrmécophiles	Édaphophiles	Édaphobies
17	148	239	1			1
70	111	135	3		1	2
95	137	115	4		1	3
96	128	—	2	1	1	
TOTAL			10	1	3	6

Ce tableau montre que sur 10 espèces de Coléoptères récoltées, une est myrmécophile, 3 sont édaphophiles et 6 édaphobies, ce qui nous donne un indice (nombre d'espèces divisé par le nombre de stations) de $3/4 = 0,75$ pour les édaphophiles et $6/4 = 1,5$ pour les édaphobies.

Dans trois stations sur quatre, nous avons trouvé des Coléoptères édaphobies. On peut donc en conclure que les rendzines présentent des conditions de vie favorables au développement de ces animaux.

5. LES RENDZINES DÉGRADÉES

Elles se rencontrent surtout en montagne dans l'étage subalpin, sur les pentes boisées. Comme pour les rendzines, la roche-mère est toujours obligatoirement une roche calcaire. Mais la forêt amène la formation en surface d'un humus abondant formant avec l'argile un complexe qui n'est floculé par le calcaire qu'à une certaine profondeur. Ces sols sont intermédiaires entre les rendzines et les sols bruns forestiers. Nous y rattachons les sols bruns calcaires qui ne se séparent des sols bruns forestiers que par la présence de calcaire en quantité appréciable.

A) *Profil.* — Notre station 37 correspond à une rendzine dégradée. Son profil (fig. 13) présente les horizons ci-après :

- A₀ 5 à 10 cm horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 5 cm horizon brun riche en humus.
- B 20 cm horizon gris foncé granuleux mélangé de nombreux cailloux.
- C roche-mère calcaire.

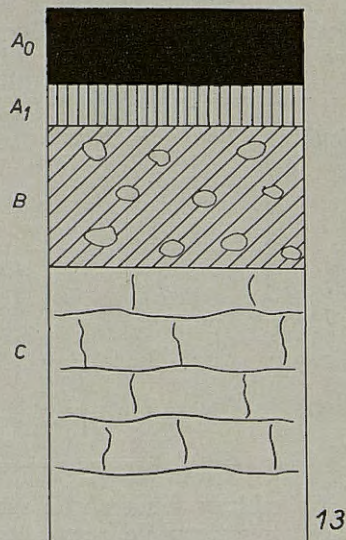
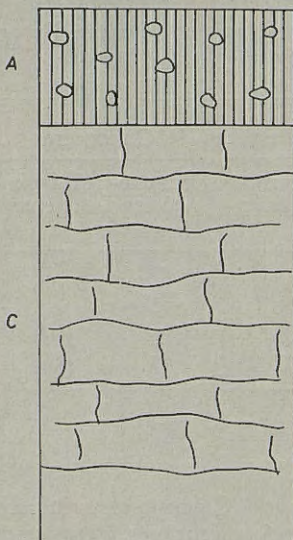


Fig. 12 et 13. — Profil de sols. — Fig. 12 : Rendzine (Station 70). — Fig. 13 : Rendzine dégradée (Station 37).

Le pH mesuré en novembre était :

4,9 dans l'horizon A₁
7 — — B.

B) *La faune des rendzines dégradées.* — Ces sols sont fréquents dans les régions que nous avons prospectées. Dans notre étude des biotopes, ils correspondent aux stations 13, 15, 20, 36, 37, 39, 40, 43, 44, 45, 46, 57, 58, 59, 86, 97, 98.

Le tableau III ci-dessous donne une analyse de la faune récoltée dans ces stations.

III. — FAUNE DES RENDZINES DÉGRADÉES

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères				
			TOTAL	Myrmécophiles	Édaphoxènes	Édaphophiles	Édaphobies
13	126	239	0				
15	209	—	1			1	
20	362	—	2			2	
36	283	273	3			3	
37	329	—	4			3	1
39	237	—	0				
40	219	—	7	2		5	
43	193	285	2		1	1	
44	260	—	2			1	1
45	248	—	1				1
46	196	—	1			1	
57	279	—	4			2	2
58	453	—	4			2	2
59	527	—	3				3
86	83	115	2			1	1
97	137	—	3			2	1
98	147	—	3			1	2
TOTAL			42	2	1	25	14

Si l'on compare pour chaque région la moyenne des Arthropodes récoltés dans chaque rendzine dégradée avec la moyenne générale de la région, nous trouvons :

Région	Nombre moyen d'Arthropodes récoltés dans les rendzines dégradées	Nombre moyen pour la région
A	232	239
— B	267	273
— C	308	285
— E	122	115

Le nombre d'Arthropodes récoltés dans les rendzines dégradées est donc du même ordre de grandeur que la moyenne récoltée dans la région.

Les Coléoptères sont bien représentés dans cette faune par 25 espèces édaphophiles et 14 espèces édaphobies pour 17 stations, soit un indice de $25/17 = 1,47$ pour les édaphophiles et de $14/17 = 0,82$ pour les édaphobies. Mais toutes ces espèces sauf une (qui est très largement répandue de la Gironde à l'Asie Mineure) ont été trouvées dans les rendzines dégradées de la région méditerranéenne. Il semble qu'en dehors de cette région, notamment dans les Pyrénées occidentales et centrales, les rendzines dégradées ne soient guère favorables au peuplement des Coléoptères édaphobies.

6. LES SOLS BRUNS FORESTIERS

Les sols bruns forestiers sont caractérisés par un lessivage complet ou presque complet du calcaire et un lessivage faible ou nul de l'argile. Ils sont largement répandus dans les régions tempérées à climat peu humide. Les eaux de pluie sont reprises rapidement par les racines des plantes, ce qui empêche le lessivage. On les trouve sur roche-mère imperméable (argile, roches cristallines) qui s'oppose au lessivage. Mais on les trouve aussi sur calcaire fissuré, en forêt, dans des régions plus humides (versant nord des Pyrénées centrales et occidentales par exemple). Les sols bruns sont caractéristiques des forêts de feuillus, surtout hêtres et chênes. Ils constituent les meilleures terres de culture.

A) *Profil.* — Nous avons pris comme type notre station n° 30. Elle présente les horizons suivants (fig. 14) :

- A₀ 2 à 3 cm horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 10 cm horizon brun foncé riche en humus.
- A₂ 30 cm horizon brun-jaune.
- B 20 cm horizon brun-rouge argileux compact.
- C roche-mère calcaire.

Le pH mesuré en novembre était de 5,2 dans l'horizon A₁ et de 6,4 dans l'horizon A₂.

B) *La faune des sols bruns forestiers.* — Ces sols sont très répandus dans tout le sud de la France, en dehors de la zone méditerranéenne. Ils dominent dans toute la région située au pied des Pyrénées ainsi qu'à basse ou moyenne altitude, jusque dans la région subalpine. Aussi nous avons fait de très nombreux prélèvements sur ces sols d'autant plus qu'ils se sont révélés comme hébergeant une faune particulièrement intéressante. Ce sont nos prélèvements n^{os} 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 38, 41, 42, 51, 62, 63, 64, 66, 67, 68, 69, 71, 72, 73, 74, 75, soit 44 stations.

Le tableau IV, ci-après, donne une analyse de la faune récoltée dans ces stations.

IV. — FAUNE DES SOLS BRUNS FORESTIERS

Station	Nombre d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères				
			TOTAL	Myrmécophiles	Édaphoxènes	Édaphophiles	Édaphobies
I	310	239	5			4	I
2	192	—	2			I	I
4	156	—	3			2	I
5	220	—	I				I
6	102	—	2			I	I
7	210	—	2			2	
8	195	—	4			3	I
9	134	—	I			I	
10	181	—	0				
11	212	—	4			4	
12	463	—	4			4	
14	260	—	I				I
16	309	—	2			2	
19	427	—	2				2
21	158	273	I			I	
22	239	—	I		I		
23	195	—	3			3	
24	342	—	2			2	
25	266	—	4			2	2
26	506	—	5			2	3
27	265	—	8			4	4
28	193	—	3		I	I	I
29	200	—	5			2	3
30	190	—	5			3	2
32	281	—	9			4	5
34	458	—	9			5	4
35	505	—	6	I		2	3
38	102	—	I			I	
41	179	285	3			2	I
42	278	—	6			5	I
51	289	—	9			6	3
62	252	135	10			4	6
63	95	—	4			2	2
64	238	—	8			5	3
66	105	—	2	I			I
67	90	—	3		I	I	I
68	108	—	3			I	2
69	163	—	10			2	8
71	104	—	4			2	2
72	134	—	3			I	2
73	104	—	2		I	I	
74	149	—	7		I	3	3
75	97	—	7			2	5
		TOTAL	176	2	5	93	76

Si l'on compare pour chaque région la moyenne des Arthropodes récoltés dans les sols bruns forestiers avec la moyenne générale de la région, nous trouvons :

	Nombre d'Arthropodes récoltés dans les sols bruns forestiers	Nombre moyen de la région
Région A	241	239
— B	279	273
— C	249	285
— D	137	135

Notre tableau montre que nous avons récolté dans 43 stations 176 espèces de Coléoptères dont

2 myrmécophiles,
5 édaphoxènes,
93 édaphophiles,
76 édaphobies,

ce qui nous donne un indice par station de $93/43 = 2,16$ pour les édaphophiles et $76/43 = 1,77$ pour les édaphobies.

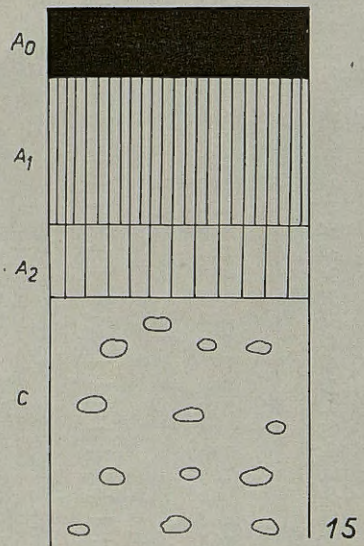
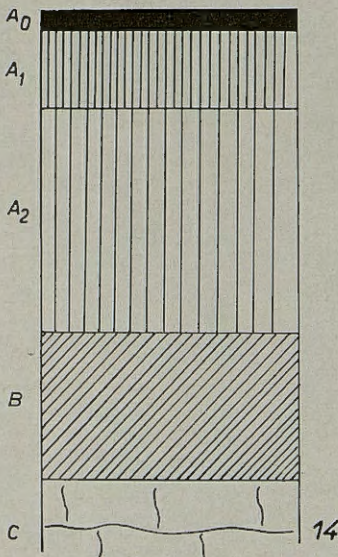


Fig. 14 et 15. — Profil de sols. — Fig. 14 : Sol brun forestier (Station 30). — Fig. 15 : Sol brun sur *Terra Rossa* (Station 47).

Les sols bruns forestiers apparaissent donc comme plus favorables que les rendzines et les rendzines dégradées pour le développement des Coléoptères endogés, tant édaphophiles qu'édaphobies.

7. LES SOLS BRUNS SUR TERRA ROSSA

En terrain karstique, on observe des roches calcaires dures qui affleurent. Ces roches ont été corrodées en surface par les eaux de pluie, et toutes les fissures, tous les creux se sont lentement remplis d'une argile de décalcification rouge mélangée d'éléments détritiques provenant comme elle de la roche calcaire. C'est la *Terra Rossa*. Elle est toujours discontinue, la roche calcaire affleure çà et là.

La *Terra Rossa*, formation géologique, a servi de roche-mère pour des sols qui sont soit des sols bruns, soit des sols rouges.

Les sols bruns sur *Terra Rossa* ne diffèrent guère, sauf par leur sous-sol, des sols bruns forestiers établis sur roche-mère argilo-calcaire. Les premiers sont caractéristiques de la forêt de chênes verts en climat assez humide (contreforts des Pyrénées de l'Aude et du Roussillon) alors que les seconds sont caractéristiques de la forêt de feuillus à feuilles caduques (Pyrénées centrales et occidentales).

A) *Profil*. — Nous avons retenu comme type de sol brun sur *Terra Rossa* celui de notre station 47. Il présente les horizons suivants (fig. 15) :

- A₀ 8 à 10 cm horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 20 cm horizon brun à structure granuleuse.
- A₂ 10 cm horizon brun-rouge compact.
- C roche-mère rubéfiée argileuse mélangée de nombreux cailloux calcaires (*Terra Rossa*).

Le pH mesuré fin décembre était de 6 dans l'horizon A₁ et de 6,5 dans l'horizon A₂.

B) *La faune des sols bruns sur Terra Rossa*. — Les sols bruns sur *Terra Rossa* sont fréquents dans la partie orientale des Pyrénées, surtout à basse altitude. Nous avons trouvé ce type de sol dans les stations ci-après : 47, 48, 49, 53, 54, 55, 60, 79, 81, 85, 88, 90, 91, 92, 93, 99, 100, soit 17 stations.

Le tableau V ci-dessous donne une analyse de la faune récoltée dans ces stations.

V. — FAUNE DES SOLS BRUNS SUR *Terra Rossa*

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères			
			TOTAL	Myrmécophiles	Édaphophiles	Édaphobies
47	314	285	8		2	6
48	197	—	6		3	3
49	177	—	4		2	2
53	449	—	10		3	7
54	172	—	3		1	2
55	420	—	1			1
60	289	—	4			4
79	82	135	2		1	1
81	119	115	5		1	4
85	142	—	3	1	1	1
88	106	—	3			3
90	105	—	2			2
91	148	—	3		2	1
92	75	—	1		1	
93	80	—	2		2	
99	80	—	1		1	
100	112	—	3		1	2
		TOTAL	61	1	21	39

Si l'on compare la moyenne des Arthropodes récoltés dans les sols bruns avec la moyenne générale de la région nous trouvons :

Région C	288	285
— E	107	115

Notre tableau montre que nous avons récolté dans 17 stations 61 espèces de Coléoptères dont

- 1 myrmécophile,
- 0 édaphoxène,
- 21 édaphophiles,
- 39 édaphobies.

soit un indice de $21/17 = 1,24$ pour les Coléoptères édaphobies et $39/17 = 2,29$ pour les Coléoptères édaphobies.

Les sols bruns sur *Terra Rossa* sont donc encore plus favorables que les sols précédemment étudiés pour le développement des Coléoptères édaphobies.

8. LES SOLS ROUGES SUR *Terra Rossa*

Ces sols se rencontrent là où la forêt de chênes verts a disparu pour faire place à une garrigue ou à une pelouse sèche. Les horizons foncés de surface, riches en humus, ont été emportés par l'érosion après la disparition de la forêt.

A) *Profil.* — Le profil de ces sols rouges est sensiblement celui des sols bruns sur *Terra Rossa*, amputé de ses horizons supérieurs. Le sol de notre station 78 présente le profil ci-après (fig. 16) :

A₁ 8 à 10 cm horizon brun-rouge faiblement humifère à structure granuleuse.

A₂ 20 cm horizon rouge argileux et compact.

C roche-mère rubéfiée argileuse mélangée de cailloux calcaires (*Terra Rossa*).

Le pH mesuré en janvier était de 5,8 dans l'horizon A₁ et de 6,5 dans l'horizon A₂.

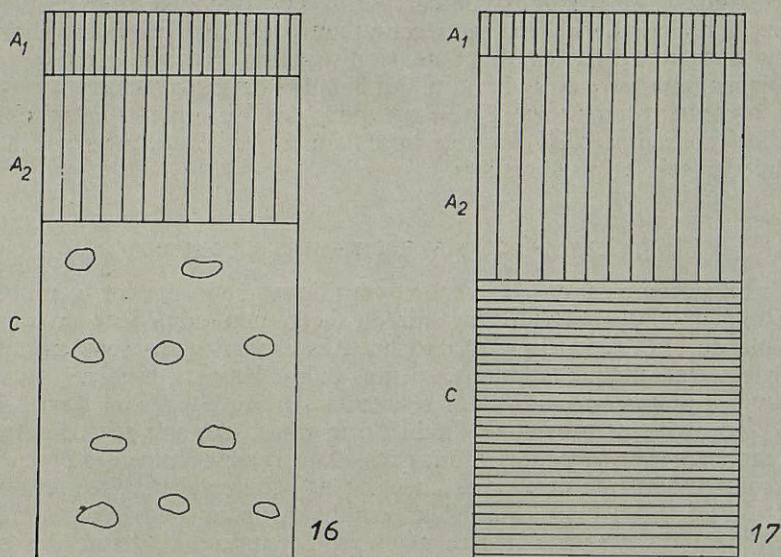


Fig. 16 et 17. — Profil de sols. — Fig. 16 : Sol rouge sur *Terra Rossa* (Station 78). — Fig. 17 : Arène sur roche mère granitique en Andorre.

B) *La faune des sols rouges sur Terra Rossa.* — Ce n'est que dans la région méditerranéenne que nous avons rencontré des sols rouges sur *Terra Rossa*. Nos stations 50, 56, 78, 83 et 89 se rapportent à de tels sols. Le tableau VI ci-après donne une analyse de la faune récoltée dans ces stations :

VI. — FAUNE DES SOLS ROUGES SUR *Terra Rossa*

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères		
			TOTAL	Édaphophiles	Édaphobies
50	172	285	2		2
56	480	—	5		5
78	152	135	1		1
83	124	115	1	1	
89	106	—	1	1	
TOTAL			10	2	8

Ce tableau nous montre que les sols rouges sur *Terra Rossa* abritent une faune d'Arthropodes comparable à celle que l'on trouve ailleurs dans la région considérée. Dans cette faune, les Coléoptères édaphobies sont bien conservés en dépit de la disparition presque complète des horizons humifères et de l'aridité qui habituellement caractérise ces sols. Ils présentent un indice $8/5 = 1,6$ pour les Coléoptères édaphobies, indice inférieur à celui des sols bruns sur *Terra Rossa*, mais voisin de celui des sols bruns forestiers.

9. LES ARÈNES SUR ROCHE-MÈRE GRANITIQUE

La décomposition des roches granitiques sous l'action conjuguée du climat et des végétaux se fait de façon non homogène en raison même de l'hétérogénéité de la roche. Les éléments fins sont entraînés par lessivage oblique le long des pentes et les éléments grossiers, notamment les grains de quartz très résistants à toute altération, demeurent en place donnant un sol très drainé, une arène. Ces sols se rencontrent en montagne sur les pentes granitiques. Dans la zone alpine des Pyrénées, ils sont couverts de pelouses sèches (fig. 17) s'intercalant entre les tourbières. En effet, dans tous les points bas, sur tous les replats, l'eau provenant du drainage de ces pelouses s'accumule et donne des sols tourbeux (voir ci-dessus). Dans la zone subalpine et à basse altitude, les arènes peuvent être envahies par la forêt de feuillus coupée de larges pelouses. En forêt, l'apport d'humus tend alors à transformer les arènes en sol brun forestier.

A) *Faune*. — Nous avons récolté la faune d'un certain nombre de prélèvements dans des arènes sur roche-mère granitique. Nos stations 31 et 76 correspondent à de tels sols. L'analyse de la faune récoltée dans ces deux stations s'établit comme suit :

VII. — FAUNE DES ARÈNES SUR ROCHE-MÈRE GRANITIQUE

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères			
			TOTAL	Édaphoxènes	Édaphophiles	Édaphobies
31	239	273	4		2	2
76	139	135	3	1	2	
		TOTAL	7	1	4	2

Si nous n'avons retenu que deux stations se rapportant à des arènes sur roche-mère granitique, c'est que les autres prélèvements étudiés nous ont toujours donné une faune pauvre sans Coléoptères édaphobies. La station 31 est la seule de ce type à nous avoir fourni de tels Coléoptères. Mais elle se situe en lisière d'une vieille forêt de feuillus où l'humus est épais.

Les arènes sont défavorables au développement des Coléoptères édaphobies sûrement parce qu'elles sont trop drainées et qu'elles ne présentent pas un sous-sol fissuré et humide où cette faune puisse se réfugier en période de sécheresse. (1)

10. LES SOLS ALLUVIAUX ÉOLIENS

Dans les régions que nous avons étudiées, cette catégorie de sols comporte seulement les dunes marines. Ce sont des sols fortement drainés constitués essentiellement de sables grossiers et sans cesse remaniés par le vent.

La faune que nous y avons habituellement rencontrée, aussi bien sur le littoral atlantique que sur le littoral méditerranéen était une faune psammique bien connue, constituée par des espèces qui ont une activité nocturne et qui le jour s'enfoncent dans le sable. Cette faune psammique est constituée pour les Coléoptères par des espèces soit plus ou moins dépigmentées (*Eurynebris complanata* L., *Calathus mollis* Marsh.,

(1) Des recherches effectuées tout récemment en Corse nous ont permis de constater que, dans cette île, les sols bruns forestiers sont fréquents à basse ou moyenne altitude sur roche mère granitique, et qu'ils renferment une faune endogée tout à fait comparable à celle que l'on rencontre dans les sols bruns forestiers sur roche mère calcaire.

Helops pallidus Curt., *Phaleria*, etc...), soit normalement pigmentées (*Dyschirius*, *Scarites*, *Bledius*, *Saprinus*, *Psammobius*, *Aegialia*, *Tentyria*, *Ammobius*, etc...). Ces espèces sont presque toutes halophiles. Elles ont toujours des téguments très épais qui leur permettent de lutter contre la dessiccation et de se protéger contre l'élévation de température du sable. Par ces caractères comme par leur comportement, elles se rapprochent des animaux vivant dans les déserts. Cette faune des dunes diffère autant de la faune endogée que la dune elle-même diffère des autres sols. Aussi nous n'insisterons pas plus longuement sur elle.

II. LES SOLS ALLUVIAUX FLUVIATILES

Ces sols généralement désignés sous le nom d'alluvions, sont des sols remaniés par l'eau. Ils peuvent être homogènes, mais plus généralement ils présentent une succession d'horizons hétérogènes correspondant aux crues successives et à la vitesse du courant qui a déposé les matériaux. Ces matériaux peuvent eux-mêmes être extrêmement variés.

Les alluvions anciennes jouent le rôle de roches-mères et un nouveau sol se développe à leur surface (station 22 par exemple).

A) *La faune des alluvions.* — Nous avons retenu dans notre étude de la faune endogée un certain nombre de prélèvements faits sur alluvions récentes. Ils correspondent à nos stations 3, 18, 61, 80, 82 et 87. Une mention spéciale doit être faite pour la station 61. Cette station est en effet située sur des alluvions de la Garonne (basse terrasse). Mais il s'agit d'un sol remanié par l'homme et auquel du remblai a été ajouté. En outre cette station est située dans un jardin de la ville de Toulouse où des plantations d'arbres, d'arbustes et même de plantes herbacées ont sûrement introduit une bonne partie des éléments de la faune endogée qu'on y rencontre aujourd'hui. Nous reviendrons sur ce point, mais nous signalons dès à présent que la faune trouvée dans cette station ne permet pas de porter un jugement sur la faune des alluvions. Elle est trop différente de ce que nous avons rencontré partout ailleurs, tant dans les stations que nous analysons ci-dessous que dans d'autres stations que nous n'avons pas retenues.

VIII. — FAUNE DES SOLS D'ALLUVIONS

Station	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères				
			TOTAL	Myrmécophiles	Édaphoxènes	Édaphophiles	Édaphobies
3	390	239	4			3	1
18	169	—	1				1
80	103	115	1		1		
82	90	—	1	1			
87	85	—	1			1	
		TOTAL	8	1	1	4	2
61	73	135	8			4	4

Comme on le voit, 5 stations sur alluvions récentes nous ont donné un Coléoptère myrmécophile, un édaphoxène, 4 édaphophiles (soit un indice de $4/5 = 0,8$) et 2 édaphobies (soit un indice de $2/5 = 0,4$).

Ces résultats comparés à ceux de la station 61 prouvent que les Coléoptères édaphobies peuvent très bien vivre dans les alluvions (il n'y a aucune raison pour qu'ils ne puissent y vivre). Mais on ne les y rencontre que rarement car ils n'ont pas la possibilité de se disperser activement pour coloniser ces terrains. Ce n'est qu'à la faveur de transports accidentels que des Coléoptères édaphobies sont introduits dans les sols d'alluvions et peuvent s'y maintenir et s'y développer.

12. LES SOLS SUR ROCHE-MÈRE VOLCANIQUE

Du point de vue pédologique, ces sols ne présentent aucune particularité.

Les couches volcaniques, selon le climat de la région, donnent un sol brun forestier, un sol gris steppique, ou tel autre sol en rapport avec celui dominant dans la région considérée. Les sols sur roche-mère volcanique ne sont donc habituellement pas séparés par les pédologues. Mais nous verrons qu'en ce qui concerne la faune, ils doivent être traités à part des sols sur roche-mère sédimentaire ou cristalline.

A) *La faune des sols d'origine volcanique.* — Il n'existe pas dans les Pyrénées de vastes nappes volcaniques. Nous avons donc fait quelques prélèvements sur les terrains éruptifs du Cantal. Ces prélèvements ne nous ont jamais donné aucun Coléoptère édaphobie. Mais ces Coléoptères ne sont connus que de la région sud du Massif Central. Aussi aucune conclusion certaine ne pouvait être tirée de ces recherches.

Plus intéressantes sont les tentatives faites en Asie Mineure dans la région de Afyon. Plusieurs prélèvements furent faits au milieu d'une vaste coulée de lave, au sud-ouest de Eskisehir, coulée d'une vingtaine de kilomètres de largeur, recouvrant des terrains néogènes (station 94). Ces prélèvements ne nous donnèrent absolument aucun Coléoptère édaphobie alors que des prélèvements faits plus au sud aux environs de Dinar et plus au nord aux environs de Bursa en contenaient plusieurs espèces. Les autres conditions avaient été choisies aussi égales que possible et favorables au maximum : petit ravin légèrement humide avec arbustes et blocs. Les résultats de ces lavages de terre furent par ailleurs comparables. Pour les Coléoptères, seuls les édaphobies manquaient.

Une autre expérience fut faite en Thrace grecque : un prélèvement fut effectué en bordure d'une petite coulée de lave de 2 ou 3 km de large et à environ 200 m du bord, à l'intérieur de la coulée (station 84). Ce prélèvement, fait en pelouse moyennement humide sur le flanc nord d'un petit mamelon nous a donné une espèce de *Leptotyphlitae* avec plusieurs autres Coléoptères édaphobies appartenant au genre *Anommatius*. Des prélèvements faits dans la même région en terrain calcaire ont donné une faune comparable, mais avec une plus grande abondance de *Leptotyphlitae*.

Une autre expérience enfin fut faite en Espagne, dans la région de la Sierra de Finestras, au sud-est d'Olot (Prov. de Gerona). Plusieurs prélèvements furent effectués au milieu d'une petite nappe de terrains volcaniques dont les dimensions sont de l'ordre de 10 à 15 km. Aucun Coléoptère édaphobie ne fut trouvé dans ces prélèvements alors que ceux faits sur les terrains argilo-calcaires voisins en contenaient presque tous. Un prélèvement fait en lisière de la nappe (station 52) contenait une espèce de Coléoptère édaphobie.

Le tableau IX ci-dessous donne une analyse des récoltes faites dans ces stations.

IX. — FAUNE DES SOLS D'ORIGINE VOLCANIQUE

Station	Sol	Nombre total d'Arthropodes récoltés	Nombre moyen de la région	Nombre d'espèces de Coléoptères		
				TOTAL	Édaphophiles	Édaphobies
52	Sol brun sur cendres volcaniques	121	285	3	2	1
84	Sol brun sur coulée de lave	112	115	3	1	2
94	Sol gris steppique sur coulée de lave	156	115	2	2	
			TOTAL	8	5	3

La conclusion que nous tirerons de l'étude des sols d'origine éruptive, c'est qu'ils offrent des conditions d'existence convenables pour les Coléoptères édaphobies. Ils ne se différencient d'ailleurs guère des sols similaires sur roche-mère sédimentaire. Mais les grandes étendues éruptives du début du Quaternaire n'ont pas encore été colonisées par les Coléoptères édaphobies et ne le seront peut-être jamais. En effet, dans les conditions du climat actuel ces animaux effectuent dans le sol des déplacements verticaux, mais très peu de déplacements horizontaux. Ils ne doivent étendre que très lentement leur aire de dispersion même sur des places vides. Les étendues cultivées, les marais, les sols tourbeux, les affleurements rocheux constituent pour eux autant de barrières insurmontables. Aussi les Coléoptères qui étaient déjà édaphobies au moment des éruptions quaternaires n'ont peuplé que la lisière des nappes.

Nous trouvons là un cas tout à fait analogue à celui du peuplement des alluvions exposé ci-dessus.

13. LES TERRES CULTIVÉES

Le pédologue qui se propose d'étudier le sol en lui-même ne fait pas de différence entre le sol non cultivé et le sol cultivé, ce qui est normal. Mais lorsque l'on étudie la faune du sol, on constate que cette

faune diffère profondément dans un même sol, en des points distants parfois de moins d'un mètre, selon que l'on considère des stations bouleversées par les façons culturales ou non.

Toutes les stations que nous avons passé en revue jusqu'à présent étaient des stations situées sur des sols non cultivés, parfois sur des talus au pied des haies ou au pied de vieux arbres entourés de terres cultivées, mais toujours en des points non bouleversés par de fréquents labours.

Dans la liste de nos stations nous n'en avons retenu qu'une seule se rapportant à une terre cultivée. Il s'agit de la station 65. Mais nous en avons prospecté beaucoup d'autres et le résultat a toujours été le même : dans les terres cultivées fréquemment remuées, telles que les champs de céréales, les prairies artificielles, les cultures sarclées, les cultures maraichères, etc..., on trouve une faune pauvre constituée par quelques espèces dont certaines sont souvent représentées par un grand nombre d'individus (c'était le cas d'un *Symphyle* dans notre station 65).

Les Coléoptères rencontrés dans les terres cultivées sont en général des espèces édaphoxènes ou édaphophiles, et exceptionnellement des édaphobies.

Par contre dans les parcs ou encore au pied d'arbres isolés au milieu des terres cultivées, tels les oliviers et les caroubiers, nous avons toujours trouvé, contre la souche de ces arbres, une riche faune endogée avec des espèces édaphobies. Plusieurs fois aussi, nous avons trouvé dans des jardins *Gynotyphlus perpusillus* Dod. Mais cette espèce parthénogénétique est presque ubiquiste.

Il semble donc que les façons culturales rendent le sol inhabitable aux espèces les plus délicates, c'est-à-dire aux édaphobies. Il est très probable que l'emploi d'engrais chimiques aujourd'hui partout généralisé, soit la principale cause de cette disparition. Ce qui semble confirmer cette hypothèse, c'est que, dans des prairies naturelles bien drainées, jamais labourées, mais régulièrement fumées aux engrais chimiques, les Coléoptères édaphobies manquent, alors que sur des pelouses toutes proches, sur même sol, mais non fumé parce que terrain banal, nous en avons trouvé. Cette observation a été répétée dans les Pyrénées de l'Ariège (Aulus, Foix), dans celles de la Haute-Garonne (Arbas) et dans les Hautes-Pyrénées (vallée d'Aure).

14. CONCLUSION

Le tableau ci-dessous donne, par ordre décroissant, la liste des sols favorables au peuplement des Coléoptères endogés et de ceux qui ne sont pas favorables à ce peuplement. Pour chaque terrain peuplé les limites entre lesquelles varie le pH moyen sont indiquées.

X. — TABLEAU RÉSUMANT LE PEUPEMENT DES DIVERS TYPES DE SOL

N°	Nature du sol	Indice des Coléoptères		pH mesuré
		Édaphobies	Édaphophiles	
<i>A. Sols favorables au développement des Coléoptères endogés.</i>				
1	Sols bruns sur <i>Terra Rossa</i>	2,29	1,24	6 à 6,5
2	Sols bruns forestiers	1,7	2,16	5 à 6,5
3	Sols rouges sur <i>Terra Rossa</i>	1,6	0,4	5,8 à 6,5
4	Rendzines	1,5	0,75	8
5	Rendzines dégradées	0,8	1,42	5 à 7
<i>B. Sols où peuvent vivre les Coléoptères endogés mais généralement non peuplés.</i>				
6	Sols sur roche-mère volcanique			
7	Alluvions fluviales	0,4	0,8	
<i>C. Sols défavorables pouvant exceptionnellement abriter des Coléoptères.</i>				
8	Arènes sur roche-mère granitique			4,8
9	Podzols			4,75 à 5,5
10	Sols humifères de montagne			4,8 à 5
11	Terres cultivées			
<i>D. Sols défavorables n'abritant jamais de Coléoptères endogés.</i>				
12	Alluvions éoliennes			
13	Sols tourbeux			

Ce tableau montre que les sols les plus favorables au développement des Coléoptères édaphobies sont ceux qui ne sont ni trop, ni trop peu drainés, et qui ont un pH alcalin ou faiblement acide, non inférieur à 5.

Si nous comparons le tableau X ci-dessus au tableau I (page 20) nous constatons que les sols sont sensiblement classés dans le même ordre dans les deux tableaux.

Les sols favorables au développement des Coléoptères endogés sont toujours des sols ayant une teneur élevée en éléments fins (argiles et limons). Les éléments grossiers (pierres et gravettes) semblent au contraire indifférents à la faune.

La richesse en éléments fins fait que les pores du sol sont de très petite dimension ce qui entraîne un drainage lent, donc de lentes variations du degré hygrométrique. C'est vraisemblablement à cause de l'humidité retenue grâce aux éléments fins que ces sols sont favorables au développement de la faune endogée.

DEUXIÈME PARTIE

LA FAUNE ENDOGÉE

CHAPITRE VI

LA FAUNE ENDOGÉE DANS SON ENSEMBLE

1. *Lieux et caractéristiques des biotopes étudiés* (p. 56). — 2. *Arthropodes recueillis, résultats globaux* (p. 65). — 3. *Pourcentage des principaux groupes représentés* (p. 71). — 4. *Coléoptères récoltés dans les 100 prélèvements étudiés* (p. 72). — 5. *Diversité des Coléoptères récoltés dans le sol* (p. 81). — 6. *Les Coléoptères myrmécophiles* (p. 81). — 7. *Les Coléoptères édaphoxènes* (p. 82). — 8. *Les Coléoptères édaphophiles* (p. 84). A. *Les cavernicoles* (p. 85); B. *Les muscicoles et les humicoles* (p. 85); C. *Les fungicoles* (p. 87); D. *Les coprophiles* (p. 88); E. *Les fousseurs* (p. 88). — 9. *Les Coléoptères édaphobies* (p. 89). — 10. *Pourcentage des diverses catégories* (p. 91). — 11. *Répartition des genres et espèces dans les diverses catégories* (p. 91). — 12. *Variation dans le temps d'une biocénose endogée* (p. 93). — 13. *Variation dans le temps de la faune Coléoptérique rencontrée dans un milieu endogé déterminé* (p. 95). — 14. *Variation de la biocénose endogée selon la profondeur* (p. 96).

Dans les tableaux qui suivront nous analyserons les récoltes d'Arthropodes faites dans 100 localités choisies parmi les très nombreuses stations prospectées. Ces localités n'ont pas été prises absolument au hasard : nous avons en général retenu celles qui présentaient les conditions optima et dont la faune s'est de ce fait avérée la plus intéressante. Nous avons cependant fait figurer dans ces tableaux quelques récoltes faites dans des biotopes particuliers tels que terrains volcaniques ou granitiques, champs cultivés.

Chaque prélèvement fut de 8 dm³ de terre recueillie à une profondeur comprise entre 5 et 35 cm. Les nombres suivant la brève description du biotope désignent les Coléoptères récoltés dans ce biotope. Ils correspondent aux numéros de notre liste IV ci-après : « COLÉOPTÈRES RÉCOLTÉS ».

I. LIEU ET CARACTÉRISTIQUES DES BIOTOPES ÉTUDIÉS

A. — Régions pyrénéenne et sous-pyréenne occidentales (fig. 18)

1. Basses-Pyrénées : Gotein (canton de Mauléon), 150 m. Mars. Vallon boisé et frais orienté est-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 62-140-143-158-189.

2. Basses-Pyrénées : Aussuruc (canton de Mauléon), 250 m. Mars. Pente couverte de buissons devant la grotte d'Aussuruc. Exposition nord. Sol brun sur roche-mère calcaire. 143-194.

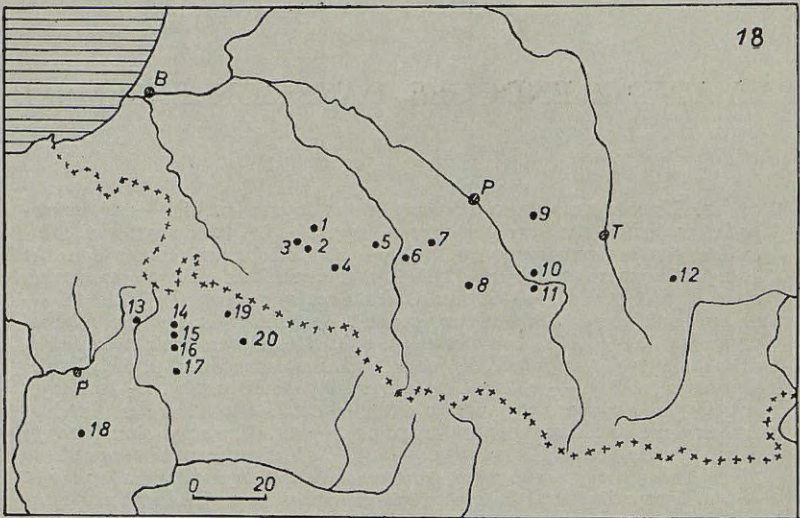


Fig. 18. — Carte des prélèvements de la région pyrénéenne occidentale (nos 1 à 20).

3. Basses-Pyrénées : Ossas (canton de Tardets-Sorholus), 250 m. Mars. Pied d'une vieille haie, exposition nord-ouest, rive droite du Gave. Alluvions récentes argilo-calcaires. 114-140-156-171.

4. Basses-Pyrénées : Montory (canton de Tardets-Sorholus), 300 m. Mars. Pente couverte de broussailles, versant nord. Sol brun sur roche-mère calcaire. 62-98-140.

5. Basses-Pyrénées : Féas (canton de Aramitz), 250 m. Talus herbeux avec broussailles, exposition nord-ouest. Sol brun dégradé par gleyification. 62.

6. Basses-Pyrénées : Saint-Christau (canton d'Oloron-Sainte-Marie), 350 m. Mars. Talus couvert de buis et de broussailles, exposition nord-ouest. Sol brun forestier sur schistes. 4-62.

7. Basses-Pyrénées : Belair près Lasseubetat (canton de Lasseube), 400 m. Mars. Talus boisé et humide, exposition nord-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 140-152.

8. Basses-Pyrénées : Louvie-Juzon (canton de Arudy), 500 m. Mars. Talus couvert de buis et d'arbustes, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 117-140-143-155.

9. Basses-Pyrénées : Soumoulou (canton de Pontac), 400 m. Mars. Talus boisé de taillis sous futaie, exposition ouest. Sol brun forestier peu épais sur alluvions anciennes siliceuses avec galets. 140.

10. Hautes-Pyrénées : Saint-Pé-de-Bigorre, 500 m. Mars. Doline boisée, versant nord, devant la grotte de Montalivet. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire.

11. Hautes-Pyrénées : Rieulhès (canton de Saint-Pé-de-Bigorre), 350 m. Mars. Talus couvert de broussailles et buis, versant nord-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 85-101-142-156.

12. Hautes-Pyrénées : Lanespède (canton de Tournay), 350 m. Mars. Pente boisée de taillis sous futaie, versant nord. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire. 61-114-142-155.

13. Navarre : Erro (à 25 km au nord-ouest de Pamplune), 800 m. Mars. Pente couverte de buissons entrecoupée de pelouses, exposition ouest. Rendzine dégradée sur roche-mère marneuse.

14. Navarre : Arietta (à 10 km à l'est de la précédente localité), 700 m. Mars. Pente boisée de taillis sous futaie, exposition nord-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire. 171.

15. Navarre : Imicoz (près de la précédente localité), 600 m. Mars. Pente herbeuse avec buis et buissons épars, exposition est. Rendzine dégradée sur roche-mère marneuse. 75.

16. Navarre : Arcé (à une vingtaine de km à l'est de Pamplune), 500 m. Mars. Gorge couverte d'arbustes touffus, exposition est. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 70-71.

17. Navarre : Aoiz (à une dizaine de km au sud de la précédente localité), 500 m. Mars. Pelouse sèche avec plantation de très jeunes pins, exposition est. Rendzine grise sur calcaire tendre. 14.

18. Navarre : Garinoain (à 25 km au sud de Pamplune), 450 m. Mars. Au pied d'oliviers. Alluvions récentes argilo-calcaires. 102.

19. Navarre : Orbaiceta (dans la haute vallée du Rio Iraty), 1 000 m. Mars. Taillis sous futaie, exposition est. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 178-194.

20. Navarre : Abaurrea alta (à 20 km au sud-ouest du pic d'Orhy), 1 200 m. Mars. Fond d'une doline plantée de buis sur un versant est. Rendzine dégradée de couleur grisâtre sur calcaire marneux. 31-114.

B. — Régions pyrénéenne et sous-pyrénéenne centrales

(fig. 19)

21. Hautes-Pyrénées : Capvern (canton de Lannemezan), 600 m. Mars. Pente couverte de taillis sous futaie, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère argileuse. 142.

22. Hautes-Pyrénées : Labarthe-de-Neste, 600 m. Juillet. Sous-bois en vieille futaie, alluvions anciennes recouvertes d'un sol brun forestier. 187.

23. Hautes-Pyrénées : Tramezaigues (canton de Vieille-Aure), 850 m. Juillet. Pente herbeuse avec buis et buissons épars, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 112-128-151.

24. Haute-Garonne : Montréjeau, 500 m. Mars. Talus dans un taillis sous futaie, exposition nord-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire 139-145.

25. Haute-Garonne : Cazaunous (canton d'Aspet), col des Ares, 780 m. Juillet. Sous-bois en forêt de hêtres (vieille futaie), versant nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 13-47-139-154.

26. Haute-Garonne : Arbas (canton d'Aspet), entrée de la grotte de Gourgue, 500 m. Juin. Talus du vestibule de la grotte laquelle s'ouvre en forêt de hêtres (vieille futaie), sur un versant nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 13-26-48-110-145.

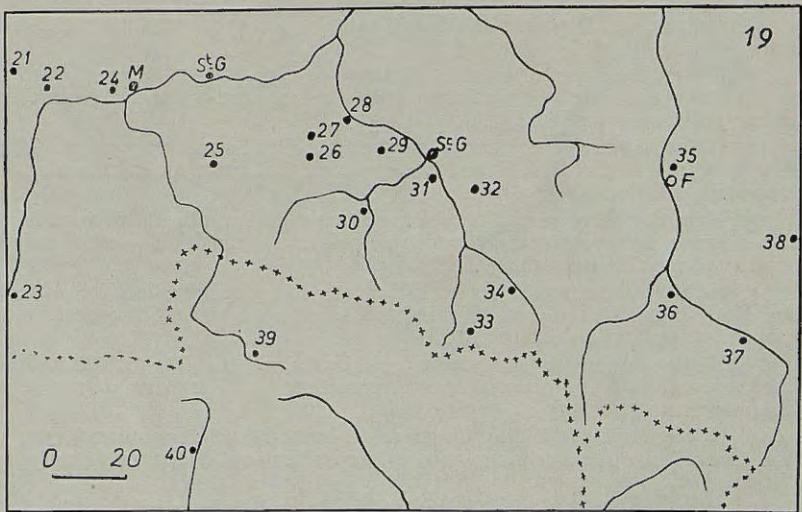


Fig. 19. — Carte des prélèvements de la région pyrénéenne centrale (nos 21 à 40).

27. Haute-Garonne : Castelbiague (canton de Salies-du-Salat), 350 m. Juin. Talus boisé exposé au nord. Sol brun forestier avec suintements. 13-20-28-31-48-113-115-171.

28. Ariège : Lacave (canton de Saint-Lizier), 350 m. Mai. Pente boisée de taillis touffus, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère argileuse. 61-157-164.

29. Ariège : Cazavet (canton de Saint-Lizier), 500 m. Juin. Pente couverte de futaie (chênes et hêtres) avec sous-bois de buis en forêt de Lestelas, exposition nord-est. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 47-101-113-171-194.

30. Ariège : Salsein (canton de Castillon), 600 m. Février. Talus boisé exposé au nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 13-47-97-107-139.

31. Ariège : Lacourt (canton de Saint-Girons), 500 m. Juin. Sous-bois en forêt de hêtres (vieille futaie), humus abondant, exposition nord. Arène sur sol granitique frais. 47-76-112-170.

32. Ariège : Riverenert (canton de Saint-Girons), 500 m. Juin. Talus boisé avec buis, exposé au nord. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire. 13-31-47-61-103-117-147-157-171.

33. Ariège : Salau (canton d'Oust), 1 500 m. Septembre. Pente en bordure d'un névé semi-permanent au fond du cirque d'Anglade, exposition nord. Localité exceptionnellement froide pour son altitude, présentant une faune épigée de haute montagne. Sol alpin humique mélangé d'éboulis et blocs de toute taille en majorité calcaires ou schisteux. 5.

34. Ariège : Ercé (canton d'Oust), 700 m. Avril. Pente boisée de taillis sur la rive gauche du Garbet, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 46-66-112-114-117-142-144-147-194.

35. Ariège : Foix, 450 m. Mars. Pente d'éboulis boisée au pied d'une falaise, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 48-73-144-171-194.

36. Ariège : Ussat-les-Bains (canton de Tarascon-sur-Ariège), 350 m. Juin. Talus d'entrée de la grotte de Lombrive, exposition nord. Rendzine dégradée sur roche-mère calcaire. 104-142-183.

37. Ariège : Luzenac (canton des Cabannes), 650 m. Avril. Pente herbeuse plantée de frênes avec buissons épars, exposition nord. Rendzine dégradée sur roche-mère calcaire tendre. 58-113-134-150.

38. Ariège : Bélesta (canton de Latour-de-France), 500 m. Février. Pente herbeuse avec buissons près de la résurgence de Fontestorbe, exposition nord. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 144.

39. Province de Lerida : Salardu (val d'Aran), 1 250 m. Novembre. Pente herbeuse avec touffes de buis, exposition nord-ouest. Rendzine brune dégradée.

40. Province de Huesca : Bono (haute-vallée de la Noguera Ribagorzana), 1 000 m. Novembre. Talus avec buis et buissons exposition est. Rendzine brune dégradée. 31-73-81-82-87-133-142.

C. — Régions pyrénéenne et sous-pyrénéenne orientales ;
Massif de Montserrat

(fig. 20)

41. Aude : Saint-Martin-Lys (canton de Quillan), 400 m. Décembre. Talus en taillis de chêne assez clair, exposition nord-est. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 48-75-79.

42. Aude : Carcanières-les-Bains (canton de Quérigut), 950 m. Novembre. Sous-bois en forêt de hêtres (vieille futaie) avec épaisse couche d'humus, exposition ouest. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire. 27-75-76-104-109-132.

43. Pyrénées-Orientales : Valcebolère (canton de Saillagouse), 1 400 m. Novembre. Pente avec buissons et buis, exposition nord-est. Rendzine noire dégradée. 124-188.

44. Pyrénées-Orientales : Bouleternère (canton de Vinça), 250 m. Avril. Au pied d'oliviers, dans un vallon, exposition nord-est. Rendzine grise dégradée sur calcaire tendre. 12-161.

45. Pyrénées-Orientales : col de Llauro (canton de Thuir), 350 m. Mars. Pente boisée, exposition est, dans le lit d'un petti ruisseau à sec. Rendzine noire dégradée. 18.

46. Pyrénées-Orientales : Céret, 250 m. Vallon planté de chênes-lièges et de broussailles, exposition ouest. Rendzine noire dégradée sur roche-mère calcaire tendre. 69.

47. Pyrénées-Orientales : Montbolo (canton d'Arles-sur-Tech), 700 m. Avril. Pente couverte de taillis de chênes-verts, exposition nord. Sol brun avec suintements sur roche-mère rubéfiée. 2-18-50-63-113-123-174-191.

48. Pyrénées-Orientales : L'Albère (canton de Céret), 800 m. Décembre. Pente couverte de taillis de chênes verts et de chataigniers, versant sud, au-dessous du col de l'Ouillat. Sol brun sur roche-mère schisteuse. 2-86-116-118-154-159.

49. Pyrénées-Orientales : Le Perthus (canton de Céret), 350 m. Décembre. Talus avec suintements dans un taillis de chataigniers et de chênes verts. exposition nord-ouest. Sol brun sur *Terra Rossa*. 30-51-92-182.

50. Pyrénées-Orientales : Port-Vendres, cap Béar, 20 m. Décembre. Garrigue calcaire exposée aux embruns. Sol rouge sur *Terra Rossa*. 35-169.

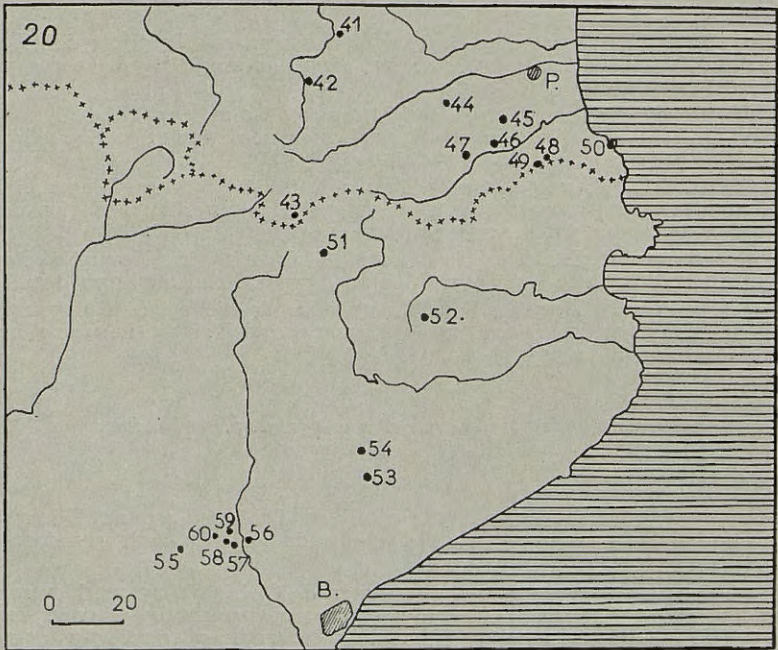


Fig. 20. — Carte des prélèvements de la région pyrénéenne orientale et de Catalogne (nos 41 à 60).

51. Espagne; province de Gérone : Ribas de Fréser, 900 m. Novembre. Talus boisé avec buis, exposition est. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. 9-32-52-82-104-108-121-137-192.

52. Espagne, province de Gérone : Olot, 450 m. Décembre. Sol couvert de broussailles à la limite des terres cultivées. Sol brun-noir à la lisière d'une nappe de cendres volcaniques. 31-33-192.

53. Province de Barcelone : Figaro (à 15 km au nord de Granollers), 300 m. Janvier. Au pied d'oliviers. Sol brun sur *Terra Rossa*. 10-38-53-93-98-125-127-177-192.

54. Prov. de Barcelone : Ayguafreda (à 20 km au sud de Vich), 400 m. Pente ouest couverte de taillis. Sol brun sur *Terra Rossa*. 53-122-177.

55. Prov. de Barcelone : Igualada (à l'ouest du massif de Montserrat), 600 m. Au pied d'oliviers. Sol brun-rouge sur *Terra Rossa*. 36.

56. Prov. de Barcelone : Monistrol, au pied du massif de Montserrat, 250 m. Avril. Vallon orienté au nord. Au pied d'oliviers. Sol rouge sur *Terra Rossa*. 11-37-43-169-178.

57. Prov. de Barcelone : Montserrat, 700 m. Avril. Ravin planté de chênes verts, exposé au nord, à 1 km à l'ouest du monastère. Rendzine noire dégradée sur roche-mère calcaire. 11-43-103-135.

58. Prov. de Barcelone, Sainte-Cécile, 600 m. Avril. Ravin très ombragé planté de chênes-verts, exposition nord. Rendzine noire dégradée sur roche-mère calcaire. 11-43-122-138.

59. Prov. de Barcelone : Montserrat, Font dels Monjos, 600 m. Avril. Ravin planté de chênes verts, exposition nord. Rendzine noire dégradée sur roche-mère calcaire. 11-43-192.

60. Prov. de Barcelone : Montserrat, carrefour des routes de Manresa et de Lerida (extrémité nord du massif), 600 m. Avril. Talus avec suintements, exposition nord-est. Sol brun sur *Terra Rossa*. 3-11-37-43.

D. — *Plaine du Languedoc et bordure sud du Massif Central*

(fig. 21)

61. Haute-Garonne : Toulouse, Jardin Royal, 150 m. Février. Terre au contact d'un cèdre déraciné par les intempéries. Alluvions anciennes et remblai. 44-45-91-95-96-130-152-170.

62. Haute-Garonne : Vieille-Toulouse (canton de Toulouse), 160 m. Mars. Petit ravin frais et boisé (taillis sous futaie) orienté est-ouest. Sol brun forestier légèrement dégradé par gleyification sur roche-mère argileuse (Mollasse). 1-17-58-77-115-141-145-156-171-193.

63. Haute-Garonne : Garidech (canton de Montastruc), 190 m. Mars. Fond humide d'un petit vallon couvert de bois taillis et orienté nord-sud. Sol brun forestier sur roche-mère argilo-calcaire. 17-106-158-168.

64. Haute-Garonne : Montgiscar, 180 m. Avril. Talus frais et boisé exposé au nord-est. Sol brun sur roche-mère argileuse. 16-25-31-58-113-160-171-181.

65. Haute-Garonne : Caraman, 270 m. Décembre. Culture de maïs. Terre au pied des maïs coupés. Sol brun sur roche-mère argileuse. 33-85-90-106-153.

66. Aude : La Bastide-d'Anjou (canton de Castelnaudary), 190 m. Mai. Seuil de Naurouze près de l'obélisque de Riquet. Paturages avec arbres épars et buissons. Sol brun sur roche-mère argilo-calcaire. 58-74.

67. Aude : Villepinte (canton de Castelnaudary), 130 m. Mai. Talus au bord du canal du Midi bordé de gros platanes. Sol brun sur roche-mère argilo-calcaire. 58-67-186.

68. Aude : Limoux, 180 m. Mai. Talus boisé au milieu de paturages. Sol brun sur roche-mère argilo-calcaire. 58-119-190.

69. Aude : Alzonne, 130 m. Mai. Talus frais couvert de broussailles, sous de grands arbustes au bord d'une prairie. Sol brun sur roche-mère argilo-calcaire. 17-58-77-94-103-115-168-170-171-193.

70. Aude : Montlaur (canton de Lagrasse), 330 m. Mars. Pelouse avec figuiers, versant sud de la montagne d'Alaric. Rendzine grise sur calcaire tendre. 58-78-167.

71. Tarn : Castelnaud-de-Montmirail, forêt de la Grésigne, 400 m. Février. Talus exposé à l'est sous futaie avec épaisse couche d'humus. Sol brun forestier sur grès. 64-89-149-171.

72. Tarn-et-Garonne : Saint-Antonin, 150 m. Octobre. Talus couvert de broussailles au pied d'une falaise calcaire. Sol brun forestier sur roche-mère calcaire. Exposition nord. 58-146-194.

73. Tarn-et-Garonne : Caylus, 300 m. Octobre. Causse avec buissons épars. Sol brun sur roche-mère calcaire. 162-184.

74. Tarn-et-Garonne : Saint-Projet (canton de Caylus), 160 m. Octobre. Talus boisé à l'entrée de la grotte de Saint-Géry, exposition est. Sol brun sur roche-mère calcaire. 64-84-136-146-163-170-194.

75. Haute-Garonne : Saint-Ferréol, 450 m. Avril. Talus boisé, exposition nord-ouest. Sol brun forestier sur roche-mère schisteuse. 103-115-118-150-168-170-171.

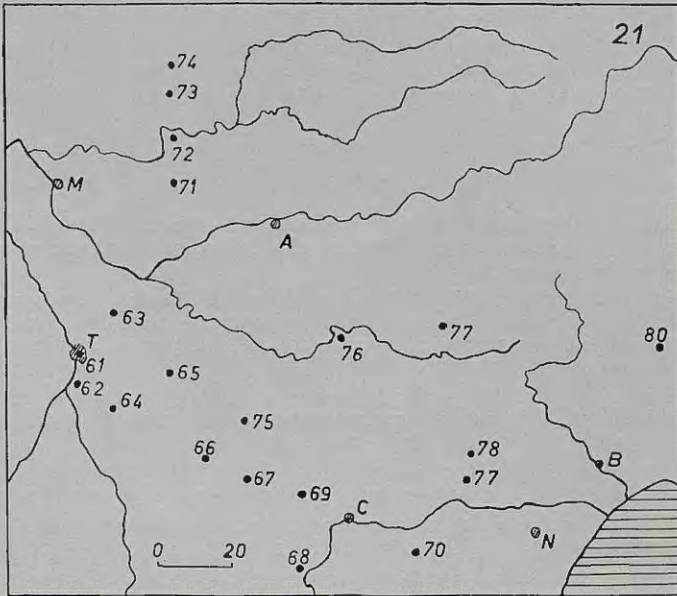


Fig. 21. — Carte des prélèvements de la plaine du Languedoc et de la bordure sud du Massif Central (nos 61 à 80).

76. Tarn : Lacrouzette (canton de Roquecourbe), 450 m. Décembre. Talus boisé sous futaie, exposition nord-ouest. Arène sur sous-sol granitique. 21-78-185.

77. Tarn : Lacaune, 1 000 m. Décembre. Lande couverte de bruyères. Podzol. 181.

78. Hérault : Minerve (canton d'Olonzac), 250 m. Mai. Fond d'un ravin couvert de garrigues, orienté sud-nord. Sol rouge sur *Terra Rossa*. 15.

79. Hérault : Azillanet (canton d'Olonzac), 100 m. Mai. Boqueteau au milieu des vignes. Sol brun sur *Terra Rossa*. 58-162.

80. Hérault : Clermont-l'Hérault, 100 m. Octobre. Talus herbeux au milieu des vignes. Sol d'alluvions récentes. 165.

E. — Région méditerranéenne orientale

(fig. 22)

81. Yougoslavie, Macédoine : Katlanovo (30 km sud-est de Skoplje), 700 m. Mai. Pente boisée de taillis de chênes sur versant nord-ouest. Sol brun sur roche-mère rubéfiée. 24-59-120-172-175.

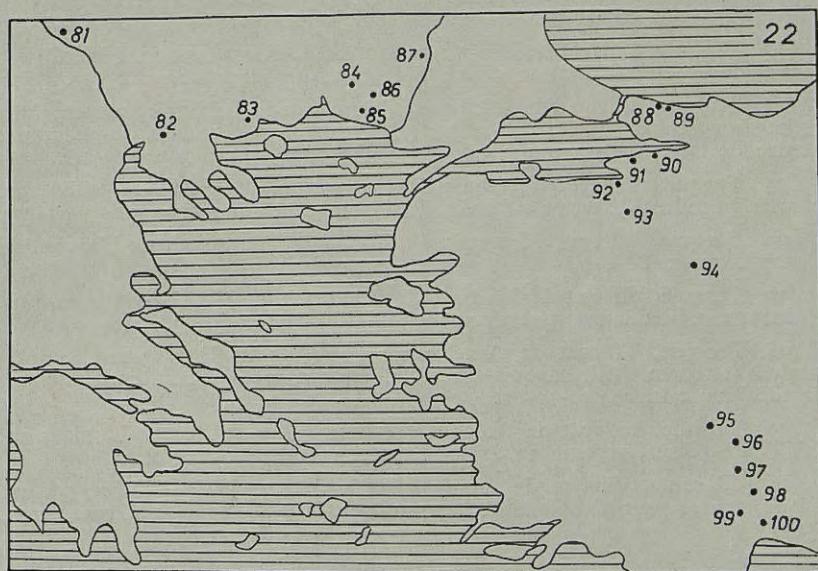


Fig. 22. — Carte des prélèvements de la région méditerranéenne orientale (nos 81 à 100).

82. Grèce, Macédoine : Ayos Vasilos, rive sud du lac Koronia, 100 m. Avril. Lande avec Asphodèles sur terrain d'alluvions siliceuses récentes. 166.

83. Grèce, Macédoine : à 10 km est de Kavalla, 250 m. Mai. Lisière d'un bois, taillis clair de chênes nains, versant nord. Sol rouge sur *Terra Rossa*. 22.

84. Grèce, Thrace : Sapé, 400 m. Avril. Paturages sur versant nord. Sol noir sur roche-mère volcanique en bordure d'une petite coulée de lave. 34-80-175.

85. Grèce, Thrace : Makri, 400 m. Avril. Ravin avec ruisseau sur une pente sud-est couverte de maquis. Sol brun sur *Terra Rossa*. 57-83-180.

86. Grèce, Thrace : Mesti, 300 m. Mai. Garrigue calcaire sèche, versant nord. Rendzine grise dégradée sur roche-mère calcaire. 29-39.

87. Grèce, Thrace : Lykophi, 150 m. Mai. Pente couverte de maquis, versant est. Terrain d'alluvions récentes. 68.

88. Turquie, Villayet d'Istanbul : Silé, 80 m. Avril. Coteau couvert de maquis, au bord de la mer Noire. Versant nord. Sol brun sur *Terra Rossa*. 7-19-131.

89. Turquie, Villayet d'Istanbul : Obeylé, 100 m. Avril. Coteau couvert de paturages et de buissons, versant sud. Sol rouge sur *Terra Rossa*. 89.

90. Turquie, Villayet d'Izmit : Karamursel, 10 m. Mai. Au pied d'oliviers cultivés au bord du golfe d'Izmit. Sol brun sur *Terra Rossa*. 60-65.

91. Turquie, Villayet d'Izmit : Golçuk, 10 m. Mai. Petit ravin humide et boisé orienté sud-nord. Sol brun sur *Terra Rossa*. 65-98-126.

92. Turquie, Villayet de Bursa : Gemlik, 5 m. Mai. Au pied d'oliviers cultivés, au bord de la mer de Marmara. Sol brun sur *Terra Rossa*. 28.

93. Turquie, Villayet de Bursa : 20 km est de Bursa, 250 m. Mai. Coteau couvert de bois taillis, versant nord. Sol brun sur *Terra Rossa*. 23-99.

94. Turquie, Villayet de Eskisehir, 25 km est de Eskisehir, 900 m. Mai. Paturages avec buissons et blocs petits et moyens, au milieu d'une grande étendue de lave. Sol steppique gris sur roche-mère volcanique. 129-148.

95. Turquie, Villayet d'Afyon : Dinar, 950 m. Mai. Maigre taillis avec pelouses au milieu de terres cultivées. Rendzine grise sur marne. 41-55-82-173.

96. Turquie, Villayet d'Isparta : Burdur, 1 300 m. Rendzine blanche sur calcaire crayeux. 88-179.

97. Turquie, Villayet de Burdur : Celtiçi, 1 000 m. Mai. Lande et maquis, versant ouest. Rendzine noire dégradée sur calcaire. 42-89-99.

98. Turquie, Villayet de Antalya : col du Darim Dag (route Burdur-Antalya), 1 100 m. Mai. Maquis assez clair près d'une source. Rendzine noire dégradée sur calcaire. 40-54-111.

99. Turquie, Villayet de Antalya : 25 km ouest de Korkuteli, 1 200 m. Mai. Pente boisée, versant nord. Sol brun sur *Terra Rossa*. 30.

100. Turquie, Villayet de Antalya : 35 km au nord de Antalya, 300 m. Mai. Coteau couvert de bois taillis, versant nord-est. Sol brun sur *Terra Rossa*. 8-56-72.

2. ARTHROPODES RECUEILLIS : RÉSULTATS GLOBAUX

A. — Régions pyrénéenne et sous-pyrénéenne occidentales

XI. NOMBRE D'ARTHROPODES RÉCOLTÉS

Numéros de la Station	ARTHROPODES																			
	1. Paupodés	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (<i>imagos</i>)	10. Coléoptères (<i>larves</i>)	11. Diptères (<i>larves</i>)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
1		3	6		110	3			21	6			5	6			149	1		310
2		4	2		97				6		2		2	2			79			192
3	1	10	8	2	147	6			5	17	4		7	6			172	5		390
4		1	2		72				4		1		5				69	2		156
5		1	3	2	69	3			1	1			9				131			220
6		1	7	1	39				2	2	2			5	1		42			102
7		4	2		70				6	3		1	3				121			210
8		3	4	7	69				18	2					1		89	2		195
9		2	5		48				1	1			16	4			57			134
10			1		66					3	29						82			181
11		1	22	1	86				6	1			7				76	10	2	212
12			18		280		1		22	3	1		5	5			128			463
13			5		41				2	2	6		8	4			60			126
14		2	6	1	44	2			2	4			1	1			196	2		260
15		14	5	1	36	3		3	1	1			14	5			126			209
16		7	22		79				2	4	1		14				180			309
17		18	5	1	39			1	1	1			35				48			148
18		3	3	1	85				1	1	7		1				67	1		169
19		1	7		180	17			8	15				1			196	2		427
20		6	6	2	128				4	4							212			362
TOTAL	1	81	139	19	1785	34		5	111	76	46	1	129	39	2		2280	17	10	4775

B. — Régions pyrénéenne et sous-pyrénéenne centrales

XII. NOMBRE D'ARTHROPODES RÉCOLTÉS

Numéro de la Station	Arthropodes																			
	1. Paupopodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protozoaires	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imago)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
21			10	4	77				7	5							53	2		158
22		3	2	3	112				1	1							110			239
23		7	3	1	83	2	1	2	2	2	1			5			92			195
24		5	5		104				2	2	2			9	5		210			342
25		14	2	2	111				9	9	1				2		123		1	266
26		12	5	9	213	4		6	8	2	6				1		232	4	4	506
27		5	3	2	91				12	1				6	7	1	133	2	2	265
28	I	20	7	1	74			1	6	6	6			10	1		66			193
29		12	4	2	69	5			9	3	2			4	5		82	2	1	200
30		2	2		85		I	2	8	1				7		I	77		4	190
31		5	2		92	4			6	2				4			119	2	3	239
32	I	5	4	3	99	7			11		2			2	2	2	138	2	3	281
33			1		28				4	2	9			3			208			255
34		22	7	1	205	12		2	7	4	5			14	6		171	2		458
35		18	3		122	22		3	18	5				16		I	297			505
36		9	7	1	112				12	2	4			22	I	I	107		4	283
37	I	37	19	3	160	2			3	1	1			18	5		75	1		326
38		5	2		34				1		4				4		52			102
39			1	2	57		I			5	2			24			145			237
40		4	5	2	93			3	11	3		I		7	6		83	I		219
TOTAL	3	185	94	36	2 021	58	3	19	137	38	46	1	137	58	8	2	2 573	18	22	5 459

C. — Régions pyrénéenne et sous-pyrénéenne orientales

XIII. NOMBRE D'ARTHROPODES RÉCOLTÉS

Numéros de la Station	Arthropodes																			
	1. Paupodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imagos)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
41		2	6	3	67	3		2	5				6	1			81	2	1	179
42		10	2		110	6			14	2	5						127	2		278
43		4	4	1	91			1	2	2	1		7				80		2	193
44	1	11	8		72		1		6	3	2		32	2			122			260
45		4	4		106				3	10	9	1	12	4			95			248
46		9	2		76				4	4	9	2		8			84		2	196
47		7	3	4	80	4		5	12	5	5				2		189	3		314
48		18	10		66				9	6			14		1		72		1	197
49		6		6	87			1	9			1			1		66			177
50		2	3		86				2	4			5	2			68			172
51	1	7	3		87	21		4	14	6	1		5		1	4	129	4	2	289
52		3	3	1	69				10	1			7				27			121
53		9	13		146	7		8	11	2			34	7			207	1	4	449
54		7	2		33				6	8	4		12	3	1		96			172
55		13	3		184	4		1	2	3			8				198	2	2	420
56		5	5	1	97				9	1			56				303	3		480
57	1	56	3		109	14			3	7	2		5				79			279
58		45	5		242	6			7	4			11	2			128	2	1	453
59		60	15		176	1			6	4			15	6			241	1	2	527
60	1	19	4	1	142	5			12	4	2	1	14	5			79			289
TOTAL	4	297	98	17	2 126	71	1	22	146	79	29	2	238	45	3	7	2 471	20	17	5 693

D. — *Plaine du Languedoc et bordure sud du Massif Central*

XIV. — NOMBRE D'ARTHROPODES RÉCOLTÉS

Numéro de la Station																				
	1. Paupopodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (<i>imagos</i>)	10. Coléoptères (<i>larves</i>)	11. Diptères (<i>larves</i>)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
61		2	3		22				14											73
62		7	12	3	89	2			18	6			2	5			30			252
63	1	6	4	2	32	1		3	4	2	3		2	1		1	94	3	5	252
64		9	6	6	106	2			15	7	5		9	3		2	64	2	2	238
65		88	5		85	1			7	4	1			1			39			233
66			2	5	27			1	2	3			19	7			38	1		105
67		4	7		30				3				17	3			26			90
68		7	2		47				9	1	2		8				32			108
69		3	9	5	42	5	1	1	11	2	2		2	1			71	3	3	163
70			1		22				3	1			20	1			63			111
71		3	5		22	2		2	7	2			10	4		1	43	3		104
72		5	2	4	54	6			3	3			2	6			47	1	2	134
73		6	5	2	24	1			8	3			17	3			35			104
74		9	4	4	48			2	9	2	2	1		1			59	2	6	149
75		10	4	2	34	3			11	1	1			1		1	26			97
76		2	2	1	54	2			7	1			10	1		2	57			139
77		9	4	4	77	1			3	5	1		7	6			44	2		164
78		5	7		50			2	7	1	1	1	5				69	1	3	152
79		12	1		22				4	3			7	1			32			82
80		18	3		26				1	2			16	8			29			103
TOTAL	1	205	88	38	913	26	1	14	146	45	19	5	154	52	6	7	934	17	25	2 696

E. — Région méditerranéenne orientale

XV. NOMBRE D'ARTHROPODES RÉCOLTÉS

Numéro de la Station	Arthropodes																			
	1. Paupodés	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imago)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
81		3		4	47	2		4	6		1						52			119
82		1		5	27	3		3	3		1		7				37			90
83		2	3	6	39			3	0				1	2			58	3		123
84			1	4	46	2		1	5	3			14				35			112
85		9	5	3	55	6			6	2	2		7	1			46			142
86			3	8	23				2	2	5						38	1		83
87		1	1		30				1	1							49	3		85
88				5	34				5	3	1			9	5		44	1	1	106
89		1	4	12	25			2	2	2			26	5			44			119
90		4	3		47			1	6	3			6	3			44	1	2	119
91	4	7	2	4	59	4		2	4	5	2		3	3			47	5		148
92			2		34			1	4	2	1	1					30			75
93		4		1	30				2	1		1		5	2		32	2		80
94			6	5	66				4	1	1		3	2		1	65	3	2	156
95		2	2	3	46			2	6	2	2		9			2	59	1	1	137
96		1	5		59	2		5	2	3				4			46			128
97		5	2	4	44			2	6	4			5		1	1	60	2		137
98		4	5	4	42			16	6	2			3		3		57	3	2	147
99					23	8		1	2	6			2				35			80
100			1	2	57			2	5	1		2	1	3			39	3		113
TOTAL	4	44	45	70	833	27		42	83	45	14	4	101	21	5	5	905	23	14	2 285

XVI. RÉCAPITULATION

Région	Région																			TOTAL
	1. Paupodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imagos)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudo-scorpions	19. Isopodes terrestres	
A	1	81	139	19	1 785	34		5	111	76	46	1	129	39	2		2 280	17	10	4 775
B	3	185	94	36	2 021	58	3	19	137	38	46	1	137	58	2		2 573	18	22	5 459
C	4	297	98	17	2 126	71	1	22	146	79	29	2	238	45	3		2 471	20	17	5 693
D	1	205	88	38	913	26	1	14	146	45	19	5	154	52	6		934	17	25	2 696
E	4	44	45	70	833	27		42	83	45	14	4	101	21	5	5	905	23	14	2 285
TOTAL	13	812	464	180	7 678	216	5	102	623	283	154	13	759	215	24	21	9 163	95	88	20 908

Nous avons récolté au total 20 908 Arthropodes dans 100 prélèvements de chacun 8 dm³ ce qui donne une densité moyenne de 26 Arthropodes par dm³.

Nos chiffres font donc apparaître pour le sol une faune sensiblement moins dense que celle inventoriée dans l'humus ou la litière par d'autres auteurs (FRANZ, 1950; DELAMARE, 1951). Cela n'a rien d'étonnant car le sol constitue un milieu bien différent de ceux qui le recouvrent.

3. POURCENTAGE DES PRINCIPAUX GROUPES REPRÉSENTÉS

XVII. POURCENTAGE PAR RÉGION DES PRINCIPAUX GROUPES REPRÉSENTÉS
DANS LA FAUNE ENDOGÉE

GROUPE	Région				
	A	B	C	D	E
Symphyles	1,70	3,39	5,21	7,60	1,92
Chilopodes	2,91	1,72	1,72	3,26	1,97
Diplopodes	0,40	0,67	0,30	1,41	3,06
Collemboles	37,38	37,02	37,34	33,86	36,46
Protozoaires	0,71	1,06	1,25	0,96	1,18
Diploures	0,10	0,35	0,38	0,52	1,84
Coléoptères (imagos)	2,32	2,51	2,56	5,42	3,63
— (larves)	1,59	0,70	1,39	1,67	1,97
Diptères (larves)	0,96	0,84	0,51	0,70	0,61
Hyménoptères	2,70	2,51	4,18	5,71	4,42
Hémiptères	0,82	1,06	0,79	1,93	0,92
Acariens	47,75	47,13	43,40	34,64	39,61
Pseudo-Scorpions	0,36	0,33	0,35	0,63	1,09
Isopodes terrestres	0,21	0,40	0,30	0,93	0,61
TOTAL	99,91	99,69	99,68	99,24	99,29

Les Chilopodes et Diplopodes rencontrés dans le sol sont presque toujours de jeunes ou même de très jeunes individus, absolument indéterminables. Les Hyménoptères sont en quasi-totalité des Formicidae, dont beaucoup de *Ponerinae*. Cependant il nous est arrivé de récolter dans le sol de très petits Hyménoptères parasites (Chalcidiens) aptères ou parfois ailés. Les Pseudo-Scorpions et les Isopodes terrestres sont très souvent des jeunes. Quant aux larves de Coléoptères rencontrées, elles appartiennent presque toutes à des *Carabidae*, des *Staphylinidae* ou des *Elateridae*.

Les Tardigrades ne sont pas représentés dans nos récoltes. Dans le sol, ces animaux se rencontrent en effet seulement dans l'humus et dans les couches très superficielles (5 cm), qui presque toujours sont essentiellement formées d'humus (MIHELIC 1952). Nous avons toujours éliminé ces parties superficielles dans nos récoltes. Les Tardigrades sont en réalité des muscicoles et des humicoles qui, comme tous les animaux habitant ces milieux, peuvent exceptionnellement atteindre le sol. Mais les Tardigrades ayant la possibilité de survivre dans un milieu qui se dessèche ont probablement moins tendance à s'enfoncer dans le sol en période de sécheresse que les autres humicoles.

4. COLÉOPTÈRES RÉCOLTÉS DANS LES 100 PRÉLÈVEMENTS ÉTUDIÉS (IMAGOS)

XVIII. LISTE NOMINATIVE DES COLÉOPTÈRES RÉCOLTÉS

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
Fam. <i>CARABIDAE</i>					
1. <i>Clivina collaris</i> Herbst.				62	
2. <i>Reicheia lucifuga</i> Saulcy. (fig. 23)			47-48		
3. — <i>Zariquieyi</i> Hold.			60		
4. <i>Trechus quadristriatus</i> Schr.		22-31			
5. — <i>Abeillei</i> subsp. <i>Reyi</i> Coiff.		33			
6. — <i>distigma</i> Kiessw.	4				
7. <i>Winklerites (Parvocaeus) turcicus</i> Coiff.					88
8. — — <i>anatolicus</i> Coiff.					100
9. <i>Microtyphlus (s. st.) Zariquieyi</i> C. Bol.			51		
10. — — <i>Ganglbaueri</i> Breit.			53		
11. — — <i>Espanoli</i> Coiff.			56-57-58		
			59-60		
12. — — <i>rialensis</i> Guill.			44		
13. <i>Microtyphlus (Hypotyphlus) Pandellei</i> Saulcy.		25-26-27			
		30-32			
14. — — <i>navaricus</i> Coiff.	17				
15. <i>Anillus minervae</i> Coiff.				78	
16. — <i>sulcatellus</i> Coiff.				64	
17. — <i>caecus</i> J. Duv.				62-63-69	
18. — <i>convexus</i> Saulcy.			45-47		
19. <i>Turkanillus Strinatii</i> Coiff.					88
20. <i>Bradycellus verbasci</i> Duft.		27			
21. <i>Metabletus foveatus</i> Fourc.				76	

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
Fam. STAPHYLINIDAE					
22. <i>Micropeplus (Arrhenopelplus) thracicus</i> Coiff.					83
23. — — — <i>turcicus</i> Coiff.					93
24. — — — <i>denticollis</i> Coiff.					81
25. <i>Micropeplus (s. st.) staphylinoides</i> Marsh.				64	
26. <i>Phloeocharis (Scotodytes) Winkleri</i> Scheerp.		26			
27. — — — <i>pusillus</i> Coiff. (fig. 25)			42		
28. <i>Oxytelus sculpturatus</i>		27			92
29. — — — <i>inustus</i> Grav.					86
30. — — — <i>speculifrons</i> Kr.			49		99
31. — — — <i>tetracarinatus</i> Block.	20		52	64	
32. <i>Platystethus capito</i> Heer.		27-32-40	51		
33. — — — <i>nitens</i> Sahlb.			52	65	
34. <i>Cyrtotyphlus thracicus</i> Coiff.					84
35. <i>Entomoculia (s. st.) Mayeti</i> Norm.			50		
36. — — — <i>nov. sp.</i> (femelle)			55		
37. — — — (<i>Stenotyphlus</i>) <i>serratensis</i> Coiff.			56-60		
38. — — — <i>senyensis</i> Coiff.			53		
39. <i>Allotyphlus Strinati</i> Coiff.					86
40. — — — <i>montanus</i> Coiff.					98
41. — — — <i>pisidicus</i> Coiff.					95
42. — — — <i>turcicus</i> Coiff.					97
43. <i>Paratyphlus serratensis</i> Coiff.			56-57-58 59-60		
44. <i>Mesotyphlus regalis</i> Coiff.				6I	
45. <i>Leptotyphlus (s. st.) Irenae</i> Coiff.				6I	
46. — — — <i>anchorifer</i> Coiff.		34			
47. — — — <i>pyrenaicus</i> Coiff. (fig. 29)		25-29-30 31-32			

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
48. — — <i>arbasanus</i> Coiff.		26-27			
49. — — — <i>Normandi</i> Coiff.		35	41		
50. — — — <i>gracilis</i> Coiff.			47		
51. — — — <i>orpheus</i> Coiff.			49		
52. — — — <i>ribasensis</i> Coiff.			51		
53. — — — <i>senyensis</i> Coiff.			53-54		
54. <i>Kenotyphlus turcicus</i> Coiff.					98
55. — — — <i>pisidicus</i> Coiff.					95
56. — — — <i>pamphilicus</i> Coiff.					100
57. <i>Egeotyphlus thracicus</i> Coiff.					85
58. <i>Gynotyphlus perpusillus</i> subsp. <i>garumnicus</i> Coiff.		37		62-64-66 67-68-69 70-71-72	
59. — — — — <i>macedonicus</i> Coiff.					81
60. — — — — <i>turcicus</i> Coiff.					90
61. <i>Octavius pyrenaeus</i> Fauv.	12	28-32			
62. — — — <i>confusus</i> Coiff. (fig. 26)	I-4-5-6				
63. — — — <i>crenicollis</i> Fauv.			47		
64. — — — <i>lichtensteini</i> Lav.				71-74	
65. — — — <i>asiaticus</i> Coiff.					90-91
66. — — — <i>major</i> Coiff.		34			
67. <i>Scopaeus laevigatus</i> Gyll.				67	
68. <i>Medon fuscus</i> Mann.					87
69. <i>Medon apicalis</i> Kr.		35	46		
70. — — — <i>nigritula</i> Br.	16				
71. <i>Hypomedon politum</i> Qued.	16				
72. <i>Othius lapidicola</i> Kiessw.					100
73. — — — <i>myrmecophilus</i> Kiessw.		35-40			
74. <i>Leptacinus formicetorum</i> Maerk.				66	
75. <i>Tachyporus nitidulus</i> F.	15		41-42		
76. — — — <i>hypnorum</i> F.		31	42		

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
77. <i>Typhlocyptus Pandellei</i> Saulcy. (fig. 31)				62-69	
78. <i>Cordalia obscura</i> Grav.				70-76	
79. <i>Ilysa fugax</i> Er.		41			
80. <i>Atheta (Hydrosmectina) subtilissima</i> Kraatz.					84
81. — (<i>Philhygra</i>) <i>palustris</i> Kiessw.		40			
82. — (<i>Paramoetica</i>) <i>laticeps</i> Thoms.		40	51		
83. — — <i>complanata</i> Marsh.					85
84. — (<i>Acronota</i>) <i>parens</i> Muls et Rey.				74	
85. <i>Amischa analis</i> Grav.					
86. <i>Sipalia laticornis</i> Fauv.	II			65	
87. <i>Myrmedonia limbata</i> Payk.			48		
88. <i>Oxypoda (s. st.) opaca</i> Grav.		40			
89. — (<i>Demosoma</i>) <i>amoena</i> Fairm.				71	96
90. — (<i>Podoxya</i>) <i>induta</i> Muls et R.				65	89-97
Fam. PSELAPHIDAE					
91. <i>Mayetia Fouresi</i> Coiff.				61	
92. — <i>simplex</i> Coiff.			49		
93. <i>Trogasteropsis anophtalmicus</i> Dod.			53		
94. <i>Euplectus Duponti</i> Aubé,				69	
95. — <i>sanguineus</i> Denny.				61	
96. — <i>karsteni</i> Reich.				61	
97. <i>Pseudoplectus perplexus</i> Duv.		30			
98. <i>Biblopectus pusillus</i> Denny.			53		
99. <i>Trimium thessalonicus</i> Blatt. (?) femelle	4				91
100. — <i>Maerkli</i> Reitt.					93-97
101. — <i>Normandi</i> Jeann.	II	29			

ESPÈCES	Numéro du prélèvement Région				
	A	B	C	D	E
102. <i>Amauronyx Doderoi</i> Norm.	18				
103. <i>Parabythinus pyrenaeus</i> Saulcy.		32	57	69-75	
104. — <i>catalanus</i> Jeann.		42	51		
105. <i>Bythinus macropalpus</i> Aubé.		36			
106. <i>Arcopagus Curtisi</i> Leach.				63-65	
107. — <i>asturiensis</i> Reitt.		30			
108. — <i>serripes</i> Fauv.			51		
109. — <i>Mulsanti</i> Kiessw.			42		
110. — <i>Grilati</i> Fauv.		26			
111. <i>Tychoides pullus</i> Kiassw.					98
Fam. SCYDMAENIDAE					
112. <i>Cephemium</i> (s. st.) <i>Kiessenwetteri</i> Aubé.		23-31-34			
113. — — <i>gallicum</i> Ganglb.		27-29-37	47	64	
114. — — <i>Fairmairei</i> Jacobs.	3-12-20	34			
115. — (<i>Geodytes</i>) <i>minutissimum</i> Aubé.		27		62-69-75	
116. — — <i>caecum</i> Saulcy.			48		
117. — — <i>pyrenaeus</i> Bes.	8	32-34			
118. — — <i>Coiffaiti</i> Bes.			48	75	
119. — — <i>castelmauensis</i> Bes.				68	
120. — — (<i>Phennicium</i>) <i>aberrans</i> Bes.					81
121. <i>Neuraphes Fauweli</i> Croiss.			51		
122. — <i>subcordatus</i> Fairm.			54-58		
123. — sp.			47		
124. <i>Stenichnus scutellaris</i> Marsh.			43		
125. — <i>angustior</i> Saulcy.			53		
126. <i>Euconnus</i> (<i>Naplochus</i>) sp.					91

ESPÈCES	Numéro du prélèvement :				
	Région				
	A	B	C	D	E
127. — (<i>Microscydmus</i>) <i>africanus</i> Croiss.			53		
128. — (<i>Tetramelus</i>) <i>Pandellei</i> Croiss.		23			
129. — — sp.					94
130. <i>Scydmaenus</i> (<i>Heterognathus</i>) <i>rufus</i> Müll.				6I	
131. <i>Leptomastax lapidarius</i> Reitt.					88
Fam. LIODIDAE					
132. <i>Liodes litura</i> Steph.			42		
133. — <i>curta</i> Fairm.		40			
134. — <i>flavicornis</i> Bris.		37			
135. <i>Colenis immunda</i> Sturm.			57		
Fam. COLONIDAE					
136. <i>Colon affine</i> v. <i>confusum</i> Fairm.				74	
Fam. CATOPIDAE					
137. <i>Bathysciola penicillata</i> Jeann.			5I		
138. — <i>Zariquieyi</i> Bol.			58		
139. — <i>Schiödtei</i> Kiessw.		24-25			
140. — — subsp. <i>grandis</i> Fairm.	I-3-4 7-8-9				
141. <i>Bathysciola meridionalis</i> J. Duv.				62	
142. — <i>ovata</i> Kiessw.	II-12	2I-34 36-40			
143. — — subsp. <i>gabasensis</i> Hust.	I-2-8				
144. — <i>asperula</i> Fairm.		34-35-38			
145. — — subsp. <i>intermedia</i> Jeann.		24-26		62	
146. — — subsp. <i>Simoni</i> Ab.				72-74	
147. — <i>talpa</i> Norm.		32-34			

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
148. <i>Nargus (Demochrus) anatolicus</i> Coiff.					94
149. — — <i>anisotomoides</i> Spence				71	
Fam. PTILIIDAE					
150. <i>Nossidium pilosellum</i> Marsh.		37		75	
151. <i>Ptenidium nitidum</i> Heer.		23			
152. <i>Ptinella aptera</i> Quér.				61	
153. <i>Pteryx suturalis</i> Heer.				65	
154. <i>Acrotrichis intermedia</i> Gillm.		25	48-52		
155. — <i>fascicularis</i> Herb.	8-12				
156. — <i>Montandoni</i> Allib.	3-11				
Fam. HYDROPHYLIDAE					
157. <i>Megasternum boletophagum</i> Marsh.		28-32			
158. <i>Cryptopleurum minutum</i> F.	I			63	
Fam. HISTERIDAE					
159. <i>Abraeus globosus</i> Hofm.			48		
Fam. SCARABAEIDAE					
160. <i>Aphodius (Calamosternus) granarius</i> L.				64	
161. <i>Oxyomus sylvestris</i> Scop.			44		
162. <i>Pleurophorus caesus</i> Creutz.	7			73-79	
Fam. DRYOPIDAE					
163. <i>Esolus angustatus</i> Müll.				74	
Fam. TROSCIDAE					
164. <i>Troscus Duvali</i> Bonv.		28			

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	C	D	E
Fam. ELATERIDAE					
165. <i>Drasterius bimaculatus</i> Rossi.				80	
Fam. THORICTIDAE					
166. <i>Thorictus</i> sp. ?					82
Fam. COLYDIIDAE					
167. <i>Lyreus subterraneus</i> Aubé.				70	
168. <i>Langelandia anophthalma</i> Aubé.				63-69-75	
169. — <i>Reitteri</i> Belon.			50-56		
170. <i>Anommatus (s. st.) Diecki</i> Reitt.		31		61-69	
171. — — <i>duodecimstriatus</i> Müll.	3-14	27-29 32-35		74-75 62-64-69 71-75	
172. — — <i>dalmatinus</i> Reitt. (?)					81
173. — — nov. sp.					95
174. — (<i>Paranommatus</i>) <i>gallicus</i> Aubé. (?)			47		
175. — — <i>Matznaueri</i> J. Müll. (?)					81-84
176. — — nov. sp.	19				
177. <i>Abromus Brucki</i> Reitt.			53-54		
178. — <i>Zariquieyi</i> Dod.			56		
Fam. LATHRIDIIDAE					
179. <i>Coluocera punctata</i> Maerk.					96
180. <i>Merophysia formicaria</i> Luc.					85
181. <i>Dasycerus sulcatus</i> Brongn.				64-77	
182. <i>Cartodere elegans</i> Aubé.			49		
183. — <i>elongata</i> Curt.		36			

ESPÈCES	Numéro du prélèvement : Région				
	A	B	D	C	E
Fam. <i>CHRYSOMELIDAE</i>					
184. <i>Longitarsus parvulus</i> Payk.				73	
185. — <i>melanocephalus</i> Deg.				76	
Fam. <i>CURCULIONIDAE</i>					
186. <i>Apion (Protapion) nigrirtarse</i> Kirb.				67	
187. — (<i>s. st.</i>) <i>pisi</i> F.		22			
188. <i>Othiorrhynchus singularis</i> L.			43		
189. <i>Trachyphloeus alternans</i> Gyll.	I				
190. — <i>spinimanus</i> Germ.				68	
191. <i>Alaocephala Delarouzei</i> subsp. <i>Coiffaiti</i> Hoffm.			47		
192. <i>Raymondionymus (s. st.) Benjamini</i> Marq.			51-52 53-59		
193. — — <i>Marqueti</i> Aubé.				62-69	
194. — — <i>Perrisi</i> Grenier (fig. 34)	2-19	29-34-35		72-74	
Soit au total 623 individus appartenant à 194 espèces ou sous-espèces groupés en 85 genres répartis dans 19 familles.					

5. DIVERSITÉ DES COLÉOPTÈRES RÉCOLTÉS DANS LE SOL

Dès le premier examen de la liste des Coléoptères récoltés dans le sol, il saute aux yeux qu'on ne se trouve nullement en présence d'une faune homogène. On y voit en effet des espèces oculées et ailées menant normalement une vie épigée, qui voisinent avec des espèces microphthalmes et brachyptères et avec des nombreuses espèces totalement aveugles et aptères.

6. LES COLÉOPTÈRES MYRMÉCOPHILES

Une première catégorie de Coléoptères est à considérer, c'est celle des *myrmécophiles*. Certains insectes sont connus depuis longtemps comme vivant régulièrement dans les fourmilières ou à leur voisinage immédiat. Dans les régions que nous avons étudiées, la plupart des fourmis construisent leur nid dans le sol ou dans les souches d'arbres morts; il est normal qu'en lavant la terre nous ayons rencontré des fourmis et leurs hôtes.

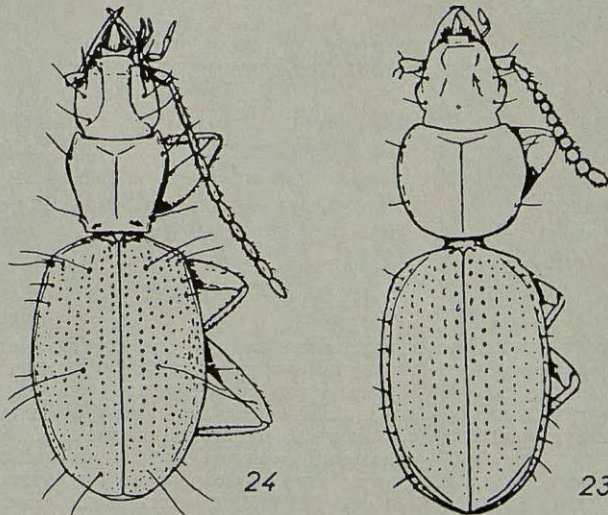


Fig. 23 et 24. — Coléoptères Carabiques édaphobies. — Fig. 23 : *Reicheia lucifuga* Saulcy (d'après JEANNEL). — Fig. 24 : *Geotrechus orpheus* Dieck (d'après JEANNEL).

A cette catégorie des myrmécophiles appartiennent les espèces suivantes et peut-être aussi quelques autres dont la biologie est mal ou pas du tout connue, notamment parmi les *Staphylinidae*, *Pselaphidae* et *Scydmenidae* :

Othius myrmecophilus Kiessw. (que, en dépit de son nom, nous avons rencontré bien souvent en montagne sous des pierres, hors du voisinage de toute fourmi).

Leptacinus formicetorum Maerk.

Myrmedonia limbata Payk.

Amauronyx Doderoi Norm.

Thorictus sp.

Coluocera punctata Maerk.

Merophysia formicaria Luc.

Ces myrmécophiles occupent dans la faune du sol une position comparable à celle des guanobies dans la faune cavernicole. Comme ces derniers, ils sont attirés dans le milieu souterrain non par le milieu lui-même, mais par la présence dans ce milieu du biotope particulier qu'ils recherchent : la fourmilière pour les uns, le guano pour les autres. Nous reviendrons dans le chapitre VIII ci-après sur le cas des Coléoptères myrmécophiles.

7. LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOXÈNES (I)

Beaucoup de Coléoptères se nymphosent dans le sol et, la plupart du temps, ne quittent pas immédiatement leur logette d'éclosion. Certains hivernent en se réfugiant dans le sol ou sous des pierres plus ou moins enfoncées. D'autres peuvent se trouver accidentellement sur le sol et s'y enfoncer à la faveur d'une fissure, d'un trou de ver ou d'une galerie de petit vertébré.

(I) Dans plusieurs notes antérieures nous avons employé les noms de « topoxènes », « topophiles » et « topobies » créés par le D^r JEANNEL (*La genèse des faunes terrestres*, p. 95). Ces termes par leur phonétique évoquent immédiatement les « trogloxènes », « troglaphiles » et « troglobies ». Ils marquent bien le parallélisme existant entre ces diverses catégories d'organismes. Mais ils sont formés sur la racine *Οκοζ* qui signifie « lieu ». Aussi nous préférons maintenant remplacer les vocables « topoxènes », « topophiles » et « topobies » par « ÉDAPHOXÈNES », « ÉDAPHOPHILES » et « ÉDAPHOBIES » formés sur la racine *Εσαφοζ* signifiant « sol ». Ils sont peut-être d'une phonétique moins heureuse mais sont plus rigoureusement exacts. L'adjectif « Édaphique » est d'ailleurs couramment employé pour qualifier ce qui se rapporte au sol et le nom « édaphon » a été créé pour désigner l'ensemble de la faune du sol.

Nous appellerons cette catégorie de Coléoptères les « *Édaphoxènes* » par analogie avec les « *Trogloxènes* » du milieu cavernicole. Mais il est bien entendu que cette appellation s'applique exclusivement à l'image et ne préjuge en rien du mode de vie de la larve. Cette catégorie ne compte certainement que très peu d'espèces dans notre liste de récoltes, ce qui montre bien que ces animaux sont des étrangers (*Ξενος*) dans le sol. D'ailleurs la plupart des espèces se nymphosent et se réfugient à la surface du sol, généralement sous des cailloux. Or nous avons toujours fait nos prélèvements en éliminant la partie superficielle sur une épaisseur de quelques centimètres.

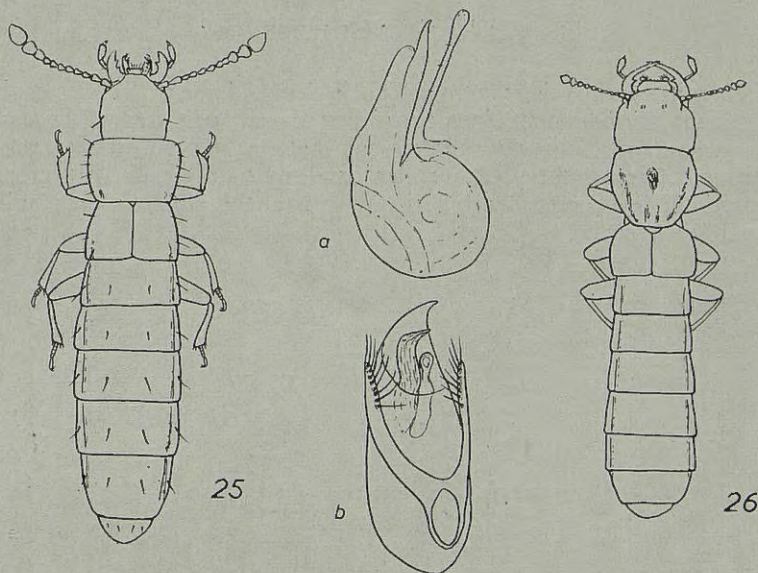


Fig. 25 et 26. — Coléoptères Staphylinides édaphobies. — Fig. 25 : *Phloeocharis* (*Scotodytes*) *pusillus* Coiff. de la forêt de Carcanières (Aude). *a* : édéage. — Fig. 26 : *Octavius confusus* Coiff. de Gotein (Basses-Pyrénées). *b* : édéage.

Dans cette catégorie des *Coléoptères édaphoxènes*, nous rangerons seulement les huit espèces suivantes de notre liste :

Esolus angustatus Müll. La nymphose se fait hors de l'eau et les deux exemplaires (très immatures) capturés venaient manifestement d'éclore.

Throscus Duvali Bonv. Les *Throscus* sont tous lucifuges.

Drasterius bimaculatus Rossi. Vit normalement sur le sol où il court avec rapidité au soleil.

Longitarsus parvulus Payk. Vit normalement sur diverses plantes basses.

Longitarsus melanocephalus Deg. Vit lui aussi sur les plantes herbacées, signalé comme se développant aux dépens des *Plantago*.

Apion (Protapion) nigritarse Kirb. Vit normalement sur les *Trifolium* où il est très commun.

Apion (s. st.) *psi* F. Vit normalement sur diverses légumineuses et, est, lui aussi très commun.

Otiorrhynchus singularis L. Vit sur les arbustes et plantes basses.

8. LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOPHILES

Nous rangerons dans cette catégorie des « *Édaphophiles* » les espèces qui, vivant normalement dans un milieu voisin, pénètrent à l'occasion dans le sol, soit pour s'y réfugier soit pour y poursuivre des proies, soit plus souvent pour y trouver les conditions de vie qu'ils préfèrent, en particulier un état hygrométrique convenable lorsque leur milieu normal se dessèche.

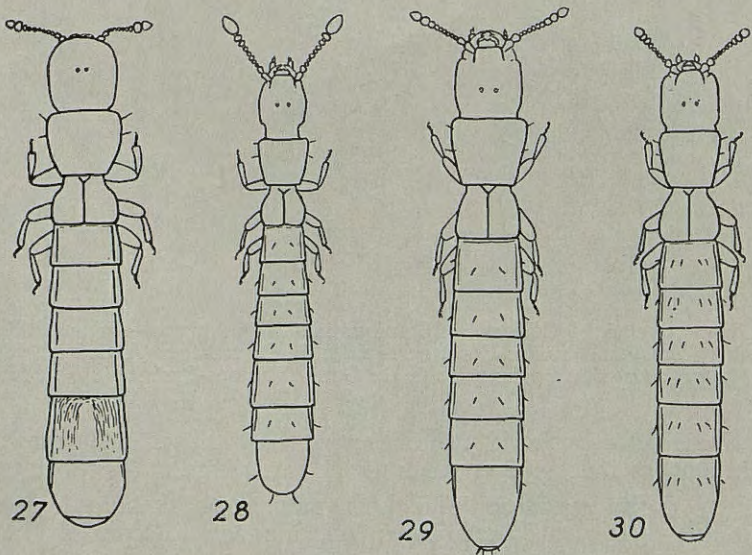


Fig. 27 à 30. — Coléoptères Staphylinides *Leptotyphlidae*. — Fig. 27 : *Cyrtotyphlus convexus* Dod, femelle de Gênes (Italie). — Fig. 28 : *Entomoculia* (s. st.) *asprensus* Coiff. mâle de Bouleternère (Pyrénées-Orientales). — Fig. 29 : *Leptotyphlus* (s. st.) *pyrenaicus* Coiff. femelle du col des Ares (Haute-Garonne). — Fig. 30 : *Gynotyphlus perpusillus* subsp. *perpusillus* Dod, femelle de Gênes (Italie).

Ces édaphophiles viennent de milieux voisins du milieu endogé et appartiennent à diverses catégories :

A. *Les cavernicoles*. — Certains cavernicoles troglobies passant par les fentes arrivent dans le milieu endogé. Aucune des espèces de notre liste n'appartient à cette catégorie, mais nous avons ainsi trouvé la plupart des espèces d'*Aphaenops* sous des pierres enfoncées. Ces captures restent cependant exceptionnelles, sauf pour les *Aphaenops* à membres courts et à grosse tête (*A. rhadamanthus* Lind., *A. Linderi* Jeann., *A. Ludovici*, *A. Gaudini*) qui habitent tous les Basses-Pyrénées et se rencontrent plus souvent sous les pierres enfoncées que dans les grottes. Certains *Bathysciitae* (*Speonomus longicornis* subsp. *hermensis* Ab. et *Bathysciella Jeanneli* Ab.) ont également été rencontrés sous des pierres enfoncées. Mais ces captures sont encore plus rares que celles d'*Aphaenops*, et nous n'avons jamais, personnellement, rencontré de *Bathysciitae* cavernicoles au cours de nos recherches sur la faune endogée.

B. *Les muscicoles et les humicoles*. — Ces deux catégories, qu'il est bien difficile de séparer de façon absolue, s'enfoncent très régulièrement dans le sol lorsque le milieu où ils vivent normalement (mousse, litière, humus) se dessèche, et très probablement aussi à l'approche de la mauvaise saison, pour hiverner.

A cette catégorie appartiennent beaucoup d'espèces de notre liste :

Trechus quadristriatus Schr., *Abeillei* subsp., *Reyi* Coiff. (1) et *distigma* Kiessw.

Bradycellus verbasci Duft.

Metabletus foveatus Fourcr.

Micropephus thracicus Coiff., *turcicus* Coiff., *denticollis* Coiff. et *staphylinoides* Marsh.

Scopaeus laevigatus Gyll.

Medon fuscus Mann., *apicalis* Kr. et *nigritulus* Er.

Hypomedon politum Qued. (2)

(1) Cette espèce est nivicole.

(2) Certains *Hypomedon* (*propinquus* Bris., *bicolor* Ol., *melanocephalus* F., *peregrinus* Fauv. et *canariensis* Ganglb.) vivent dans les mousses. Ils sont ailés, à ailes fonctionnelles, ou brachyptères (parfois les deux formes se rencontrent dans la même espèce) et ont le tergite du propygidium bordé en arrière d'un liseré membraneux. D'autres espèces (*Fagniezi* Peyer., *politus* Qued., *brachypterus* Woll.) vivent dans l'humus. Elles sont très brachyptères et microphtalmes mais conservent le liseré membraneux du 7^e tergite. Enfin, toute une série d'espèces (*seminiger* Fairm., *aveyronensis* Math., *ovaliceps* Fauv., *Simoni* Quedf., *hypogaeus* Fauv., *Renouardi* Coiff.) vivent sous les pierres profondément enfoncées et appartiennent à la faune du sol. Elles sont aptères ou subaptères, presque anophtalmes et ont perdu le liseré membraneux du 7^e tergite. En somme le genre *Hypomedon* groupe des espèces présentant tous les stades entre des formes muscicoles normales et des formes qui sont des endogés récents. C'est selon toute apparence un genre qui est en voie d'être relégué dans le sol.

- Othius lapidicola* Kiessw.
Tachyporus nitidulus F. et *hypnorum* F.
Cordalia obscura Grav.
Atheta subtilissima Kr., *palustris* Kiessw., *laticeps* Thoms.,
complanata Marsh. et *parens* Muls et R.
Amischa analis Grav.
Sipalia laticornis Fauv.
Oxypoda opaca Grav., *amoena* Fairm., et *induta* Muls et R.
Pseudoplectus perplexus Duv.
Biblopectus pusillus Denny.
Trimum thessalonicum Blatt., *Maerkli* Reitt. et *Normandi* Jeann.
Parabythinus pyrenaeus Saulcy et *catalanus* Jeann.
Bythinus macropalpus Aubé.
Arcopagus Curtisi Leach., *asturiensis* Reitt., *Mulsanti* Kiessw.,
Grilati Fauv., et *serripes* Fauv.
Tychoides pullus Kiessw.
Cephenium Kiessenwetteri Aubé, *gallicum* Ganglb. et *Fairmairei*
Jacobs.
Neuraphes Fauveli Croiss., *subcordatus* Fairm. et sp.
Stenichmus scutellaris Marsh. et *angustior* Saulcy.
Eucomus (Nepochus) sp.
— (*Microscydmus*) *africanus* Croiss.
— (*Tetramelus*) *Pandellei* Croiss. et sp.
Scydmaenus rufus Müll.
Bathysciola penicillata Jeann., *Zariquieyi* Bol., *Schiödtei* Kiessw.,
subsp. *grandis* Fairm., *meridionalis* J. Duv., *ovata* Kiessw.,
subsp. *gabasensis* Hust., *asperula* Fairm. subsp. *intermedia*
Jeann., subsp. *Simoni* Ab. et *talpa* Norm.
Nargus anatolicus Coiff. et *anisotomoides* Spence.
Ptenidium nitidum Heer.
Pteryx suturalis Heer.
Acrotrichis intermedia Gillm., *fascicularis* Herb., et *Montandoni*
Allib.
Dasycerus sulcatus Brogn.
Cartodere elegans Aubé et *elongata* Curt.
Trachyphloeus alternans Gyll. et *spinimanus* Germ.

Une place un peu à part doit être faite à quelques espèces qui se développent et vivent normalement dans le terreau d'arbres creux ou sous les vieilles écorces vermoulues et qu'il est normal de retrouver dans la terre au contact de la souche de vieux arbres morts. Ce sont :

- Ilyusa fugax* Er.
Euplectus Duponti Aubé, *sanguineus* Denny. et *karsteni* Reich.
Nossidium pilosellum Marsh.

Ptinella aptera Quer. (1)
Abraeus globosus Hoffm.

Comme on le voit, la faune muscicole et humicole fournit un très important contingent d'espèces qui, à l'occasion, s'enfoncent dans le sol, surtout pendant les périodes de sécheresse.

C. *Les fungicoles.* — Les champignons sont habités par toute une faune de Coléoptères laquelle est assez bien connue en ce qui concerne les champignons épigés. Mais on sait que certains *Ascomycètes*, truffes et espèces voisines, attirent dans leurs fructifications souterraines, toute une faunule spéciale comportant notamment diverses espèces de Coléoptères *Liodidae* qu'il est bien difficile de rencontrer en dehors de ces champignons souterrains. Il n'est donc pas surprenant de trouver ces insectes dans le sol. Mais ils s'y rencontrent très rarement dans les régions prospectées par nous, aussi rarement que les truffes.

A ce groupe appartiennent :

Liodes litura Steph., *curta* Fairm. et *flavicornis* Bris.

et très probablement aussi

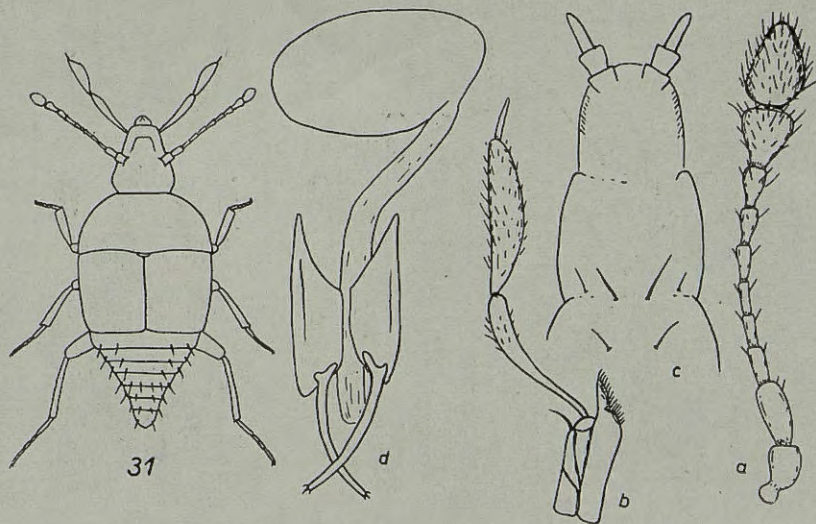


Fig. 31. — *Typhlocyptus Pandellei* Saulcy, Coléoptère Staphylinide édaphobie des environs de Toulouse. a : antenne; b : maxille et palpe; c : labium; d : édéage.

(1) Dans un travail antérieur nous avons considéré certains *Ptinella* anophthalmes comme étant des édaphobies. Nous les considérons maintenant comme étant des édaphophiles.

Colenis immunda Sturm.

Colon affine var. *confusus* Fairm.

D. *Les coprophiles.* — Certains Coléoptères se rencontrent régulièrement dans les excréments d'herbivores ou dans les matières végétales en putréfaction. Lorsque leur milieu normal se dessèche, il est fréquent que ces insectes s'enfoncent dans le sol, d'autant plus facilement que de nombreux *Scarabaeidae* creusent des terriers sous l'excrément où ils vivent, terriers qu'ils bourrent de matière alimentaire pour leurs larves et dans lesquels ils pondent. Aussi il est fréquent de rencontrer des coprophiles dans le sol. A cette catégorie appartiennent les espèces suivantes de notre liste :

Oxytelus sculpturatus Grav., *inustus* Grav., *speculifrons* Kr.,
tetracarinatus Block.

Platystethus capito Heer. et *mitens* Salb.

Megasternum boletophagum Marsh.

Cryptopleurum minutum F.

Aphodius (Calamosternus) granarius L.

Oxyomus sylvestris Scop.

Pleurophorus caesus Creutz.

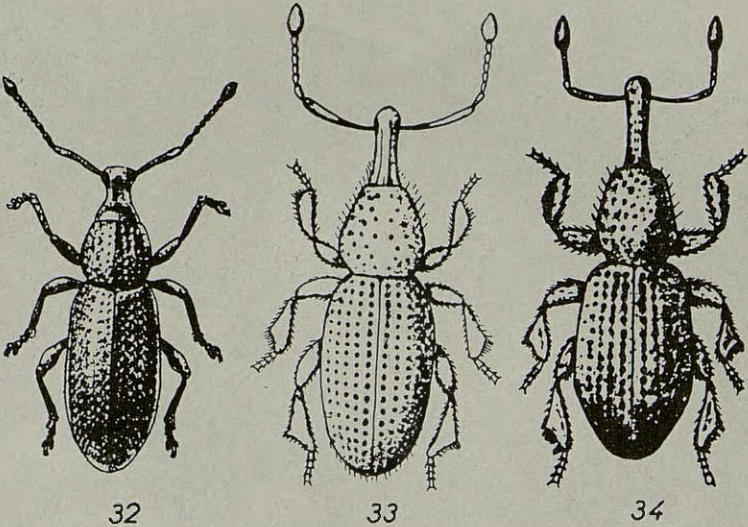


Fig. 32 à 34. — Coléoptères Curculionides édaphobies. — Fig. 32 : *Trogloglychus Gremieri* All. (d'après HOFFMANN). — Fig. 33 : *Alaocephala Delarouzei* Bris. (d'après HOFFMANN). — Fig. 34. — *Raymondionymus Perrisi* Grenier (d'après HOFFMANN).

E. *Les fouisseurs.* — Nous rangerons dans cette catégorie les Coléoptères lucifuges qui se creusent et aménagent un terrier dans lequel ils se réfugient pendant le jour, mais qui en sortent la nuit pour mener

une vie active, c'est-à-dire pour chasser et s'accoupler. Ces animaux ne se différencient des lapidicoles que par le fait qu'ils se creusent un terrier. Mais ils vivent de la même façon.

Une seule espèce appartenant à cette catégorie figure sur notre liste. C'est :

Clivina collaris Herbst.

qui d'ailleurs ne creuse qu'un très court terrier ou même souvent n'en creuse pas du tout.

Les autres Coléoptères fouisseurs que l'on peut trouver dans le sol appartiennent à quelques genres bien définis parmi lesquels nous citerons : *Omophron*, *Scarites*, *Dyschirius*, *Bledius*, *Heterocerus*, *Aegialia*, *Ammobius*, qui tous affectent les terrains sableux faciles à creuser ou encore *Ditomus*, *Carterus*, *Acinopus*, qui savent creuser des sols compacts à plus ou moins grande profondeur.

9. LES COLÉOPTÈRES « ÉDAPHOBIES »

Nous désignons sous ce nom d' « Édaphobies » toutes les espèces dont le développement entier a lieu dans le sol. La quasi-totalité des espèces de ce groupe n'ont plus de proche parent dans la faune épigée, non plus que dans la faune cavernicole. Quelques groupes, vraisemblablement moins anciens, ont encore des parents (espèces du même genre ou de genres affines) dans le milieu muscicole ou humicole (*Phloeocharis*, *Osoriini*, *Cephennium*, etc...). Mais tous sont aveugles ou très micro-phtalmes, à yeux non fonctionnels, aptères ou dépigmentés. Ils se rencontrent exclusivement dans le sol et ce n'est que très exceptionnellement qu'on en rencontre un individu égaré dans les milieux voisins, humus ou grotte. De même qu'un troglobie ne peut subsister hors de sa grotte, un édaphobie ne peut survivre hors du sol. Nous étudierons en détail au chapitre IX les adaptations de ces Coléoptères édaphobies.

Les espèces de notre liste se classant dans le groupe des Coléoptères édaphobies sont :

Reicheia lucifuga Saulcy et *Zariquieyi* Hold.

Winklerites (*Parvocaecus*) *turcicus* Coiff. et *anatolicus* Coiff.

Microtyphlus Zariquieyi C. Bol., *Ganglbaueri* Breit., *Espanoli* Coiff., *rialensis* Guill., *Pandellei* Saulcy et *navaricus* Coiff.

Anillus minervae Coiff., *sulcatellus* Coiff., *caecus* J. Duv., *convexus* Saulcy.

Turkanillus Strinatti Coiff.

Phloeocharis Winkleri Scheerp. et *pusillus* Coiff.

Cyrtotyphlus thracicus Coiff.

Entomoculia (s. st.) *Mayeti* Norm. et sp. ♀.

Entomoculia (*Stenotyphlus*) *serratensis* Coiff. et *senyensis* Coiff.

Allotyphlus Strinatii Coiff., *montanus* Coiff., *pisidicus* Coiff. et *turcicus* Coiff.
Paratyphlus serratensis Coiff.
Mesotyphlus regalis Coiff.
Leptotyphlus (s. st.) *Irenae* Coiff., *anchorifer* Coiff., *pyrenaeus* Coiff., *arbasanus* Coiff., *Normandi* Coiff., *gracilis* Coiff., *orpheus* Coiff., *ribasensis* Coiff., *senyensis* Coiff.
Kenotyphlus turcicus Coiff., *pamphylicus* Coiff. et *pisidicus* Coiff.
Egeotyphlus thracicus Coiff.
Gynotyphlus perpusillus subsp. *garumnicus* Coiff., subsp. *macedonicus* Coiff. et subsp. *turcicus* Coiff.
Octavius pyrenaeus Fauv., *confusus* Coiff., *crenicollis* Fauv., *Lichtensteini* Lap., *asiaticus* Coiff., *major* Coiff.
Typhlocyptus Pandellei Saulcy.
Mayetia Fouresi Coiff. et *simplex* Coiff.
Trogasteropsis anophthalmicus Dod.
Cephennium (*Geodytes*) *minutissimum* Aubé, *caecum* Saulcy, *pyrenaeus* Bes., *Coiffaiti* Bes. et *castelnauensis* Bes., (*Phennicium*) *aberrans* Bes.
Leptomastax lapidarius Reitt.

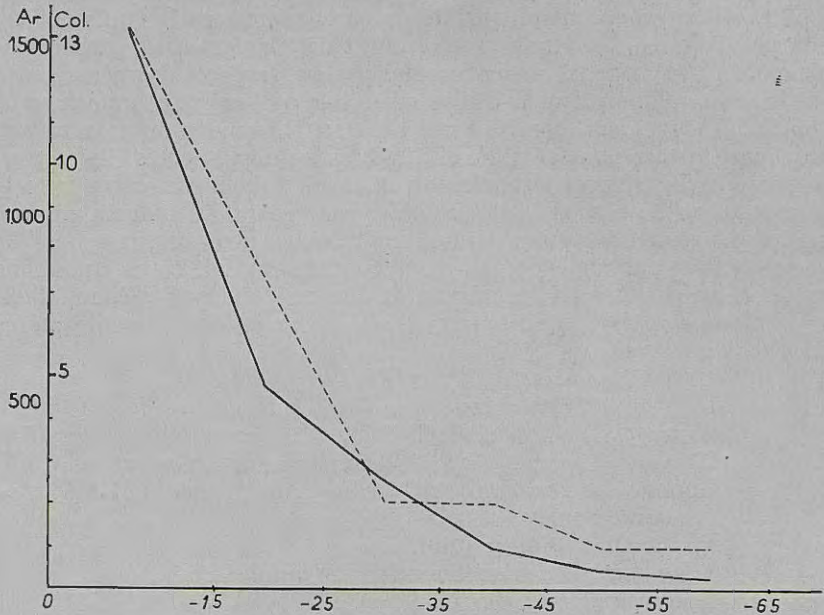


Fig. 35. — Variation, selon la profondeur, du nombre d'Arthropodes (trait plein) et du nombre de Coléoptères (trait tireté) rencontrés.

Lyreus subterraneus Aubé.

Langelandia anophthalma Aubé et *Reitteri* Belon.

Anommatus (s. st.) *Diecki* Reitt., *duodecimstriatus* Müll.,
dalmatinus Reitt. et nov. sp.,

— (*Paranommatus*) *gallicus* Aubé, *Matznaueri* J.
Müll. et nov. sp.

Abromus Brucki Reitt., *Zariquieyi* Dod.

Alaocephala Delarouzei subsp. *Coiffaiti* Hoffm.

Raymondionymus Benjamini Marq., *Marqueti* Aubé, *Perrisi*
Grenier.

10. POURCENTAGE DES DIVERSES CATÉGORIES

Sur les 194 espèces ou sous-espèces de Coléoptères que nous avons récoltés dans les 100 lavages de terre analysés il y avait donc :

Myrmécophiles	:	7 espèces	soit	3,61 %
Edaphoxènes	:	8 espèces	soit	4,12 %
Édaphophiles	:	102 espèces	soit	52,58 ⁸⁰ %
Édaphobies	:	77 espèces	soit	39,69 %

Un grand nombre de ces espèces étaient nouvelles au moment où nous les avons récoltées. Elles représentaient :

Édaphophiles	:	5 espèces nouvelles	sur 102, soit	4,90 %,
Édaphobies	:	47 espèces nouvelles	sur 78, soit	60,26 %.

Ces chiffres montrent combien la faune endogée des Coléoptères était peu connue avant nos recherches.

11. RÉPARTITION DES GENRES ET ESPÈCES DANS LES DIVERSES CATÉGORIES

Le tableau XIX ci-dessus montre que 13 familles de Coléoptères (sur une centaine habitant les régions considérées) ont donné des espèces édaphophiles tandis que 6 seulement ont donné des espèces édaphobies.

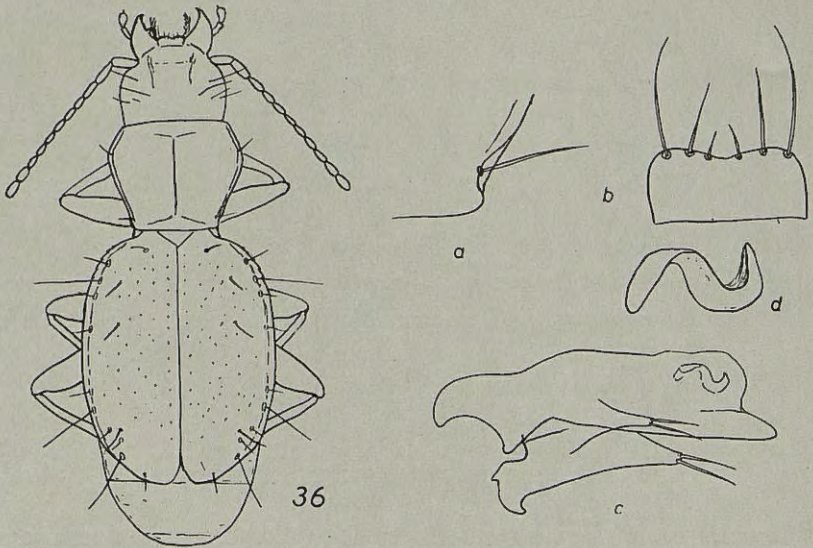


Fig. 36. — *Microtyphlus* (s. st.) Torrès-Salai Coiff. Coléoptère édaphobie appartenant à la tribu *Anillini*, de Pego (Province d'Alicante, Espagne). a : angle postérieur du pronotum; b : labre; c : édéage; d : pièce copulatrice.

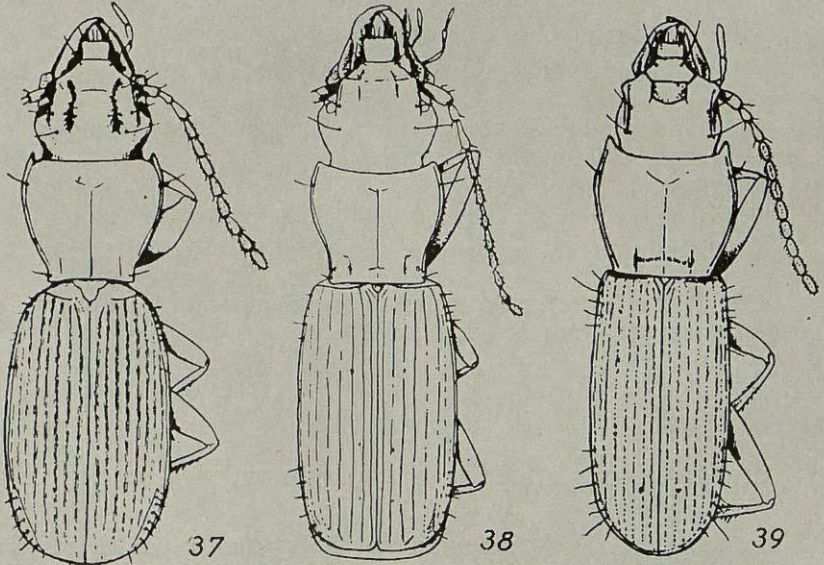


Fig. 37 à 39. — Coléoptères Carabiques *Pterostichidae* édaphobies. — Fig. 37 : *Molopidius spinicollis* Dej. (d'après JEANNEL). — Fig. 38 : *Pterostichus* (*Lianoe*) *Nadari* Vuill. (d'après JEANNEL). — Fig. 39 : *Speluncarius* (*Hypogeobium*) *heracleotes* Jeann. (d'après JEANNEL).

XIX. RÉPARTITION PAR FAMILLE ET PAR CATÉGORIE DES COLÉOPTÈRES RÉCOLTÉS

FAMILLES	Myrmé- cophiles		Édapho- xènes		Édapho- philes		Éda- phobies		TOTAL	
	Gen.	Esp.	Gen.	Esp.	Gen.	Esp.	Gen.	Esp.	Gen.	Esp.
<i>Carabidae</i> . . .					4	6	5	15	9	21
<i>Staphilimidae</i>	3	3			14	30	11	36	28	69
<i>Pselaphidae</i>					8	18	3	4	11	22
<i>Scydmenidae</i>					5	12	2	7	7	19
<i>Liodidae</i>					2	4			2	4
<i>Colonidae</i>					1	1			1	1
<i>Catopidae</i>					2	13			2	13
<i>Ptilidae</i>					5	7			5	7
<i>Hydrophyllidae</i>					2	2			2	2
<i>Histeridae</i>					1	1			1	1
<i>Scarabaeidae</i>					3	3			3	3
<i>Dryopidae</i>			1	1					1	1
<i>Throscidae</i>			1	1					1	1
<i>Elateridae</i>			1	1					1	1
<i>Thoricidae</i>									1	1
<i>Colydiidae</i>	1	1					3	12	3	12
<i>Lathridiidae</i>	2	2			2	3			4	5
<i>Chrysomelidae</i>			1	2					1	2
<i>Curculionidae</i>			2	3	1	2	2	4	5	9
TOTAL	6	6	6	8	50	102	26	78	88	194

12. VARIATION DANS LE TEMPS D'UNE BIOCÉNOSE ENDOGÉE

La station 62 située à Vieille-Toulouse (Haute-Garonne) et la station 69 située à Alzonne (Aude), toutes deux riches en Coléoptères endogés, ont été prospectées à diverses époques de l'année.

Les résultats de ces investigations successives sont résumés dans les tableaux XX et XXI ci-dessous.

XX. VARIATIONS DE LA FAUNE ENDOGÉE DANS LA STATION 62.
(NOMBRE D'INDIVIDUS)

DATES	1. Paupodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imago)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudoscorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
Janvier		2	10	2	69	3		1	9	9	9		1	3	1	76	2	3	200	
Mars		7	12	3	89	2			18	9	3	1	2	5	2	94	3	5	252	
Mai	1	9	4	1	93	4		1	16	5	12	4	9	2	1	69	5	4	240	
Juillet		3	5		60		1		6	3	4	2	7	1		50	1		143	
Septembre		4	6		38				9	1	8	1	16		3	29	3	1	121	
Novembre	2	2	9	4	71	9	2		10	6	2	3	4	1		66	2	4	197	

XXI. VARIATIONS DE LA FAUNE ENDOGÉE DANS LA STATION 69.
(NOMBRE D'INDIVIDUS)

DATES	1. Paupodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (imago)	10. Coléoptères (larves)	11. Diptères (larves)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudoscorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
Janvier		1	12	2	60	12		2	3	5	1	1			1	55	1	1	161	
Mars			7		77	2			12	4	6		4			49	2	5	171	
Mai		3	9	5	42	5	1		11	2	2	2	2		1	71	3	3	163	
Juillet		2	4	3	49			2	7	3	2	2	4			58		1	136	
Septembre	1		8		33	1	5		3	2	8	2	2	1	2	60	2		138	
Novembre		4	6	4	67	9		4	9	4	3	3	3		2	37	3	4	159	

La faune endogée se rencontre donc en toute saison. Le nombre d'individus est maximum au printemps (période humide dans la région considérée) et minimum en été (période sèche).

13. VARIATION DANS LE TEMPS DE LA FAUNE COLÉOPTÉRIQUE
RENCONTRÉE DANS UN MILIEU ENDOGÉ DÉTERMINÉ

Les tableaux XXII et XXIII ci-après indiquent les variations des Coléoptères contenus dans les récoltes analysées dans nos tableaux XX et XXI ci-dessus (stations 62 et 69).

XXII. COLÉOPTÈRES ENDOGÉS RÉCOLTÉS DANS LA STATION 62.
(NOMBRE D'INDIVIDUS)

ESPÈCES	Janvier	Mars	Mai	Juillet	Septem.	Novem.
<i>Clivina collaris</i> Herbst.		1				
<i>Amillus caecus</i> J. Duv.	2	4	5			3
<i>Gynotiphylus perpusillus garumnicus</i> Coiff. ...		2	1	2	1	1
<i>Tachyporus nitidulus</i> F.	2					
— <i>hypnorum</i> F.	1					
<i>Typhlocyptus Pandellei</i> Saulcy.		1				
<i>Atheta (Acronota) parens</i> Muls et R.			2		1	
<i>Arcopagus Curtisi</i> Leach.	2		1	1		
<i>Cephennium gallicum</i> Ganglb.			1			
— (<i>Geodytes</i>) <i>mmutissimum</i> Aubé.		1	2		1	1
<i>Bathysciola meridionalis</i> J. Duv.		1				1
— <i>asperula intermedia</i> Jeann.	1	2	1		2	
<i>Acrotrichis Montandoni</i> Allib.		2	2	1		2
<i>Pleurophorus caesus</i> Creutz.				1		
<i>Anommatus duodecimstriatus</i> Müll.		3	1	1	3	
<i>Raymondionymus Marqueti</i> Aubé.	1	1			1	2
TOTAL	9	18	16	6	9	10

XXIII. COLÉOPTÈRES ENDOGÉS RÉCOLTÉS DANS LA STATION 69.
(NOMBRE D'INDIVIDUS)

ESPÈCES	Janvier	Mars	Mai	Juillet	Septem.	Décem.
<i>Trechus quadristriatus</i> Schr.						I
<i>Anillus caecus</i> J. Duv.			I			I
<i>Micropeplus staphylinoides</i> Marsh.		I				
<i>Oxytelus sculpturatus</i> Grav.					I	
— <i>tetracarinatus</i> Block.	I			I		
<i>Gynotyphlus perpusillus</i> subsp. <i>garumnicus</i> Coiff.		I	I			
<i>Tachyporus nitidulus</i> F.		I				I
<i>Typhlocyptus Pandellei</i> Saulcy.		2	I			
<i>Euplectus Duponti</i> Aubé.	I		2			I
<i>Biblopectus pusillus</i> Denny.		I				
<i>Parabythinus pyrenaeus</i> Saulcy.			I	I		
<i>Cephennium gallicum</i> Ganglb.		I				
— (<i>Geodytes</i>) <i>minutissimum</i> Aubé.	I		I	I		2
<i>Acrotrichis intermedia</i> Gilm.		2				
<i>Langelandia anophthalma</i> Aubé.			I	I		
<i>Anommatus Diecki</i> Reitt.			I	I		
— <i>duodecimstriatus</i> Müll.		I	I	2	2	
<i>Dasycerus sulcatus</i> Brongn.						I
<i>Raymondionymus Marqueti</i> Aubé.		2	I			2
TOTAL	3	12	11	7	3	9

Ces tableaux montrent que les Coléoptères édaphobies se rencontrent surtout au printemps. Certaines espèces paraissent se trouver toute l'année (*Gynotyphlus*, *Cephennium*) tandis que d'autres semblent disparaître à l'état adulte pendant l'été (*Anillus*, *Typhlocyptus*, *Raymondionymus*) et d'autres pendant l'hiver (*Langelandia*, *Anommatus*). Mais ce qui peut être vrai pour une espèce peut ne pas l'être pour une autre du même genre.

14. VARIATION DE LA BIOCÉNOSE ENDOGÉE
SELON LA PROFONDEUR

Pour étudier ces variations, nous avons récolté la faune à des profondeurs croissantes. Ces recherches ont été faites dans la Sierra de Montserrat en avril 1956 aux abords de la station 58. Le sol était une rendzine noire dégradée sur roche-mère calcaire. Son profil était le suivant :

- A₀ 15 cm Horizon noir formé d'humus non décomposé.
- A₁ 10 cm Horizon brun riche en humus.

B 40 cm Horizon gris foncé mélangé de nombreux cailloux calcaires particulièrement abondants en profondeur.

C Roche-mère calcaire.

L'emplacement choisi était à peu près horizontal, situé en bordure d'un petit ravin boisé de chênes verts, exposition nord. Quelques orages avaient arrosé le sol les jours précédents.

A titre de comparaison, l'horizon A₀ fut ici récolté et examiné à part alors que dans nos prélèvements étudiés au début de ce chapitre il était toujours éliminé.

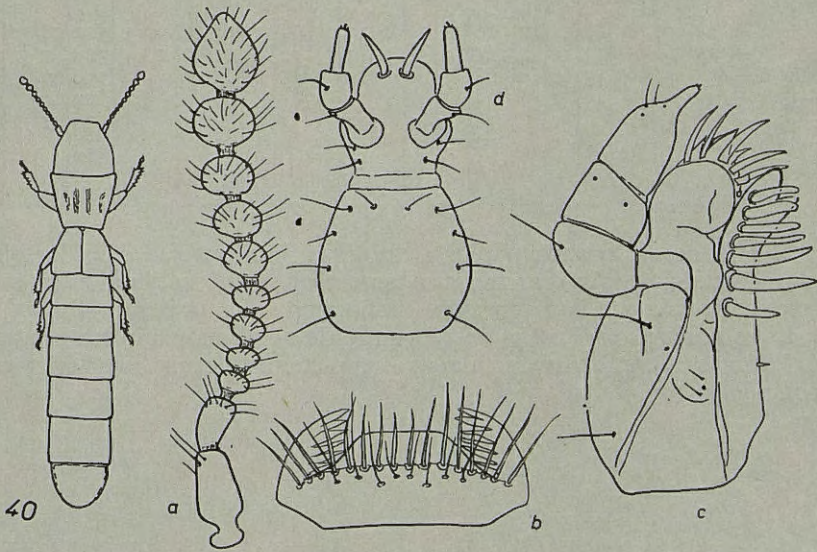


Fig. 40. — *Typhlosorius Torrès-Salai Coiff.*, Coléoptère *Osoriitae* édaphobique de Pego (Prov. d'Alicante). a : antenne; b : labre; c : maxille et palpe maxillaire; d : labium.

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau XXIV ci-dessous :

XXIV. ARTHROPODES RÉCOLTÉS A DIVERSES PROFONDEURS
(STATION 58)

Horizon	Profondeur	Nombre d'Arthropodes récoltés :																			
		1. Paupodes	2. Symphyles	3. Chilopodes	4. Diplopodes	5. Collemboles	6. Protoures	7. Thysanoures	8. Diploures	9. Coléoptères (<i>imago</i>)	10. Coléoptères (<i>larves</i>)	11. Diptères (<i>larves</i>)	12. Strepsiptères	13. Hyménoptères	14. Hémiptères	15. Araignées	16. Opilions	17. Acariens	18. Pseudoscorpions	19. Isopodes terrestres	TOTAL
A ₀	0 à — 15 cm	2	68	31	12	690	18	3	8	13	17	66	3	12	13	9	3	522	18	7	1.515
A ₁	— 15 à — 25 cm		12	14	4	121	3		2	7	13	10	1	11	9			328	7	3	546
A ₃	— 25 à — 35 »		5	6		68	1			2	8			4	1			196	2	1	301
A ₃	— 35 à — 45 »			1		24	1		1		4			6	2			72			113
A ₃	— 45 à — 55 »			1		18				1	5			2	1			36	1		66
A ₃	— 55 à — 65 »					12	1			1	3			2				17			36

La faune est beaucoup plus riche dans l'humus que dans le sol. Dans ce dernier, elle diminue rapidement en nombre d'individus au fur et à mesure que l'on considère les horizons plus profonds (fig. 35). Dans les horizons supérieurs on rencontre de nombreux animaux venus de l'humus alors qu'ils manquent complètement dans les horizons profonds.

CHAPITRE VII

LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

1. *Les Coléoptères édaphobies de la région méditerranéenne et de l'Europe occidentale* (p. 99). — 2. *Coléoptères endogés et Coléoptères édaphobies dans les 5 régions étudiées* (p. 105). — *Sex-ratio et parthénogénèse chez les Coléoptères édaphobies* (p. 106). — 4. *La dispersion des espèces* (p. 110). — 5. *Les caractères archaïques et les ultra-évolutions* (p. 111). — 6. *Les premiers états des Coléoptères édaphobies* (p. 115). — 7. *Les parasites des Coléoptères édaphobies* (p. 117).

I. LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES DE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE ET DE L'EUROPE OCCIDENTALE

Nous avons donné dans le chapitre précédent la liste des Coléoptères édaphobies que nous avons rencontrés dans les 100 prélèvements étudiés. Mais il existe d'autres genres et d'autres espèces vivant dans la région méditerranéenne et en Europe occidentale et qui sont spéciaux au milieu endogé.

Le tableau XXV ci-dessous donne la liste, aussi complète que possible, des genres de Coléoptères comportant des espèces édaphobies dans ces régions. Pour chaque genre nous avons indiqué le nombre de ces espèces et les contrées où elles vivent.

XXV. LISTE DES GENRES DE COLÉOPTÈRES COMPORTANT DES ESPÈCES ÉDAPHOBIES
DANS LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE ET EN EUROPE OCCIDENTALE

GENRE	Nombre d'espèces et de sous-espèces édaphobies dans les régions considérées	Répartition des espèces édaphobies
Fam. <i>CARABIDAE</i> (sensu lato)		
<i>Reicheia</i> Saulcy (fig. 23)	32	Région méditerranéenne jusqu'au Caucase
(<i>Thalassophilus</i> Woll.)	(1)	(<i>T. caecus</i> Jeann. de Madère).
<i>Duvaliopsis</i> Jeann.	14	Carpathes
<i>Chaetoduvalius</i> Jeann.	3	Bihar
<i>Geotrechus</i> Jeann. (fig. 24).	35	Pyénées occidentales et centrales françaises.
<i>Speotrechus</i> Jeann.	2	Alpes italiennes
<i>Nannotrechus</i> Winkl.	9	Caucase et région d'Istanbul
<i>Neotrechus</i> J. Müll.	16	Région dinarique
<i>Orotrechus</i> J. Müll.	9	Vénétie et Carniole
<i>Typhlotrechus</i> J. Müll.	3	Versant sud des Alpes, Croatie.
<i>Duvalius</i> Delar.	70	Europe méridionale, Caucase.
<i>Anophtalmus</i> Sturm.	14	Carniole, Istrie, Vénétie.
<i>Winklerites</i> Jeann.	10	Péninsule balkanique et Asie Mineure.
<i>Microtyphlus</i> Linder. (fig. 36)	14	Région méditerranéenne occidentale.
<i>Scotodipnus</i> Schaum.	14	Alpes occidentales et nord des Appenins.
<i>Dicropterus</i> Ehlers.	3	Carpathes méridionales.
<i>Geocharis</i> Ehlers.	5	Sud de l'Espagne, Tanger, Portugal.
<i>Rhegmatoebius</i> Jeann.	4	Italie centrale Sardaigne.
<i>Stylulus</i> Schauf.	4	Afrique du Nord (aussi aux Antilles).
<i>Typhlocharis</i> Dieck.	4	Sud de l'Espagne et Afrique du Nord.
<i>Anillus</i> J. Duv.	16	Région méditerranéenne occidentale et ouest de la France.
<i>Corcyranillus</i> Jeann.	2	Corfou, Rhodes.
<i>Prioniomus</i> Jeann.	1	Corfou.
<i>Turkamillus</i> Coiff.	1	Asie mineure.
<i>Typhlochoromus</i> Mocz.	2	Vénétie et Velesbit.
<i>Molopidius</i> Jeann. (fig. 37).	1	Pyénées catalanes.
<i>Pterostichus</i> Bon. subg. <i>Lianoe</i> Goz. (fig. 38)	7	Pyénées occidentales françaises.
<i>Speluncarius</i> Reitt. (fig. 39)	8	Sud-est européen du Trentin à l'Asie mineure.

GENRE	Nombre d'espèces et de sous-espèces édaphobies dans les régions considérées	Répartition des espèces édaphobies
Fam. STAPHYLINIDAE (1)		
<i>Phloeocharis</i> Mann. subg. <i>Scotodytes</i> Rey (fig. 25)	14	Pyrénées, Montagne Noire (Sardaigne).
<i>Boreaphilus</i> Sahlb.	1	Asturies, Pyrénées occidentales françaises.
<i>Cylindropsis</i> Fauv.	4	Italie, Corse et France méridionale.
<i>Bacillopsis</i> Norm.	3	Afrique du Nord et peut-être Baléares.
<i>Typhlosorius</i> Coiff.	2 ou 3	Levant espagnol et peut-être Baléares.
<i>Typhloiulopsis</i> Scheerp.	2	Iles Ioniennes.
<i>Oligotyphlopsis</i> Scheerp.	1	Portugal.
<i>Leptotyphlopsis</i> Scheerp.	6	Région méditerranéenne.
<i>Geomitopsis</i> Scheerp.	4	Région méditerranéenne (une espèce du Congo belge).
<i>Libanotyphlus</i> Coiff. (fig. 41)	1	Liban.
<i>Cyrtotyphlus</i> Dod. (fig. 27)	3	Alpes Maritimes, Ligurie, Vénétie, Carniole, Thrace.
<i>Entomoculia</i> Croiss. (fig. 28)	75	Région thyrrhénienne.
<i>Allotyphlus</i> Coiff.	5	Région égéidienne.
<i>Mesotyphlus</i> Coiff.	4	Nord de la Région thyrrhénienne au nord des Pyrénées (aussi à Toulouse où une espèce a probablement été importée), Corse.
<i>Paratyphlus</i> Norm.	10	Sud de la région thyrrhénienne, ne franchit pas les Pyrénées.
<i>Cephalotyphlus</i> Coiff.	1	Corse.
<i>Megatyphlus</i> Coiff.	5	Istrie, Carniole, Alpes de Bergame, Alpes maritimes françaises.
<i>Epalyotyphlus</i> Coiff.	1	Hérault.

(1) Le genre *Clinidium* Kirb. de la famille des *Rhyssodidae* comporte une espèce de *C. canaliculatum* Costa du sud de l'Italie et des Balkans. Chez ces insectes les femelles sont aveugles et les mâles très microphthalmes. Sans doute s'agit-il d'une forme endogée, mais nous n'avons pu avoir aucune précision sur son écologie.

GENRE	Nombre d'espèces et de sous-espèces édaphobies dans les régions considérées	Répartition des espèces édaphobies
<i>Leptotyphlus</i> Fauv. (fig. 29)	106	Région tyrrhénienne, versant nord des Pyrénées, nord du Portugal, Lyon.
<i>Kenotyphlus</i> Coiff.	5	Asie Mineure.
<i>Eotyphlus</i> Coiff.	3	Liban.
<i>Egeotyphlus</i> Coiff.	1	Thrace grecque.
<i>Gynotyphlus</i> Coiff. (fig. 30)	8	Région Nord méditerranéenne, de Bordeaux à l'Asie Mineure.
<i>Octavius</i> Fauv. (fig. 26)	22	Région méditerranéenne, Alpes, Pyrénées, Massif Central.
<i>Hypomedon</i> Rey.	6	Région méditerranéenne.
<i>Domene</i> Fauv.	1	Pyrénées occidentales.
<i>Lathrobium</i> Grav. subg. <i>Glyptomerus</i> Müll. (fig. 42)	18	Nord de l'Italie, Carniole, Transylvanie.
<i>Lathrobium</i> Grav. Subg. <i>Centrocnemis</i> Josph.	1	Carniole.
<i>Scotonomus</i> Fauv.	2	Italie, Sardaigne.
<i>Scimbalium</i> Er.	2	Afrique du Nord.
<i>Caecolinus</i> Jeann. (fig. 43)	1	Mont Bihar.
<i>Vulda</i> Duv. subg. <i>Typhlodes</i> Scheerp. (fig. 44)	8	Région méditerranéenne occidentale.
<i>Typhlocyptus</i> Saulcy (fig. 31)	1	Pyrénées et Alpes maritimes.
<i>Apteranillus</i> Fairm.	9	Afrique du Nord et extrême sud de l'Espagne.
<i>Sipalia</i> Rey.	1	Alpes maritimes.
<i>Paraleptusa</i> Peyer.	11	Région méditerranéenne occidentale, Grèce.
<i>Platyola</i> Muls. et Rey.	1	Europe méditerranéenne, Caucase.
Fam. PSELAPHIDAE		
<i>Mayetia</i> Rey. (fig. 45)	35	Région méditerranéenne, nord du Portugal.
<i>Scotoplectus</i> Reitt. (fig. 46)	2	Slovénie et nord de l'Italie.
<i>Trogasteropsis</i> Dod.	4	Catalogne et Sardaigne.
<i>Cyrtoplectus</i> Norm.	2	Pyrénées orientales et Alpes maritimes.
<i>Imirus</i> Reitt.	2	Corse, Hérault.
<i>Bythinopsis</i> Raffr.	20	Région méditerranéenne.
<i>Amaurobythus</i> Jeann.	4	Corse.

GENRE	Nombre d'espèces et de sous-espèces édaphobies dans les régions considérées	Répartition des espèces édaphobies
<i>Eccoptobythus</i> Dev. (fig. 78)	2	Alpes maritimes.
<i>Lindera</i> Saulcy.	6	Pyrénées françaises.
<i>Lophobythus</i> Raffr.	1	Pyrénées ariégeoises.
<i>Anopsibythus</i> Jeann.	5	Afrique du Nord.
<i>Ceratobythus</i> Norm. (fig. 79)	1	Algérie.
<i>Acanthobythus</i> Norm.	1	Algérie.
<i>Glyphobythus</i> Raffr.	6	Provence et Appenin ligure.
<i>Bergrothia</i> Reitt.	5	Caucase et Syrie.
<i>Zoufalia</i> Reitt.	4	Iles Ioniennes.
<i>Amaurops</i> Fairm.	3	Sicile.
<i>Pseudamaurops</i> Jeann.	2	Albanie.
<i>Amaurops</i> Reitt.	1	Albanie.
<i>Paramaurops</i> Jeann. (fig. 80)	36	Balkans, Italie, région tyrrhénienne.
<i>Tropidamaurops</i> Jeann.	1	Alpes Graies.
<i>Amauropidius</i> Jeann.	15	Alpes maritimes et Provence.
Fam. SCYDMENIDAE		
<i>Cephennium</i> Müll. s. st.	2	Levant espagnol (espèces inédites).
subg. <i>Geodytes</i> Saulcy	45	Région méditerranéenne occidentale.
subg. <i>Phennecium</i> Norm.	30	Région méditerranéenne, surtout orientale.
<i>Nanophthalmus</i> Motsch.	8	Caucase, Turquie, Istrie.
<i>Euconnus</i> Thoms. subg. <i>Iberocomus</i> Frantz.	1	Levant espagnol (espèce inédite).
<i>Eudesis</i> Reitt.	4	Région méditerranéenne occidentale.
<i>Leptomastax</i> Pirazz.	24	Région méditerranéenne surtout orientale et centrale.
<i>Ablepton</i> Friv.	1	Banat.
Fam. CATOPIDAE		
<i>Magdelainella</i> Jeann.	1	Albanie.
<i>Bathysciola</i> Jeann. (fig. 49)	5	Italie, Pyrénées, Normandie.
<i>Parabathyscia</i> Jeann. (fig. 48)	9	Alpes maritimes, Ligurie, Toscane, Lazzio.
<i>Speonomus</i> subg. <i>Phacomorphus</i> Jeann. (fig. 47)	5	Pyrénées occidentales.

GENRE	Nombre d'espèces et de sous-espèces édaphobies dans les régions considérées	Répartition des espèces édaphobies
<i>Royerella</i> Jeann.	1	Isère.
<i>Orostygia</i> J. Müll.	1	Vénétie.
<i>Proleonhardella</i> Jeann.	1	Bosnie.
<i>Anisoscapa</i> J. Müll.	2	Dalmatie.
<i>Pholeuonopsis</i> Apf.	3	Herzégovine.
<i>Bathyscidius</i> Jeann.	1	Albanie.
<i>Speonesiotes</i> Jeann.	1	Dalmatie.
<i>Sophrochaeta</i> Reitt.	6	Banat, Transylvanie.
<i>Drimeotus</i> L. Mill.	8	Bihar.
Fam. TRICHOPTERYGIDAE		
<i>Ptinella</i> Mots.	1	Europe méridionale.
Fam. COLYDIIDAE		
<i>Doderonymus</i> Bin.	1	Portugal.
<i>Lyreus</i> Aubé.	1	France méridionale.
<i>Langelandia</i> Aubé. (fig. 67).	21	Région méditerranéenne.
<i>Anommatus</i> Wiessm. (Fig. 68)	30	Région méditerranéenne.
<i>Abromus</i> Reitt.	5	Région méditerranéenne.
Fam. CURCULIONIDAE		
<i>Troglorrhynchus</i> Schmidt (fig. 32)	23	Région méditerranéenne, Caucase.
<i>Alaocyba</i> Perr.	6	Région méditerranéenne centrale.
<i>Alaocephala</i> Goulgh. (fig. 33)	2	Pyrénées orientales.
<i>Raymondionymus</i> Woll. (fig. 34)	26	Région méditerranéenne, midi de la France, Caucase.
<i>Torneuma</i> Woll.	25	Région méditerranéenne, Canaries.

Soit au total environ 110 genres avec plus de 1 000 espèces et sous-espèces.

(1) *Speonomus Ehlersi* Ab. des Pyrénées centrales dont on ne connaît que deux exemplaires et qui n'a jamais été repris est presque certainement un *Phacomorphus*.

2. COLÉOPTÈRES ENDOGÉS ET COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES
DANS LES RÉGIONS ÉTUDIÉES

XXVI. COMPARAISON ENTRE LES COLÉOPTÈRES ENDOGÉS,
PRIS DANS LEUR ENSEMBLE,
ET LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES DANS LES 5 RÉGIONS HABITÉES.

Région	Coléoptères endogés considérés dans leur ensemble :				Coléoptères édaphobies			
	Nombre de :				Nombre de :			
	Genres	Espèces	Individus	Nombre moyen d'individus par espèce	Genres	Espèces	Individus	Nombre moyen d'individus par espèce
A	18	23	111	4,8	5	7	39	5,6
B	32	49	137	2,8	8	14	68	4,9
C	36	55	146	2,7	15	27	93	3,4
D	44	56	146	2,7	12	17	55	3,2
E	25	50	83	1,7	10	19	42	2,2

On sait qu'une faune pauvre est caractérisée par un petit nombre d'espèces représentées chacune par un grand nombre d'individus tandis qu'une faune riche est caractérisée par un grand nombre d'espèces représentées chacune par un petit nombre d'individus.

Si l'on examine le tableau XXVI ci-dessus, on constate que les régions chaudes et sèches (Pyrénées orientales, Languedoc, Région méditerranéenne orientale) sont celles qui ont la faune édaphobie la plus riche, tandis que la région humide des Pyrénées occidentales est celle ayant la faune édaphobie la moins riche.

Mais il ne faut pas oublier que dans les régions chaudes et sèches cette riche faune édaphobie est concentrée dans les endroits frais : vallons boisés exposés au nord, suintements, voisinage des sources, ce qui facilite grandement sa récolte.

3. SEX RATIO ET PARTHÉNOGÉNÈSE CHEZ LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

Lorsque l'on étudie les *Leptotyphlitae* on trouve généralement une sex-ratio voisine de 50 % de mâles et de 50 % de femelles, sauf dans les genres *Gynotyphlus* et *Afrotyphlus* sur lesquels nous reviendrons ci-après.

Lorsque nous avons étudié les *Leptotyphlitae* du Muséum de Paris, sur 212 exemplaires (non compris les *Gynotyphlus*) il y avait 103 mâles et 109 femelles.

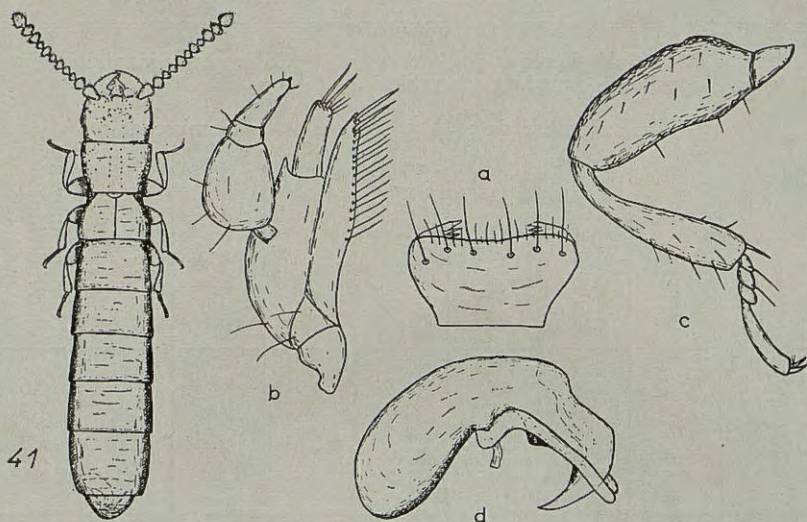


Fig. 41. — *Libanotyphlus Dubertreti* Coiff., Coléoptère *Osoriitae* de Beyrouth (Liban). a : labre; b : maxille et palpe maxillaire; c : patte postérieure; d : édéage.

Toutefois chez les *Entomoculia*, notamment dans le sous-genre *Stenotyphlus*, il semble bien qu'il y ait spanandrie. Nous avons distingué dans le sous-genre *Entomoculia* s. st. 15 espèces dont nous connaissons les deux sexes, 8 espèces dont nous ne connaissons que le mâle et 11 espèces dont nous ne connaissons que la femelle. Dans le sous-genre *Stenotyphlus* nous avons distingué 9 espèces dont nous connaissons les deux sexes, 4 dont nous connaissons seulement le mâle et 14 espèces dont nous connaissons seulement la femelle.

Nous avons également trouvé une sex-ratio très voisine de 50 % de mâles et 50 % de femelles chez *Phloeocharis Winkleri* Scheerp. (près de 300 exemplaires examinés). Il semble que la sex-ratio soit semblable chez *Typhlocyptus Pandellei* Saulcy (une vingtaine d'exemplaires examinés seulement).

Par contre il paraît bien qu'il y ait spanandrie chez la plupart des *Anillini*, sinon chez tous, chez les *Osoriitae* édaphobies; chez les *Octavius*, les *Mayetia* et les *Raymondionymus*. C'est ainsi que sur 35 exemplaires de *Typhlosorius Torres-Salai* Coiff. que nous avons récolté, il y avait 23 femelles pour 12 mâles. Mais le nombre d'individus examinés pour chaque espèce ne dépassant généralement pas la dizaine, nous ne pouvons donner d'autres chiffres qui risqueraient d'apparaître faux lorsque l'on considèrera quelques centaines d'exemplaires. Toutefois, dans tous ces genres, nous avons toujours rencontré nettement plus de femelles que de mâles.

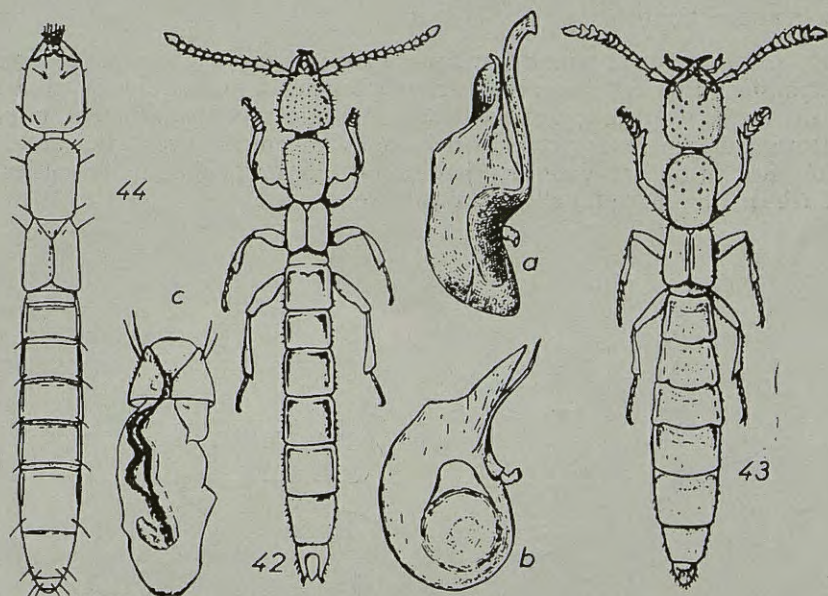


Fig. 42 à 44. — Coléoptères Staphylinides endogés. — Fig. 42 : *Lathrobium (Glyptomerus) Jeanneli* Koch. (d'après JEANNEL et JARRIGE). a : édéage. — Fig. 43 : *Caecolinus endogeus* Jeann. (d'après JEANNEL). b : édéage. — Fig. 44 : *Vulda (Typhlodes) Mihoki* Bernh. (d'après GRIDELLI). c : édéage.

A. Le genre *Gynotyphlus*. — Ce genre avec son unique espèce *G. perpusillus* Dod. est certainement le plus répandu de tous les Coléoptères édaphobies. On le trouve pratiquement partout, identique à lui-même ou presque, de Bordeaux à la Turquie d'Asie et de Lyon au sud de l'Italie. (Toutefois il semble bien ne pas franchir les Pyrénées.) Nous avons distingué quelques grandes sous-espèces géographiques, mais les différences sont très subtiles. *G. perpusillus* est généralement abondant, là où il vit et il s'accommode de terrains aussi divers que les sables

des landes de Gascogne, le sol argilo-calcaire des frais vallons de la région de Luzenac près Ax-les-Thermes et le sol calcaire, extrêmement sec, du versant sud du mont Alaric, au sud-est de Carcassonne.

Au total, nous avons certainement examiné sous le microscope plus d'un millier de *G. perpusillus* provenant de toutes les régions où il vit, récoltés en toutes saisons et à des profondeurs variées, et qui tous, sans aucune espèce de doute, étaient des femelles. En face de la sex-ratio des autres genres vivant avec lui, nous sommes donc fondé à conclure que *G. perpusillus* est une espèce parthénogénétique à parthénogénèse obligatoire. Le mâle, s'il apparaît, est excessivement rare et non fonctionnel.

Cette parthénogénèse explique l'abondance de l'espèce et son expansion. Elle est transportée très facilement (nous en avons trouvé dans du terreau de godets contenant de jeunes *Salvia* achetées à un fleuriste de Toulouse), et nous ne serions nullement surpris qu'elle ait été ainsi introduite dans des jardins ou des parcs du monde entier. En bien des endroits, elle a dû faire souche.

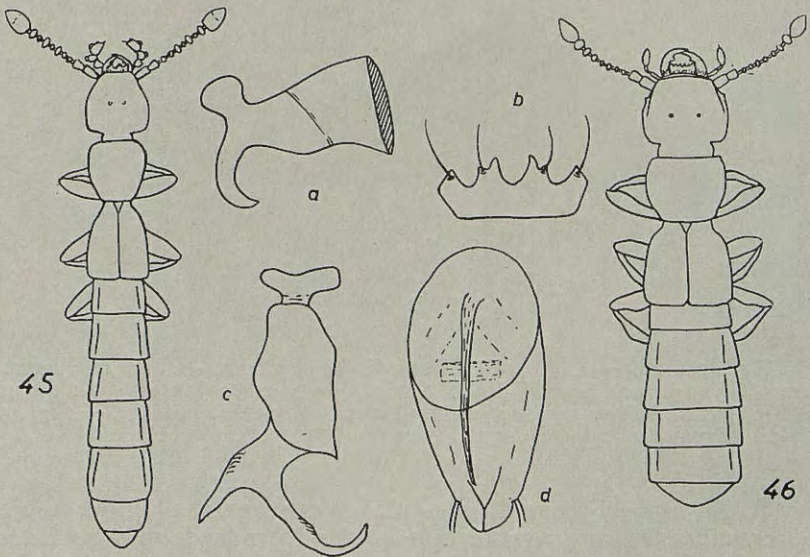


Fig. 45 et 46. — Coléoptères Psélaphides édaphobies. — Fig. 45 : *Mayetia rasensis* Coiff. mâle du cap Ras près de Llansa (Prov. Gérone). *a* : Métatrochanter du même; *b* : labre; *c* : édéage. — Fig. 46 : *Scotoplectus capellae* Reitt. mâle de Logatec (Istrie). *d* : édéage (la brève description de cet organe donnée par JEANNEL dans sa *Faune de France*, 53 *Coléoptères Psélaphides*, p. 80, nota, se rapporte manifestement à un édéage mutilé).

B. *Le genre Afrotyphlus*. — G. FAGEL a décrit *Afrotyphlus Leleupi* sur 7 individus étudiés au microscope et ne présentant aucune différence sexuelle. Un de ces individus nous ayant été communiqué était une femelle et il n'est pas douteux que les 6 autres appartenaient au même sexe car chez tous les *Leptotyphlidae* l'édéage est très apparent dès qu'on regarde sous le microscope l'insecte monté *in toto*.

Par la suite, nous avons étudié une récolte comportant 62 *Afrotyphlus Leleupi* : tous étaient des femelles. Il est donc bien probable que ce genre soit lui aussi parthénogénétique, tout comme le *Gynotyphlus* européen. Les deux genres appartiennent à la tribu *Leptotyphlini* mais sont systématiquement très éloignés l'un de l'autre par la forme de leurs pièces buccales.

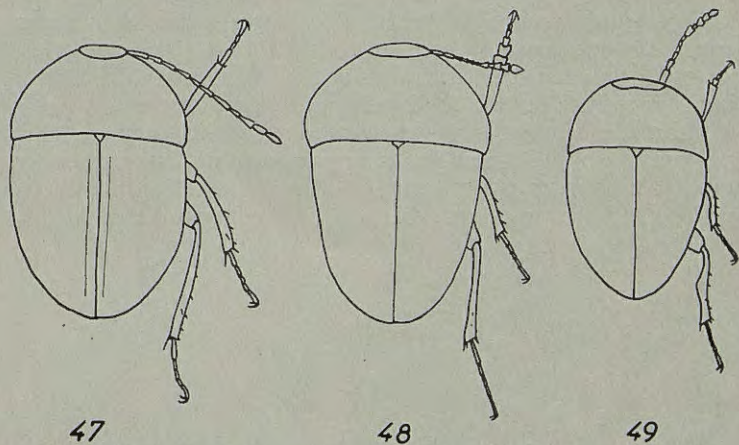


Fig. 47 à 49. — Coléoptères Catopides édaphobies. — Fig. 47 : *Speonomus (Phacomorphus) Mascarauxi* Dev. (d'après JEANNEL). — Fig. 48 : *Parabathyscia Grouvellei* Ab. (d'après JEANNEL). — Fig. 49 : *Bathyscia lapidicola* Saulcy (d'après JEANNEL).

C. *Anommatus duodecimstriatus* Müll. — Ce petit *Colydiidae* est très répandu et souvent abondant. Nous en avons disséqué une soixantaine d'exemplaires qui tous étaient des femelles alors que chez d'autres *Anommatus* nous avons trouvé des mâles. Il nous semble probable que *A. duodecimstriatus* soit également une espèce pathénogénétique ou tout au moins une espèce où le mâle est très rare. Une étude sur la sex-ratio des *Colydiidae* édaphobies (et aussi sur leur systématique) serait à faire, mais nous n'avons pu jusqu'à présent entreprendre l'examen approfondi de ces genres. Ils présentent d'ailleurs une difficulté : c'est qu'il faut disséquer chaque exemplaire pour en déterminer le sexe. Nous n'avons trouvé aucun caractère sexuel secondaire et l'opacité des téguments empêche de voir les organes génitaux par transparence.

4. LA DISPERSION DES ESPÈCES

Il est à peu près certain que les Coléoptères édaphobies sont actuellement incapables d'étendre leur aire de dispersion. Tout semble indiquer qu'ils forment une mosaïque de colonies sans relations entre elles comme les insectes alpins ou les cavernicoles, les uns et les autres isolés par massifs. Mais dans le cas des édaphobies, les colonies occupent un espace très restreint. Le peuplement des nappes volcaniques et des alluvions exclusivement sur leur marge atteste cette quasi impossibilité des édaphobies à étendre leur aire de dispersion.

Mais en face de cette impossibilité par voie active, nous trouvons une large possibilité par voie passive : tout transport de terre végétale peut permettre le transport d'insectes édaphobies (1).

On sait que nombre de végétaux : arbres, arbustes, plantes d'ornement, etc., sont expédiés, souvent à des distances considérables. Il est certain que beaucoup d'Arthropodes sont ainsi transportés dans la terre enrobant les racines ou accrochés aux radicules. Il est non moins certain que nombre de ces Arthropodes transportés font souche et installent des colonies là où l'homme les a apportés. Ceci est particulièrement vraisemblable pour les espèces parthénogénétiques telles que *Gynotyphlus perpusillus* Dod. et peut-être *Anommatus duodecimstriatus* Müll.

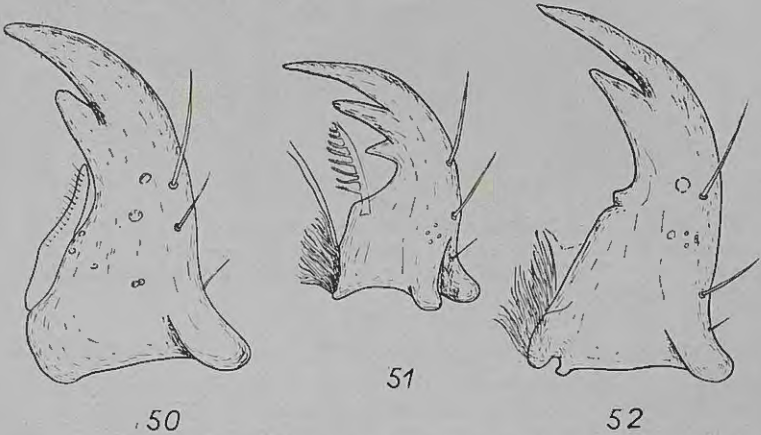


Fig. 50 à 52. — Mandibules de Staphylinides édaphobies de la sous-famille *Leptotyphlita* — Fig. 50 : Mandibule de *Cyrtotyphlus convexus* Dod. — Fig. 51 : Mandibule de *Leptotyphlus* (*s. st.*) *demeter* Coiff. — Fig. 52 : Mandibule de *Leptotyphlus* (*s. st.*) *orpheus* Coiff.

(1) Nous avons déjà indiqué ci-dessus avoir trouvé des *Gynotyphlus* dans la terre de petits godets contenant de jeunes plants de *Salvia* achetés à un fleuriste de Toulouse.

Aussi il convient d'être très circonspect quant aux captures d'insectes édaphobies faites dans les parcs ou les jardins. C'est ainsi que nous considérons comme introduit le *Paratyphlus regalis* Coiff. découvert par nous dans le parc dit « Jardin Royal » à Toulouse. Nous n'avons retrouvé cet insecte nulle part ailleurs dans la région toulousaine et le genre semble bien être spécial à la zone de l'olivier de la région méditerranéenne occidentale au nord des Pyrénées. D'ailleurs le parc où il a été récolté est établi sur les anciens remparts de la ville.

Le D^r JEANNEL a signalé (*Faune de France* 51. Coléoptères Caraïbiques. Supplément, p. 32) la capture faite par nous de deux exemplaires de *Microtyphlus* (*Hypotyphlus*) *Aubei* Saulcy à Caudéran près de Bordeaux. L'espèce est commune dans les Alpes-Maritimes et la Provence et n'avait jamais été signalée ailleurs. Or ces deux individus ont été recueillis, à quelques semaines d'intervalle, dans un parc aménagé cinq ou six ans auparavant et où l'on avait planté de nombreux arbustes d'ornement. Nous avons fait des recherches approfondies dans la région bordelaise, mais nulle part nous n'avons retrouvé *Microtyphlus Aubei*. Aussi estimons-nous aujourd'hui que cette espèce avait été introduite dans ce parc, où peut-être elle se trouve encore puisqu'elle avait dû s'y maintenir cinq ou six ans quand nous l'avons découverte.

Cette acclimatation des Coléoptères édaphobies loin de leur lieu d'origine est tout à fait comparable à celle des *Troglodromus* dans les Pyrénées. Quelques *Troglodromus* transportés en 1953 des Alpes-Maritimes au Laboratoire souterrain de Moulis se sont échappés. En 1954 nous en avons vu un exemplaire mâle immature donc récemment éclos. En 1955 nous en avons revu 5 individus. En 1956, l'espèce était abondante sur des appâts placés dans les parties non aménagées de la grotte (Salle des Mineurs). Le *Troglodromus* s'est donc parfaitement acclimaté à Moulis puisqu'il s'y maintient et s'y multiplie.

5. LES CARACTÈRES ARCHAÏQUES ET LES ULTRA-ÉVOLUTIONS

Le D^r JEANNEL étudiant les Coléoptères troglobies a signalé chez ces insectes un mélange de caractères archaïques et d'ultra-évolutions très remarquables. Chez les troglobies les ultra-évolutions portent surtout sur la forme du corps et la chétotaxie (*Aphaenops*, *Sardaphaenops*, *Pheggomisetes*, *Leptodirus*, *Antroherpon*, *Hadesia*, etc...) tandis que les édéages sont habituellement archaïques.

Chez les Coléoptères édaphobies les plus anciens (*Mayetia* et *Leptotyphlitae*) nous avons également rencontré un mélange de caractères archaïques et d'ultra-évolutions très poussées, mais dans un sens tout différent de ce que montrent les troglobies.

A. *Caractères archaïques*. — Les *Mayetia* sont les seuls *Pselaphidae* à avoir conservé un segment génital complet. C'est là certainement un caractère très archaïque.

Chez les *Leptotyphlites* la chétotaxie de l'abdomen est semblable à celle de l'abdomen des larves de *Staphylinidae* et les hanches sont pubescentes. Chez ces mêmes insectes le mésothorax forme un segment bien différencié, rappelant le prothorax par sa forme, très distinct du métathorax (fig. 75 à 77).

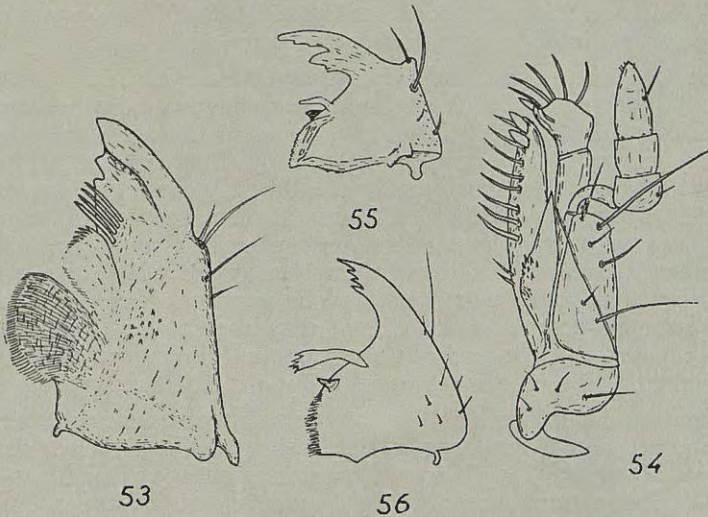


Fig. 53 à 56. — Mandibule et maxille de Staphylinides édaphobies et de larves de Catopides. — Fig. 53 : Mandibule de *Leptotyphlopsis Bordei* Coiff. — Fig. 54 : Maxille du même. — Fig. 55 : Mandibule de la larve de *Speocharis Sharpi* Ex. (d'après JEANNEL). — Fig. 56 : Mandibule de la larve de *Choleva major* Fairm.

Enfin on constate que chez certains genres du même groupe le pore génital femelle s'ouvre dans la membrane intersegmentaire sternale entre les urites VIII et IX (*Eotyphlus*, *Kenotyphlus*, *Leptotyphlus*). Tous ces caractères sont très archaïques.

Mais ce sont les mandibules des *Leptotyphlites*, et plus encore celles des *Osoriitae* édaphobies qui sont les organes les plus intéressants à ce point de vue.

Chez les *Leptotyphlites* les soies mandibulaires sont toujours au nombre de 3 (fig. 50 à 52). Deux d'assez grande taille sont insérées près du bord externe de la face supérieure dans la moitié basale. Une troisième soie beaucoup plus petite est implantée sur la face externe, tout près de la base. Ces soies sont des soies archaïques, elles se retrouvent à peu près identiques et aux mêmes emplacements chez les larves de *Catopidae* (fig. 55 et 56) et sans doute chez bien d'autres larves.

Chez les *Osoriitae* endogés, la mandibule est la plus archaïque que nous connaissions dans tout l'ordre des Coléoptères, elle présente de nombreux caractères larvaires. On y voit plus ou moins nettement selon les espèces des lignes de suture et la face interne porte divers appendices. La base de la face interne présente une mola très épaisse portant des spicules étroitement serrées. En avant de la mola existe un lobe membraneux bordé, à son bord apical, de petites spicules courbées. C'est une lacinia sans doute assez différente de la lacinia maxillaire aux fortes dents chitineuses, mais chez les *Leptotyphlitae* la lacinia est elle aussi membraneuse et beaucoup plus grêle que la lacinia maxillaire (fig. 50 et 51). En avant de cette lacinia existe une saillie portant de fortes spicules.

Du côté externe la mandibule présente 4 soies dans sa moitié basale. Ces soies correspondent presque exactement par leur taille respective et par leur emplacement aux soies insérées sur le côté externe du palpigère de la maxille.

Reste toute la partie antérieure de la mandibule, celle qui sert à capturer les proies. Cette partie semble une néoformation. En effet, chez les *Osorini* édaphobies, elle est entièrement dépourvue de soies (tout comme la gula) et lisse, alors que la base de la mandibule est réticulée.

A la base de cette partie apicale existe une ligne de moindre sclérification simulant presque une suture qui donne à la partie apicale néogénétique, une légère mobilité par rapport à la partie basale paléogénétique. Aucun muscle ne fait mouvoir cette partie apicale, l'élasticité relative qu'elle présente permet seulement à l'animal de retenir une proie qui se débat sans que la mandibule risque de se briser.

Cette ligne de moindre sclérification est vraisemblablement la même que la ligne suivant laquelle l'extrémité de la mandibule s'autotomise chez certains *Curculionidae* après l'éclosion. Elle limite très exactement les deux portions de la mandibule.

B. *Les ultra-évolutions.* — Elles portent essentiellement sur les organes copulateurs mâles, mais seulement dans certains groupes. Chez les Carabiques l'édéage est toujours primitif, sans variants sexuels. Chez les *Mayetia* l'organe copulateur mâle (fig. 59 à 62) est certainement parmi les plus évolués de la famille des *Pselaphidae*. Mais il ne l'est pas plus que celui de la plupart des *Faronitae*, sous-famille à laquelle appartient le genre *Mayetia*.

Chez les *Leptotyphlitae* on trouve des édéages ultra-évolués comme il n'en existe chez aucun autre *Staphylinidae* ni probablement dans aucun autre groupe de Coléoptères. Cette ultra-évolution porte à la fois sur la partie tegminale de l'organe et sur l'armature du sac interne (fig. 57, 58, 88 et 89). Le lobe médian est réduit à une partie tubulaire

en général extrêmement courte et les pièces du sac interne, toujours très développées, font largement saillie hors du sac, même à l'état de repos dans l'abdomen.

Ce développement extraordinaire de l'armature copulatrice du sac interne est tout à fait inhabituel.

Correspondant à ces édéages ultra-évolués, les femelles présentent généralement des pièces copulatrices bien différenciées, qui varient d'une espèce à l'autre.

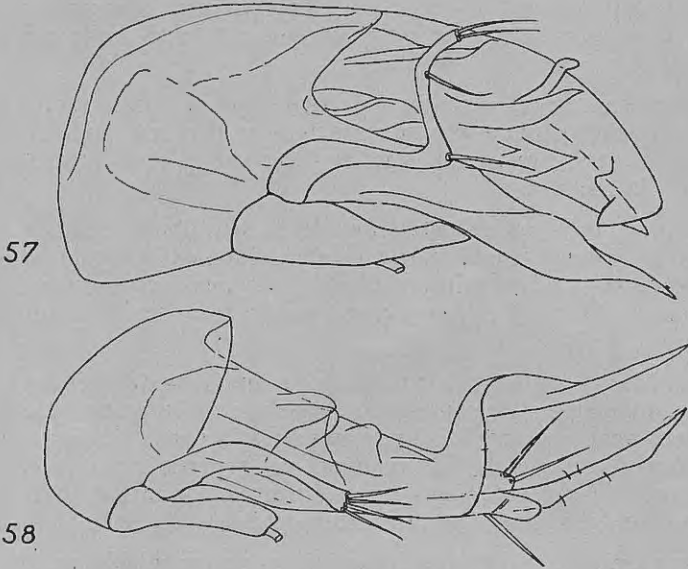


Fig. 57 et 58. — Édéages ultra-évolués de *Leptotyphlitae*. — Fig. 57 : Édéage de *Entomoculia dispersus* Coiff. de la Drôme. — Fig. 58 : Édéage de *Leptotyphlus* (*s. st.*) *Zariquieyi* Coiff. de Catalogne.

L'étude des ultra-évolutions de l'édéage chez les *Mayetia* nous permet de tirer deux conclusions également intéressantes.

a) Contrairement à ce que pensait le D^r JEANNEL, le milieu souterrain n'a pas été un obstacle à la production de variants sexuels puisque les *Mayetia* et les *Leptotyphlitae* nous présentent un nombre considérable de ces variants sexuels.

b) Ces grands genres *Entomoculia* et *Leptotyphlus* comprennent chacun de longues séries d'espèces qui se ressemblent à tel point qu'il est souvent impossible de les séparer par leurs seuls caractères externes. Mais dès que l'on examine les édéages et les armatures génitales femelles on constate des différences souvent considérables et la séparation des diverses espèces devient très facile.

Il semble que l'évolution externe de ces groupes se soit arrêtée à un stade déterminé, peut-être au stade atteint lorsqu'ils se sont enfoncés dans le sol. Ensuite, l'évolution des organes copulateurs se serait poursuivie donnant les édéages extrêmement compliqués et diversifiés que nous rencontrons aujourd'hui, mais où l'on peut cependant reconnaître des groupes homogènes d'espèces.

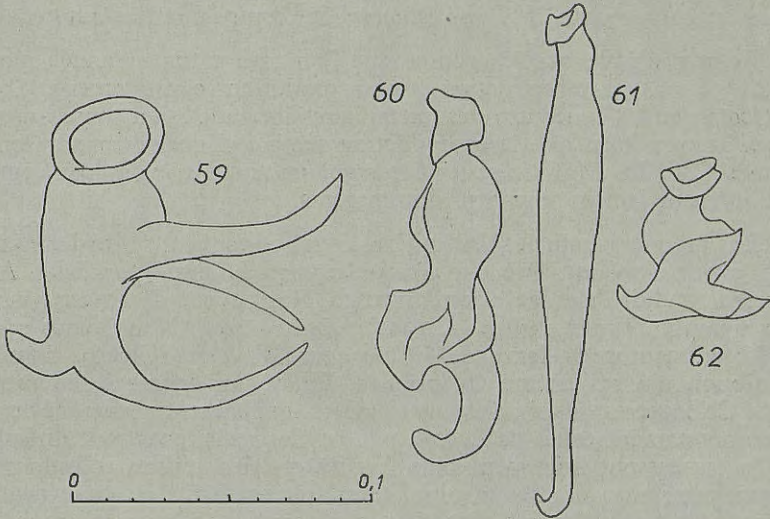


Fig. 59 à 62. — Édéages de *Mayetia*. — Fig. 59 : Édéage de *M. Foursi* Coiff. de Toulouse. — Fig. 60 : Édéage de *M. Laneyriei* Coiff. de St-Cassien-des-Bois (Var). — Fig. 61 : Édéage de *M. perpusilla* Norm. du Nord Tunisien. — Fig. 62 : Édéage de *M. minima* Coiff. de la forêt du Dom (Var).

Ces grands genres bisexués nous présentent donc de très nombreuses espèces endémiques alors que le genre *Gynotyphlus*, parthénogénétique, ne nous montre qu'une seule espèce répandue de l'Atlantique à l'Asie Mineure.

Il semble donc, dans le cas des *Leptotyphlitae*, que l'existence du sexe mâle ait été nécessaire pour déclencher une différenciation spécifique dont l'aspect le plus spectaculaire est d'ailleurs l'ultra-évolution de l'édéage du mâle. Tout se passe dans ce groupe comme si l'organisme femelle était un organisme « conservateur », et l'organisme mâle celui par qui se fait l'évolution.

6. LES PREMIERS ÉTATS DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

Certains Coléoptères édaphobies se rencontrent toute l'année. Dans les régions que nous avons prospectées, nous avons ainsi trouvé en toute saison des *Geotrechus*, des *Leptotyphlitae*, des *Mayetia*, des *Cephennium*

et des *Anommatus*. Par contre, d'autres genres ne se rencontrent qu'au printemps et plus ou moins en été : tous les *Anillini*, les *Phloeocharis*, les *Octavius*, les *Typhlocyptus*, les *Alaocephala* et les *Raymondionymus*.

Dans la région de Toulouse *Raymondionymus Perrisi* Grav. éclot en automne. A cette époque on trouve en effet de très nombreux individus immatures. En août, nous avons rencontré de très nombreuses larves de *Phloeocharis Winkleri* Scheerp. en compagnie des adultes.

Il est probable que les genres que l'on trouve toute l'année n'ont pas de période de reproduction et se reproduisent constamment. Chez les *Geotrechus* on rencontre des exemplaires immatures en toute saison, ce qui montre bien que la reproduction semble s'échelonner sur toute l'année. Chez les *Mayetia* et les *Leptotyphlita*e nous n'avons par contre pratiquement jamais rencontré d'immatures.

Les premiers états des Coléoptères édaphobies sont très mal connus. Nous avons élevé la larve de *Geotrechus orpheus* ssp. *parallelus* Ab. et avons conduit l'élevage jusqu'à l'imago. Nous avons décrit cette larve et la nymphe (*Vie et Milieu* II, 1951, p. 461 à 469). Nous avons aussi récolté en nombre la larve de *Phloeocharis Winkleri* Scheerp. dont la description n'a pas encore été publiée. En ce qui concerne les autres petits Coléoptères édaphobies, nous avons longuement recherché leurs larves notamment celles de *Leptotyphlita*e. Ces recherches sont difficiles car les larves sont infiniment plus fragiles que les adultes et beaucoup doivent périr au cours des manipulations souvent brutales que nécessite le lavage de terre. Il n'est cependant pas possible de les récolter en les recherchant directement à vue dans le sol. Quoi qu'il en soit, les recherches faites à la profondeur où se rencontrent habituellement les Coléoptères édaphobies, soit entre 5 et 35 centimètres, ont été décevantes. Par contre les recherches faites à plus grande profondeur, entre 35 et 70 cm, nous ont permis de rencontrer un certain nombre de très petites larves de Coléoptères. Malheureusement aucune de celles capturées vivantes et mises en élevage n'a survécu, ce qui fait que nous n'avons aucune certitude quant à leur identité.

Un fait semble en tout cas établi : c'est que les larves des Coléoptères édaphobies vivent dans le sol à une plus grande profondeur que les adultes. Pour les *Leptotyphlita*e les larves doivent vivre à une profondeur moyenne de 50 cm alors que les adultes vivent en général plus près de la surface. La larve doit se nymphoser en profondeur et l'imago ne remonter dans les couches superficielles que lorsqu'il est bien mature. C'est ce qui expliquerait l'absence de *Leptotyphlita*e immatures dans nos récoltes faites à une profondeur ne dépassant pas 35 à 40 cm.

Chez *Geotrechus orpheus* nous avons toujours trouvé des larves à 40, 50 ou 60 cm de profondeur alors que les adultes peuvent remonter beaucoup plus près de la surface.

La durée de la vie larvaire doit être fort longue chez les Coléoptères édaphobies. Chez *Geotrechus orpheus* nos élevages ont montré qu'il doit s'écouler environ un an entre la ponte de l'œuf et l'éclosion de l'imago issu de cet œuf. Nous pensons qu'il en est de même chez la plupart des édaphobies. D'ailleurs tous ces animaux semblent avoir, comme les cavernicoles, un métabolisme extrêmement lent. Lorsque l'on observe sous le binoculaire une *Mayetia* ou un *Leptotyphlitae*, on est frappé par la lenteur de ses mouvements. Ces animaux se déplacent très lentement en s'aidant de leur abdomen plus que de leurs très courtes pattes : ils rampent plutôt qu'ils ne marchent.

Aucune recherche n'a été faite sur le métabolisme des édaphobies. Ces recherches, comme celles portant sur les larves, se heurtent d'une part à la petitesse des animaux considérés, d'autre part, au fait qu'ils vivent dans le sol.

7. LES PARASITES DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

A. *Endoparasites*. — Les Coléoptères endogés ne présentent que très rarement des parasites internes. Parmi les milliers d'individus que nous avons étudiés au microscope, nous n'avons remarqué que 5 exemplaires de *Leptotyphlitae* portant des endoparasites.

1° Un *Leptotyphlus (Stigmotyphlus) tuniseus* Norm. femelle du Kef était porteur d'un groupe de 18 à 20 parasites monocellulaires réunis en un amas dans la tête.

2° Un *Paratyphlus Doderoi* Norm. femelle, également du Kef, était porteur d'un groupe de 7 parasites monocellulaires dans le 5^e segment abdominal et d'un petit groupe de 3 parasites dans le 6^e segment.

3° Un mâle appartenant à la même espèce et provenant de la même localité était porteur d'un amas de 7 parasites dans le 2^e segment abdominal.

4° Un *Paratyphlus Torres-Salai* Coiff. femelle de Candia (Prov. de Valence, Espagne), était porteur d'un amas d'une trentaine de parasites dans le pronotum.

5° Un *Paratyphlus* sp. ? femelle de Parello (Prov. de Valence, Espagne), était porteur de deux amas de chacun une trentaine de parasites dans le pronotum, d'un amas de plus de 50 parasites dans le 4^e segment abdominal et d'une petite colonie de 3 parasites dans le 6^e segment.

Il semble que dans ces 5 cas on se trouve en présence du même parasite (Grégarine) qui est en forme de rein allongé avec une extrémité plus ou moins conique (fig. 64).

B. *Laboulbéniales*. — Bien que les Laboulbéniales soient extrêmement fréquentes chez les *Carabidae* et les *Staphylinidae* vivant dans des

milieux humides, notamment chez les *Trechitae* cavernicoles, ces champignons sont très rares chez les endogés. Seul *Geotrechus orpheus* Dieck. est assez souvent porteur de Laboulbénielles appartenant aux genres *Laboulbenia* et *Rhachomyces* (groupe du *Rh. endogae*).

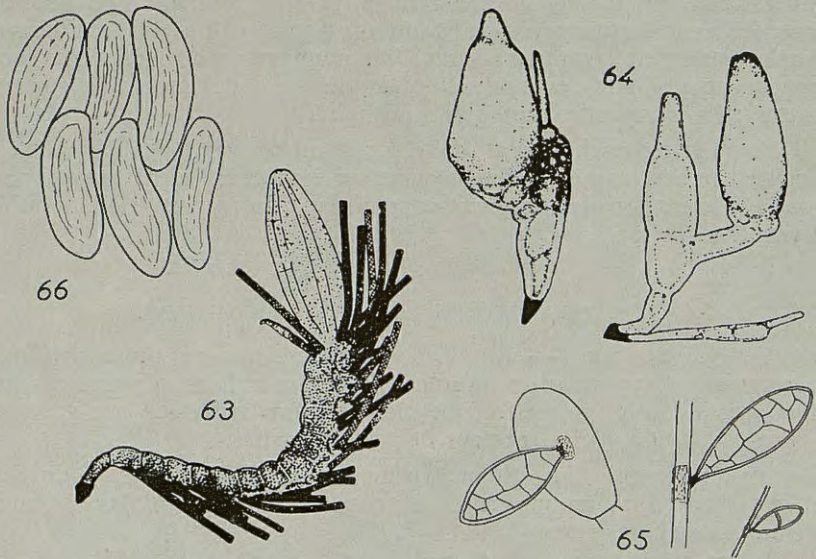


Fig. 63 à 66. — Parasites de Coléoptères édaphobies. — Fig. 63 : *Rhachomyces hypogaeus* Thaxt. sur *Speotrechus Mayeti* Ab. (d'après LEPESME). Une forme identique ou voisine a été signalée sur *Geotrechus*. — Fig. 64 : *Dioicomycetes endogaeus* Picard, ectoparasite de *Anillus caecus* J. Duv. (d'après PICARD). — Fig. 65 : Nématode ectoparasite sur la larve de *Geotrechus orpheus* subsp. *consorranus* Dieck. — Fig. 66 : Groupe de spores de Grégarines chez *Paratyphlus Doderoi* Norm. du Kef.

En dehors de ce *Geotrechus*, nous n'avons guère vu que 2 ou 3 *Anillus caecus* J. Duv. portant quelques *Dioicomycetes endogaeus* Picard (fig. 65) sur peut-être une cinquantaine qui nous sont passés sous les yeux.

Mais nous n'avons jamais remarqué de Laboulbénielle chez aucun autre *Anillini*, ni sur aucun *Staphylinidae* ou autre Coléoptère édaphobie.

C. *Nématodes*. — En décrivant la larve de *Geotrechus orpheus* subsp. *consorranus* (*Vie et Milieu* II, 1951, p. 469) nous avons signalé la présence, sur un exemplaire de cette larve, de petits organismes qui semblent être des formes jeunes d'un Nématode (fig. 66). Nous n'avons jamais trouvé de cas semblable sur aucun édaphobie adulte étudié au microscope.

D. *Acariens*. — Nous n'avons vu qu'un seul Coléoptère édaphobie, un *Anillus caecus* J. Duv., portant une nymphe de *Gamasidae* fixée sur le second article de l'antenne. Mais on sait qu'il s'agit là d'un cas de phorésie et non de parasitisme.

Le parasitisme est donc excessivement rare chez les Coléoptères édaphobies et les seuls cas de véritable parasitisme observé sont ceux des 5 *Leptotyphlitae* porteurs de spores de grégaires.

CHAPITRE VIII

COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES HABITANT DES MILIEUX VOISINS

1. Coléoptères édaphobies et Coléoptères troglobies (p. 120). —
 2. Coléoptères édaphobies et Coléoptères humicoles et muscicoles (p. 123). —
 3. Coléoptères édaphobies et Coléoptères myrmécophiles (p. 124). I A. Position systématique des myrmécophiles et des termitophiles (p. 125). - B. Les myrmécophiles écobies (p. 126). - C. Les adaptations des myrmécophiles écobies (p. 128). - D. Coléoptères myrmécophiles et Coléoptères édaphobies (p. 130). — 4. Coléoptères édaphobies et Coléoptères pholéobies (p. 130). - A. Les adaptations des Coléoptères pholéobies (p. 132). — Conclusion (p. 134).

I. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES TROGLOBIES

Si l'on compare la faunule des Coléoptères édaphobies avec celle des Coléoptères troglobies en s'en tenant à la France et à la région circuméditerranéenne, on peut dresser le tableau comparatif ci-après :

XXVII. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES TROGLOBIES

Coléoptères édaphobies	Coléoptères troglobies
Fam. <i>CARABIDAE</i> (sensu lato)	
Subfam. CLIVINITAE	
Gen. <i>Reicheia</i>	Gen. <i>Italodytes</i> (1) Gen. <i>Spelaeodytes</i> (2)
Subfam. TRECHITAE	
11 genres avec tout ou partie de leurs espèces	Une vingtaine de genres avec tout ou partie de leurs espèces.
Subfam. BEMBIDIITAE	
Tous les représentants de la tribu <i>Anillini</i> .	Néant.

(1) *I. Stammeri* J. Müll. des grottes des Pouilles.

(2) *S. mirabilis* Mill. d'une grotte d'Herzégovine.

Subfam. PTEROSTICHIITAE

Gen. <i>Typhlochoromus</i> , <i>Molopidius</i> , <i>Pterostichus</i> subg. <i>Lianoë</i> , <i>Speluncarius</i> .		Gen. <i>Stomis</i> (1), <i>Zariquieya</i> (2), <i>Henrotius</i> (3), <i>Trogloorites</i> (4), <i>Hypogeobium</i> (5).
--	--	---

Fam. STAPHYLINIDAE (sensu lato)

Subfam. PHLOEOCHARITAE

Gen. *Phloeocharis* subg. *Scotodytes*. | Néant.

Subfam. OXYTELITAE

Gen. *Boreaphilus* | Gen. *Lesteva* (6).

Subfam. OSORIITAE

Gen. <i>Cylindropsis</i> , <i>Bacillopsis</i> , <i>Typhlosorius</i> , <i>Typhloiulopsis</i> , <i>Oligotyphlopsis</i> , <i>Leptotyphlosis</i> , <i>Geomitopsis</i> , <i>Libanotyphlus</i> .		Néant
---	--	-------

Subfam. LEPTOTYPHLITAE

La totalité des espèces
de la sous-famille. | Néant

Subfam. EVAESTHETITAE

Gen. *Octavius*. | Néant.

Subfam. PAEDERITAE

Gen. <i>Hypomedon</i> , <i>Domene</i> , <i>Lathrobium</i> subg. <i>Glyptomerus</i> , et <i>Centrocnemis</i> .		Gen. <i>Domene</i> (7)
---	--	------------------------

Subfam. XANTHOLINITAE

Gen. *Caecolinus*, *G. Vulda*
subg. *Typhlodes*. | Néant.

- (1) *S. Benoiti* Jeann. de la grotte de Cornus sur le Causse du Larzac.
- (2) *Z. troglodytes* Jeann. du nord de la Catalogne.
- (3) *H. Jordai* Reitt. et *H. Henroti* Jeann. de Majorque.
- (4) *T. Breuilli* Jeann. de Navarre et *T. Ochsi* Jeann. des Alpes maritimes.
- (5) *H. albanicum* Tschits d'Albanie.
- (6) *L. Villardi* Rey. des grottes de la Drôme.
- (7) *D. cavicola* Coiff. du sud de l'Espagne et *D. Camusi* Peyer. du Maroc.

Subfam. ALEOCHARITAE

Gen. *Typhlocyptus*, *Apteranillus*, | Gen. *Apteraphaenops* (1),
Sipalia, *Paraleptusa*, *Platyola*. | *Antrosemmotes* (2), *Paraleptusa* (3).

Fam. PSELAPHIDAE

Gen. *Mayetia*, *Scotoplectus*, *Cyrtoplectus*, *Trogasteropsis*, *Cyrtoplectus*, *Imirus*; une dizaine de genres de la tribu *Bythinini* et à peu près autant de la tribu *Amauropsini*. | Huit genres de la tribu *Bythinini* (*Collartia*, *Prionobythus*, *Linderia*, *Xenobythus*, *Leptobythus*, *Bythoxenus*, *Glyphobythus*, *Machaerites*) et un genre de la tribu *Amauropsini* (*Troglamaurops*).

Fam. SCYDMENIDAE

Gen. *Cephennium*, s. st. subg. *Geodytes*, subg. *Phennecium*, *Nanophthalmus*, *Euconnus*, subg. *Iberoconnus*, *Eudesis*, *Leptomastax*, *Ablepton*. | Néant.

Fam. CATOPIDAE

Subfam. CATOPITAE

Néant. | Gen. *Speonemadus*.

Subfam. BATHYSCIITAE

13 genres avec 40 à 50 espèces. | Environ 70 genres avec plus de 600 espèces ou sous-espèces.

Fam. HISTERIDAE

Néant. | Gen. *Spelaeoacritus* (4).

Fam. COLYDIIDAE

Gen. *Doderonymus*, *Lyreus*, *Langelandia*, *Anommatus*, *Abromus*. | Néant.

Fam. CURCULIONIDAE

Gen. *Troglorrhynchus*, *Alaocyba*, *Alaocephala*, *Raymondionymus*, *Torneuma*. | Néant.

(1) *A. longiceps* Jeann. du Djurjura.

(2) *A. Rotroui* Scheerp. du Maroc.

(3) Quelques espèces vivent dans les grottes d'Afrique du Nord.

(4) *S. anophthalmus* Jeann. d'Anatolie.

Ce tableau montre que les *Carabidae* sont largement représentés dans le domaine endogé et dans le domaine cavernicole. Mais alors que les édaphobies comprennent toute la tribu *Anillini* et quelques genres appartenant aux *Trechiiatae*, les troglobies au contraire comprennent un très grand nombre de *Trechiiatae* et aucun *Anillini*.

Les *Staphylinidae* ont donné la plus grande partie des édaphobies : toute la sous-famille *Leptotyphlita*, de nombreux genres d'*Osoiitae* et quelques autres genres. Cette importante famille n'est par contre représentée dans la faune troglobie que par 4 ou 5 espèces nord-africaines, une du sud de l'Espagne et une, qui est un cavernicole tout récent, de la Drôme.

Les *Pselaphidae* et *Scydmenidae* ont donné toute une série de genres édaphobies tandis que la première de ces familles n'a donné que quelques genres troglobies et la seconde aucun.

Par contre les *Catopidae* ont donné un très grand nombre de genres et d'espèces troglobies, et seulement quelques espèces édaphobies.

Enfin les *Colydiidae* et les *Curculionidae* ont donné quelques genres édaphobies et aucun troglobie.

Les édaphobies et les troglobies appartiennent donc à des groupes très différents alors même qu'ils se rangent dans la même famille. Ceci montre bien la différence totale existant entre les faunes endogée et cavernicole.

Nous étudierons au chapitre IX ci-après les différences existant entre les adaptations des édaphobies et celles des troglobies.

2. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES HUMICOLES OU MUSCICOLES

Nous avons déjà indiqué que les Coléoptères vivant dans les mousses, la litière et l'humus pénètrent volontiers dans le sol, surtout lorsque les conditions deviennent défavorables dans le milieu où ils vivent normalement (abaissement du niveau hygrométrique, variation de température en dehors des limites acceptées par l'espèce). Ces Coléoptères constituent la majorité des formes que nous avons rangé dans la catégorie des « Édaphophiles ».

Les adaptations des humicoles et muscicoles ne sont certes pas aussi poussées que celles des édaphobies, mais elles sont cependant orientées dans le même sens. La plupart des très nombreuses espèces vivant dans la mousse, la litière et l'humus sont de petite taille, aptères ou brachyptères, souvent plus ou moins dépigmentées, et, très souvent aussi, microphthalmes ou même anophthalmes (*Bathysciola* par exemple). Nous remarquerons encore que les Altises des genres *Mniophila* et

Minota inféodées aux mousses sont parmi les plus petites Altises et les seules (tout au moins de la Faune de France) à avoir perdu presque totalement (*Minota*) ou totalement (*Mniophila*) la faculté de sauter. Les fémurs postérieurs sont à peine renflés chez *Mniophila muscorum* Koch.

Il est probable que si le climat actuel des régions que nous avons étudiées évoluait vers un climat plus chaud et plus sec, un certain nombre de Coléoptères muscicoles et humicoles actuels s'enfonceraient dans le sol et donneraient des souches d'édaphobies. C'est d'ailleurs la voie que semblent en train de suivre certains genres qui, tel *Hypomedon* (voir page 666, nota o), ont des représentants à la fois dans le milieu humicole et dans le milieu endogé. C'est très certainement par un processus identique que tous les Coléoptères édaphobies que nous connaissons ont été relégués dans le sol. Ce sont les périodes xérothermiques qui ont, d'une façon générale, déclenché le peuplement du milieu souterrain. On connaît d'ailleurs un certain nombre d'espèces humicoles ou muscicoles qui pénètrent dans le sol ou dans les cavernes à la limite méridionale de leur aire de répartition. Nous citerons parmi les *Staphylinidae* : *Omalius excavatum* Steph., *O. Allardi* Fairm., *Medon dilutum* Er., *Philonthus cephalotes* Grav., *Ocalea picata* Steph.

D'autres espèces, dans une même région, sont muscicoles au-dessus d'une certaine altitude, endogées au-dessous et quelques fois cavernicoles en des points situés encore plus bas (*Duvalius cognatus* Friv.).

3. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES MYRMÉCOPHILES

A la suite des travaux de WASMANN, les invertébrés fréquentant les fourmilières et les termitières sont habituellement classés en trois catégories : les *synoeques*, simples commensaux partageant seulement l'habitat de leurs hôtes et se nourrissant de débris divers; les *synechthres* qui s'introduisent dans le nid et pillent les réserves ou attaquent les hôtes ou leurs larves; les *symphiles*, espèces entretenues par les hôtes alors même qu'elles sont néfastes à la colonie.

Récemment (*Faune de France* 53, *Coléoptères Psélaphides*, 1950, p. 30), le Dr JEANNEL a proposé les termes « écoxènes », « écophiles », « écobies » pour désigner d'après leur écologie, les hôtes des colonies de Fourmis ou de Termites. Ces termes nous paraissent tout aussi judicieux que Troglonexène, Pholéophile, Édaphobie, etc... pour définir des catégories calquées sur celles définies à propos de la faune cavernicole.

Les myrmécophiles écoxènes sont les hôtes tout accidentels des fourmilières, il n'y a donc pas lieu de s'appesantir sur eux. Les myrmécophiles écophiles sont les espèces se trouvant régulièrement dans les fourmilières mais que l'on rencontre aussi en dehors. Quant aux myrmécophiles écobies, ils groupent les *Synoeques*, les *Synechthres* et les *Symphiles* de WASMANN.

Dans la suite de ce chapitre, nous adopterons la classification du D^r JEANNEL.

Le nombre des Coléoptères myrmécophiles connus comme tels en 1875 s'élevait déjà à un millier. Depuis lors, ce nombre s'est beaucoup accru, de très nombreuses espèces trouvées dans les fourmilières ayant été décrites depuis cette époque. La grande majorité de ces myrmécophiles habitent les régions chaudes du globe.

Pour nous en tenir aux seules espèces de la Faune de France et de la région méditerranéenne (qui sont celles que nous connaissons le mieux), nous pouvons néanmoins faire un certain nombre de constatations intéressantes en les comparant aux édaphobies.

A. *Position systématique des myrmécophiles et des termitophiles.* —

Un grand nombre de familles de Coléoptères ont des représentants dans les fourmilières et les termitières. En France et dans la région méditerranéenne, on trouve surtout des Staphylins (une vingtaine de genres dont les deux tiers d'Aléochariens) et des Pselaphides (près de vingt genres). Un peu moins bien représentés sont les *Catopidae* et les *Histeridae* (une dizaine de genres), les *Colydiidae*, les *Scydmenidae* et les *Ptiliidae* (4 ou 5 genres). Les Carabiques ne sont guère représentés (deux genres : *Paussus* et *Pseudotrechus*). On trouve encore quelques *Latridiidae* (2 genres), *Tenebrionidae* (G. *Scaurus*), *Monotomidae* (G. *Monotoma*), *Nitidulidae* (G. *Amphotis*), *Thorictidae* (G. *Thorictus*) et *Brentidae* (G. *Amorphocephalus*).

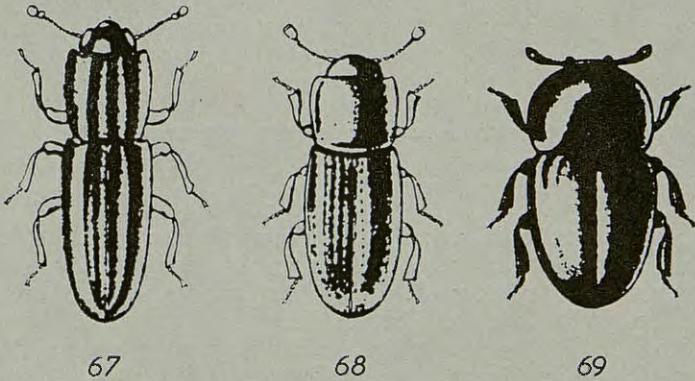


Fig. 67 à 69. — Coléoptères *Colydiidae* édaphobies et *Thorictidae* myrmécophiles — Fig. 67 : *Langelandia anophthalma* Aubé (d'après J. DU VAL). — Fig. 68 : *Anommatus duodecimstriatus* Müll. (d'après J. DU VAL). — Fig. 69 : *Thorictus grandicollis* Germ. myrmécophile écobie (d'après J. DU VAL).

Hors de la région méditerranéenne, surtout dans les contrées tropicales, les fourmilières et les termitières renferment, outre des représentants des familles ci-dessus, un certain nombre d'espèces appartenant

à d'autres familles : *Liodidae* (Myrm.), *Scarabaeidae* (Myrm. et Term.), *Cryptophagidae* (Myrm.), *Cucujidae* (Myrm.), *Chrysomelidae* (Myrm.), *Curculionidae* (Term.), *Cossiphodidae* (Myrm.), *Ectrephidae* (Myrm.), *Rhizopausidae* (Term.), *Catoprochrotidae* (Myrm.), *Aculognathidae* (Myrm.). Les 5 dernières familles ne groupent que quelques espèces (une seule pour les deux dernières) toutes inféodées aux insectes sociaux.

Comme on le voit, les *Staphylinidae* et les *Pselaphidae* qui donnent le plus gros contingent des Coléoptères édaphobies sont aussi les deux familles les mieux représentées dans les fourmilières. Mais il est à remarquer, que, dans nos régions, les Carabiques si nombreux tant dans la faune épigée que dans la faune endogée et dans celle des cavernes n'ont guère colonisé les fourmilières, sauf les *Pausus* (plus de 200 espèces, surtout africaines, 2 seulement en Europe) qui sont tous myrmécophiles. Le petit genre *Pseudotrechus* ne comporte quant à lui qu'une seule espèce *P. mutilatus* Ros. étroitement cantonnée de chaque côté du détroit de Gibraltar.

En Amérique du Nord, les Carabiques sont représentés dans les fourmilières par *Tachys incurvus* Say. tandis que dans les régions tropicales ils le sont par les *Pausus* et genres voisins, ainsi que par les *Physa* également proches des *Pausus*. Dans les termitières on rencontre *Perigona termites* Jeann., les *Orthogonius* et les *Glyptus*. Il n'y a donc au total que fort peu de Carabiques myrmécophiles ou termitophiles.

Les *Catopidae* myrmécophiles n'appartiennent pas à la même sous-famille que les *Catopidae* endogés qui tous sont des *Bathysciitae*.

Enfin, nous noterons que chez nous, 8 familles sont représentées dans les fourmilières mais ne comportent aucune espèce édaphobie : *Histeridae*, *Ptiliidae*, *Lathridiidae*, *Monotomidae*, *Nitidulidae*, *Thorictidae*, *Tenebrionidae*, *Brenthidae*.

B. *Les Myrmécophiles écobies*. — Parmi les quelques 80 genres de Coléoptères qui ont des représentants vivant dans les fourmilières de nos contrées, il n'y en a guère que le tiers qui peuvent être considérés comme des myrmécophiles écobies. Les deux autres tiers sont des myrmécophiles écophiles que l'on rencontre plus ou moins régulièrement en dehors des fourmilières. Il faut toutefois remarquer que pour beaucoup de Coléoptères myrmécophiles on manque d'observations précises sur leur comportement dans la fourmilière et sur leurs rapports avec leurs hôtes, ce qui fait qu'on ne sait trop s'ils doivent être considérés comme écophiles ou écobies et comme synoques, synechthres ou symphiles. Nous indiquerons ce doute dans la liste ci-dessous.

XXVIII. TABLEAU DES COLÉOPTÈRES MYRMÉCOPHILES ÉCOBIES
DE FRANCE ET DE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE

GENRE	Synoeque	Synechthre	Symphile
Fam. CARABIDAE			
<i>Pseudotrechus</i>	+ (?)		
<i>Pausus</i> (fig. 71)			+
Fam. STAPHYLINIDAE			
<i>Thoracophorus</i>	+ (?)		
<i>Myrmoecia</i>		+ (?)	
<i>Notothecta</i>	+ (?)		
<i>Thiasophila</i>	+ (?)		
<i>Dinarda</i>	+ (?)		
<i>Atemeles</i>			+
<i>Lomechusa</i>			+
Fam. PSELAPHIDAE			
<i>Batrissus</i>	+		
<i>Batrisodes</i>	+		
<i>Chennium</i>			+
<i>Centrotoma</i>			+
<i>Claviger</i> (fig. 70)			+
Fam. CATOPIDAE			
<i>Synaulus</i>	+		
<i>Eocatops</i>	+		
<i>Attumbra</i>	+		
<i>Philomessor</i>	+		
<i>Catopomorphus</i> (fig. 72)	+		
<i>Attaephilus</i>	+		
Fam. HISTERIDAE			
<i>Hetaerius</i>			+ (?)
<i>Satrapes</i>		+ (?)	
<i>Myrmetes</i>		+ (?)	
Fam. THORICTIDAE			
<i>Thorictus</i> (fig. 69)	+ (?)		
Fam. COLYDIIDAE			
<i>Myrmecoxrénus</i>	+ (?)		
Fam. LATHRIDIIDAE			
<i>Coluocera</i>	+ (?)		
<i>Merophysia</i>	+ (?)		
Fam. BRENTHIDAE			
<i>Amorphocephalus</i>			+

C. *Les adaptations des myrmécophiles écobies.* — Les myrmécophiles écophiles ne présentent aucune adaptation. Parmi les espèces écobies, WASMANN distingue des *types indifférents*, non modifiés; des *types protégés* à corps lisse ou épineux, très convexe, et à appendices protégés; des *types mimétiques* reproduisant le faciès de l'hôte (parfois ce sont les larves de myrmécophiles qui miment les larves de l'hôte); des *types symphiles* (portant des trichomes) soignés par l'hôte. A ce type on peut aussi rattacher les formes physogastres.

Cette classification morphologique marque pour les trois derniers types des adaptations en rapport avec le comportement de l'hôte en face du commensal.

Les myrmécophiles de « type protégé » seraient des animaux pourchassés par les Fourmis. Mais ceci est discutable. Parmi les myrmécophiles de la Faune de France, ceux qui réalisent le mieux ce type sont les *Histeridae*. Or il semble que *Hetaerius ferrugineus* Ol. soit un commensal soigné par les Fourmis et le « type protégé » qu'il présente est tout à fait semblable à celui de tous les insectes de la famille.

On a beaucoup discuté sur le mimétisme indéniable de certains myrmécophiles. Ce mimétisme reste inexplicé et l'utilité qu'il peut présenter pour le commensal vis-à-vis de l'hôte est des plus incertaine.

Parmi les « types symphiles » tous porteurs de trichomes ou physogastres, producteurs de substances recherchées par les Fourmis, nous trouverons des insectes peu modifiés et d'autres qui le sont énormément. Ces modifications sont très diverses selon les groupes. Les plus caractéristiques sont les suivantes :

1^o Réduction ou même atrophie des pièces buccales par rapport au type normal présenté par la famille. Le commensal devient incapable de se nourrir lui-même. Il est alimenté par les Fourmis. Tel est le cas des *Claviger* et de certains Scarabaeides *Aphodiitae* exotiques : *Corythoderus* et *Chaetopisthes*. Chez ces deux genres, le labre, les mandibules et les palpes labiaux ont disparu.

2^o Raccourcissement des antennes avec, souvent, réduction du nombre d'articles et modification de la massue qui devient compacte et plate. Cette modification est très nette chez les *Catopidae* myrmécophiles qui ont conservé leurs antennes de 11 articles (fig. 72). Chez les *Coluocera* et les *Merophysia* les antennes n'ont que 8 articles, le dernier formant une grande massue plate. Chez certains *Brenthidae* myrmécophiles exotiques on observe de même une réduction du nombre des articles antennaires. Mais les transformations les plus remarquables se rencontrent chez les *Clavigeritae* et chez les *Paussus*. Chez les premiers (fig. 70) les antennes comptent de 2 à 6 articles parfois avec une massue peu dilatée (*Claviger*), parfois avec une massue plus nette et dont la forme varie suivant le sexe (*Amphironchus*). Chez *Paussus* (fig. 71), les antennes n'ont que deux articles, le second étant très grand et foliacé, formé par la fusion des articles apicaux.

En dehors de ces adaptations en liaison avec les rapports existant entre les myrmécophiles et les Fourmis, il est bien difficile de reconnaître des adaptations d'ordre général comme on en observe chez les Coléoptères édaphobies ou troglobies.

Les myrmécophiles sont la plupart du temps oculés, et souvent pigmentés et ailés. D'ailleurs beaucoup quittent la fourmilière à certaines périodes de leur vie, soit qu'ils vivent suivant la saison avec des Fourmis de genres différents (*Atemeles* et probablement *Lomechusa*), soit pour aller s'installer dans de nouvelles colonies, soit peut-être, à l'occasion de leur activité sexuelle. Il n'est pas tellement rare de rencontrer des myrmécophiles, même écobies, hors des fourmilières, dans leur voisinage.

Quelques myrmécophiles sont aveugles (*Coluocera*, certains *Clavigeritae*), plus ou moins dépigmentés (*Coluocera*, *Hetaerius*, certains *Claviger* et *Paussus*) et aptères (*Coluocera*, *Claviger*). Mais il s'agit là de cas exceptionnels. Peut-être s'agit-il alors de Myrmécophiles très anciens et très modifiés (*Paussus*, *Claviger*), peut-être aussi s'agit-il de formes endogées devenues myrmécophiles (*Coluocera*) comme nous l'exposerons ci-dessous.

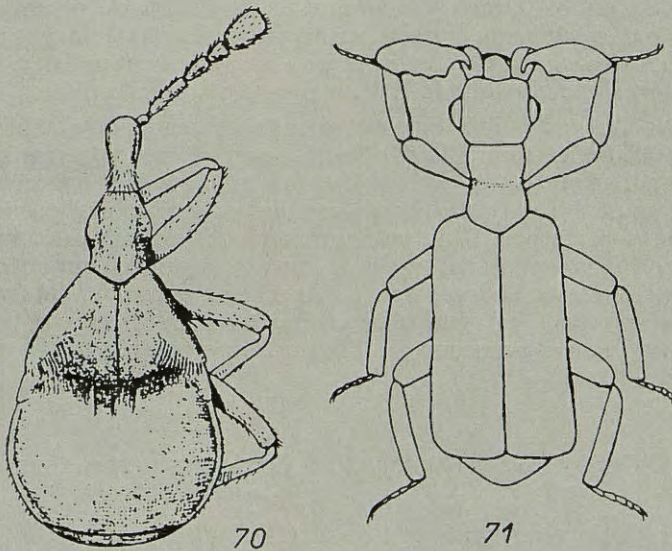


Fig. 70 et 71. — Coléoptères myrmécophiles écobies. — Fig. 70 : *Claviger (Claviger) longicornis* Müll. (d'après JEANNEL). — Fig. 71 : *Paussus Favieri* Fairm. (d'après PORTEVIN).

D. Coléoptères myrmécophiles et Coléoptères édaphobies. — Nous venons de voir que — sauf très rares exceptions — les adaptations des myrmécophiles n'ont rien de commun avec celles des édaphobies. Il s'agit là de deux faunules tout à fait différentes, constituées par des groupes systématiquement distincts alors même qu'il s'agit d'insectes de la même famille (Staphylinides, Pselaphides). Les myrmécophiles écobies sont des animaux qui ont été attirés dans le sol par la fourmilière, laquelle leur fournit des conditions de vie, notamment d'alimentation, à leur convenance. En général ils quittent cette fourmilière quand ils le désirent.

Les édaphobies, eux, ont été relégués dans le sol par des conditions climatiques et ils ne peuvent le quitter sous peine de mort. Rien d'étonnant dans ces conditions de constater des différences entre les uns et les autres.

Les myrmécophiles sont en somme dans le milieu endogé ce que sont les guanobies dans le milieu cavernicole.

Mais à côté de cette divergence fondamentale, on constate que certains Coléoptères édaphobies recherchent volontiers le voisinage des Fourmis sans doute pour des raisons alimentaires, soit qu'ils attaquent les Fourmis ou leurs larves (synechthres), soit qu'ils recherchent les déchets de la fourmilière. Ils deviennent alors des myrmécophiles éco-philés. Tel semble être le cas de quelques Pselaphides, notamment de beaucoup d'*Amauropsini* et peut-être de certains Scydménides et Staphylinides (*Apteramilus*). Ces animaux présentent alors tous les caractères des endogés et nullement les adaptations des myrmécophiles.

Mais il est possible que certains de ces endogés s'établissent à demeure dans les fourmilières. Nous aurons alors des myrmécophiles écobies qui seront entrés dans la fourmilière en passant par le sol alors que, de toute évidence, les myrmécophiles écobies, d'une manière très générale, sont arrivés dans la fourmilière en venant directement de l'extérieur. Nous pensons que dans cette catégorie de myrmécophiles venus par le milieu endogé, il faut ranger les *Coluocera* et aussi certains Isopodes terrestres du genre *Platyarthrus* tel *P. Hoffmannseggi* Br. de la Faune de France (beaucoup de *Platyarthrus* sont endogés).

4. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES PHOLÉOBIES

Les Coléoptères pholéophiles sont inféodés à un hôte selon des liens plus ou moins étroits. Aussi, comme pour les myrmécophiles, nous distinguerons des pholéophiles écoxènes ou pholéoxènes, des pholéophiles éco-philés ou pholéophiles proprement dits et des pholéophiles écobies ou pholéobies.

Les premiers, hôtes accidentels des terriers ou des nids, ne présentent aucun intérêt particulier.

Les seconds sont attirés dans le refuge de l'hôte parce qu'ils trouvent là les conditions de milieu qui leur conviennent. Il semble que ce soit surtout l'abondance des matières alimentaires qui les attire. On trouve en effet dans les nids et les terriers toute une foule de saprophages, de mycétophages et de carnivores qui trouvent là une nourriture très abondante.

Les pholéobies sont ceux qui sont étroitement liés à un ou à quelques hôtes et dont tout le développement se fait dans le nid ou dans le terrier de cet hôte. On ne les rencontre habituellement nulle part ailleurs. Dans cette catégorie se rangent les espèces ci-après appartenant à la faune de France ou des régions voisines :

XXIX. COLÉOPTÈRES PHOLÉOBIES

Pholéobie	Hôtes
Fam. <i>CARABIDAE</i> <i>Sphodropsis Ghiliani</i> Schaum.	Marmotte.
Fam. <i>STAPHYLINIDAE</i> <i>Omalius validum</i> Kr. <i>Medon castaneus</i> Grav. <i>Philonthus spermophili</i> Ganglb.	Lapin, Blaireau. Taupe. Taupe, Lapin, Spermophile, Hamster.
— <i>scribae</i> Fauv.	Spermophile, Hamster.
— <i>fuscus</i> Grav.	Oiseaux.
<i>Quedius longicornis</i> Kr.	Taupe, Lapin.
— <i>othniensis</i> Joh.	Taupe.
— <i>nigrocaeruleus</i> Rey.	Taupe, Lapin, Hamster.
<i>Heterothops nigra</i> Kr.	Taupe, Lapin, Hamster, Spermophile, Blaireau.
<i>Atheta subcavicola</i> Bris.	Lapin, Blaireau.
— <i>paradoxa</i> Rey.	Taupe, Lapin, Hamster, Spermophile, Blaireau.
<i>Oxypoda longipes</i> Rey.	Lapin, Hamster.
— <i>Falcozi</i> Dev.	Marmotte.
<i>Microglossa pulla</i> Gyll.	Oiseaux.
— <i>nidicola</i> Fairm.	Oiseaux.
— <i>marginalis</i> Grav.	Oiseaux.
— <i>picipennis</i> Gyll.	Oiseaux, Lapin.
— <i>gentilis</i> Mârk.	Oiseaux.
<i>Aleochara spadicea</i> Er.	Taupe.
— <i>cuniculorum</i> Kr.	Taupe, Lapin, Hamster, Blaireau.
Fam. <i>CATOPIDAE</i> <i>Choleva oblonga</i> Latr.	Taupe, Lapin, Hamster.
— <i>elongata</i> Payk. (1)	Taupe.
<i>Catops neglectus</i> Kr.	Lapin, Blaireau.

(1) La plupart sinon toutes les espèces de *Choleva* françaises peuvent se rencontrer dans les galeries de taupe.

Pholéobie	Hôtes
— <i>morio</i> F.	Taupe, Hamster.
— <i>nigriclavus</i> Gerb.	Taupe.
— <i>Joffrei</i> Dev.	Marmotte.
Fam. LEPTINIDAE	
<i>Leptinus testaceus</i> Müll.	Taupe, Musaraigne, Campagnol, Mulot (aussi dans les nids de Bourçons).
Fam. HISTERIDAE	
<i>Hister marginatus</i> Er.	Taupe.
<i>Gnathonus nidicola</i> Joy.	Oiseaux.
<i>Onthophilus sulcatus</i> F.	Taupe, Lapin, Hamster, Blaireau.
Fam. SACRABAEIDAE	
<i>Trox Perrisi</i> Fairm.	Oiseaux.

L'examen de la liste ci-dessus permet de constater que la faunule des Coléoptères pholéobies est totalement différente de celle des Coléoptères endogés. Même si l'on élimine les espèces inféodées aux oiseaux qui habituellement fréquentent les arbres creux où nichent leurs hôtes, les pholéobies vivant dans les terriers de Mammifères sont très différents des endogés. Les Staphylyns constituent le plus gros contingent des uns et des autres, mais ce ne sont pas les mêmes genres qui sont représentés. Les Psélaphides et les Carabiques nombreux dans la faune endogée ne fréquentent pas les terriers. *Sphodropsis Ghiliani* Schaum. que nous avons rencontré en grand nombre dans les chambres de Marmottes mais que l'on peut aussi bien considérer comme un guanobie recherchant le guano de Marmotte que comme un pholéobie.

Baucoup de pholéobies et de pholéophiles inféodés aux Mammifères (sauf ceux qui fréquentent les galeries de Taupe), se rencontrent assez régulièrement dans les parties peu profondes des grottes. C'est qu'ils y suivent leur hôte.

A. *Les adaptations des Coléoptères Pholéobies.* — Chez les plus spécialisés on constate certaines adaptations portant surtout sur la pigmentation, les organes locomoteurs et les organes des sens.

On sait que *Leptinus testaceus* Müll. est complètement dépigmenté, aptère et anophtalme. Il en va de même de tous les *Leptinidae*, 8 espèces, toutes ectoparasites de Mammifères (1). Les plus connus sont *Silphosyllus desmanae* Ols. qui vit sur les Desmans (*Myogale moschata* Pallas) du sud de la Russie et *Platypsillus castoris* Rits. qui vit sur le Castor.

(1) Seul *Leptinillus validus* Horn. qui vit sur les Castors de l'Alaska a conservé des yeux très réduits. C'est d'ailleurs le moins spécialisé des *Leptinidae*.

Tous les *Leptimidae* sont adaptés à la vie dans la fourrure de leur hôte. Ils sont aplatis et ont sur le bord postérieur des segments, des rangées de soies ou d'épines leur permettant de s'accrocher aux poils. *Platysyllus castoris* est le plus modifié. Son faciès rappelle celui des Mallophages tandis que ses pièces buccales et ses antennes sont considérablement transformées. Toutes ces adaptations, y compris l'aptérisme, la dépigmentation et l'anophtalmie sont des modifications communes à tous les ectoparasites.

Sphodropsis Ghiliani est un grand Sphodride dépigmenté, à yeux très réduits et à appendices allongés. Il présente une nette adaptation le rapprochant des troglobies.

Le cas de *Leptinus* et de *Sphodropsis* mis à part, tous les autres Coléoptères pholéobies de nos régions ne présentent que des adaptations peu marquées.

Omalium validum et *Medon castaneus* sont légèrement dépigmentés. Un certain nombre de pholéobies ont les antennes et les membres plus longs que leurs proches parents épigés. Cet allongement semble porter plus spécialement sur les membres postérieurs, surtout sur les tarses.

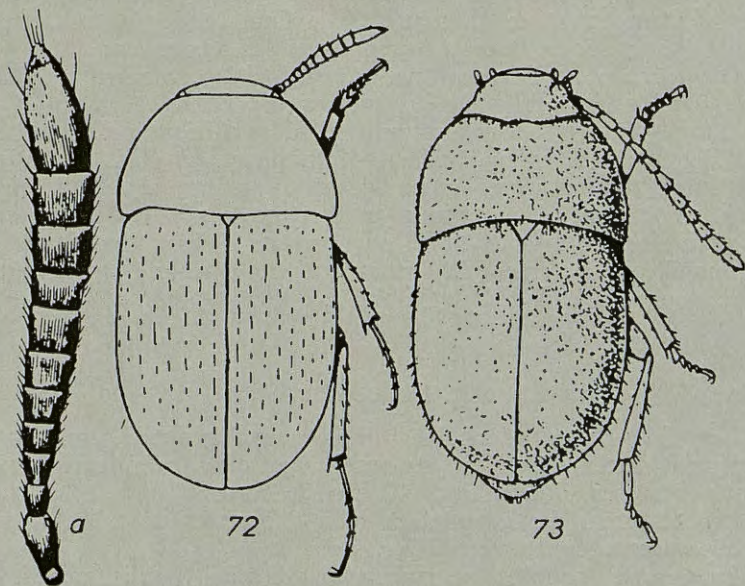


Fig. 72 et 73. — Coléoptères écobies. — Fig. 72 : *Catopomorphus orientalis* Aubé (d'après JEANNEL), espèce myrmécophile écobie. a : antenne. — Fig. 73 : *Leptinus testaceus* Müll. (d'après JEANNEL), espèce pholéobie fréquente dans les grottes.

Tels sont *Omalium validum*, *Medon castaneus*, *Oxypoda longipes* et *Falcozi*, *Aleochara spadicea* et *cuniculorum*. Parallèlement ou non à cet allongement des appendices, quelques pholéobies présentent une réduction de l'œil. Ce sont *Omalium validum*, *Medon castaneus* et tous les *Quedi*s. Mais très peu sont brachyptères. La plupart ont conservé des ailes membraneuses fonctionnelles.

Les Coléoptères pholéobies, déjà très différents des Coléoptères édaphobies au point de vue systématique, présentent donc des adaptations tout autres. Ils se rapprochent davantage des guanobies ce qui au fond est normal, car les uns et les autres sont attirés, soit directement par les excréments de l'hôte ou de la Chauve-Souris, soit plus souvent par l'abondance des proies qui vivent sur ces excréments ou ce guano. Le milieu des terriers et celui des grottes à Chauves-Souris offrent par ailleurs des conditions de vie assez analogues, quoique non identiques.

Une place à part doit être faite aux Coléoptères de la famille des *Leptinidae* qui eux sont adaptés à la vie non dans le terrier, mais dans la fourrurer de leur hôte. Leurs adaptations sont de ce fait très différentes de celles de tous les autres Coléoptères pholéophiles ou pholéobies. Ils sont beaucoup plus modifiés.

En résumé, bien que les terriers soient creusés dans le sol, la faune qu'ils abritent est toute différente de la faune endogée, tant par les groupes systématiques représentés que par les adaptations.

D'ailleurs, nous n'avons jamais constaté de mélange entre l'une et l'autre dans les régions que nous avons prospectées.

D'après JEANNEL, il en irait autrement en Afrique orientale sur le mont Elgon où les endogés pénètrent fréquemment dans les nids de Rat Taupe étudiés par cet auteur. JEANNEL attribue cette différence à ce que, sur le mont Elgon, entre 2 500 et 3 500 mètres, le climat humide et à température constante est tel que les Rats Taupes vivent dans une terre mouillée qui a amené la formation d'une catégorie particulière de commensaux, les endogés pholéophiles.

5. CONCLUSION

Les Coléoptères édaphobies d'une façon générale, forment un peuplement nettement distinct de ceux vivant dans les milieux voisins : Humus, Mousses, Fourmilières, Terriers, Grottes.

Ils présentent des adaptations bien différentes de celles acquises par les espèces peuplant ces divers milieux.

Le groupe duquel ils se rapprochent le plus tout en restant distincts, est celui des Coléoptères Troglobies.

Quelques genres de *Trechitae* ont en effet des espèces peuplant le sol et d'autres peuplant les grottes, et nous verrons que certaines adaptations sont communes aux troglobies et aux édaphobies.

TROISIÈME PARTIE

RELATIONS ENTRE LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET LE MILIEU

CHAPITRE IX

ACTION DU MILIEU SUR LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

1. *Coléoptères édaphophiles* (p. 136). — 2. *Coléoptères édaphobies* (p. 136). — 3. *Coléoptères édaphobies et Coléoptères épigés* (p. 136). — 4. *La taille des Coléoptères édaphobies* (p. 141). A. *Les grandes formes* (p. 141). - B. *Les petites formes* (p. 141). — 5. *Le faciès des Coléoptères édaphobies* (p. 145). A. *Formes aplaties* (p. 145). - B. *Formes cylindriques* (p. 146). - C. *La gracilité* (p. 147). - D. *Le rétrécissement de la base du prothorax* (p. 148). — 6. *Les organes de la locomotion* (p. 148). A. *Formes à pattes longues* (p. 149). - B. *Formes à pattes courtes* (p. 149). - C. *Les ailes et les élytres* (p. 149). - D. *La disparition de l'articulation scapulaire chez les Leptotyphlitae* (p. 150). — 7. *Les organes sensoriels* (p. 151). A. *Les soies sensorielles* (p. 151). - B. *Les phanères sensorielles* (p. 151). - C. *Les antennes* (p. 153). - D. *Les yeux* (p. 155). — 8. *La dépigmentation et la sclérisation des téguments* (p. 156). — 9. *Les caractères sexuels secondaires* (p. 156). — 10. *L'évolution de l'organe copulateur mâle* (p. 157). A. *Les édéages primitifs* (p. 157). - B. *Les édéages ultra-évolués* (p. 158). — 11. *Conclusion* (p. 159).

Nous examinerons l'action exercée par le milieu endogé sur les Coléoptères qui le peuplent en comparant ces espèces aux espèces de même genre ou de genres voisins vivant dans le milieu épigé. En ce qui concerne la morphologie, nous considérerons particulièrement la taille, la forme du corps, les organes de locomotion, les organes sensoriels particulièrement l'œil, la pigmentation, les caractères sexuels secondaires, les organes copulateurs mâles.

I. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOPHILES

Ces Coléoptères par définition vivent dans un milieu voisin d'où ils gagnent plus ou moins régulièrement le milieu endogé. Ils présentent les caractères de leur milieu d'origine mais parfois avec quelques légères modifications.

Les Coléoptères cavernicoles que l'on rencontre le plus régulièrement dans le sol appartiennent à un petit groupe d'*Aphaenops* qui réunit *A. rhadamanthus* Lind., *A. Linderi* Jeann., *A. Ludovici* A. Gaud. et leurs diverses sous-espèces. Ces *Aphaenops* se distinguent de toutes les autres espèces du genre par leurs membres plus courts et leur tête de grande dimension, énorme chez *A. Linderi*. Nous retrouvons ces caractères chez les Coléoptères édaphobies.

Les Coléoptères muscicoles qui pénètrent le plus volontiers dans le milieu endogé, sont tous des animaux de petite taille, n'atteignant qu'exceptionnellement 5 mm. Ils sont souvent brachyptères ou même aptères (*Bathysciola*). Quelques-uns sont dépigmentés en partie (certains *Hypomedon*, *Othius*, *Sipalia*, *Oxypoda*, *Pselaphidae*, *Scydmenidae*, toutes les espèces du genre *Bathysciola*) ou même totalement (*Trechus Abeillei*, les *Cartodere* et certains *Scydmenidae*). Beaucoup ont des yeux réduits ou même complètement absents (*Bathysciola*).

Les Coléoptères *fungicoles* et les *coprophiles* que l'on trouve dans le sol sont des espèces qui n'ont pénétré dans ce milieu que pour y chercher leur nourriture ou afin d'y approvisionner de la nourriture pour leurs larves (*Scarabaeidae*). Ils ne présentent aucune modification spéciale en rapport avec le milieu endogé.

2. LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

L'action du milieu endogé sur les Coléoptères édaphobies est beaucoup plus intéressante à examiner que celle exercée sur les édaphophiles. Cette action s'exerce en permanence depuis un grand nombre de générations (assurément fort différent selon les espèces) sur des animaux qui ne peuvent sortir de leur milieu en raison de leurs exigences biologiques. En les comparant aux formes épigées on peut donc voir comment les édaphobies ont réagi aux conditions du milieu et quelles transformations ils ont subies.

3. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET COLÉOPTÈRES ÉPIGÉS

Dans le tableau XXX ci-dessous, nous avons fait figurer une liste des Genres, Tribus ou sous-Familles groupant les espèces édaphobies d'Europe occidentale et de la région méditerranéenne. En face, nous avons fait figurer, autant que cela nous a été possible, le nom des genres ou tribus groupant les espèces épigées les plus voisines.

Formes édaphobies	Formes épigées les plus voisines	Degré de parenté :				
		Même sous-genre	Sous-genres différents	Genres voisins	Genres éloignés	Tribus différentes
— <i>Cylindropsis</i> Fauv.	— <i>Osorius</i> Latr.				+	
— <i>Bacillopsis</i> Norm.					+	
— <i>Typhlosorius</i> Coiff.					+	
— <i>Typhloiulopsis</i> Scheerp.					+	
— <i>Oligotyphlopsis</i> Scheerp					+	
— <i>Leptotyphlopsis</i> Scheerp					+	
— <i>Geomitopsis</i> Scheerp.					+	
— <i>Libanotyphlus</i> Coiff.					+	
— <i>Cyrtotyphlus</i> Dod.						+
— <i>Entomoculia</i> Croiss.						+
— <i>Allotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Mesotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Paratyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Cephalotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Megatyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Epalxotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Leptotyphlus</i> Fauv.						+
— <i>Kenotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Eotyphlus</i> Coiff.						+
— <i>Egeotyphlus</i> Coiff.					+	
— <i>Gynotyphlus</i> Coiff.					+	
— <i>Octavius</i> Fauv.	Gen. <i>Evaestethus</i> Grav.				+	
— <i>Hypomedon</i> Rey. s. st.	— <i>Hypomedon</i> Rey. s. st.	+				
— <i>Domene</i> Fauv.	— <i>Domene</i> Fauv.	+				
— <i>Lathrobium</i> Grav. subg. <i>Glyptomerus</i> et <i>Centrocnemis</i> Joseph	— <i>Lathrobium</i> Grav. s. st.		+			
— <i>Scotonomus</i> Fauv.	— <i>Dolicaon</i> Lap.		+	+		
— <i>Scimbalium</i> Er.	— <i>Scimbalium</i> Er.	+				
— <i>Caecolinus</i> Jeann.	— <i>Baptolinus</i> Kr.			+		
— <i>Vulda</i> Duv. subg. <i>Typhlodes</i> Sharp.	— <i>Vulda</i> Duv. s. st.		+			
— <i>Typhlocyptus</i> Saulcy.	— <i>Hypocyptus</i> Mannh.			+		
— <i>Apteranillus</i> Fairm.	— <i>Astilbus</i> Steph.			+		
— <i>Sipalia</i> Rey.	— <i>Sipalia</i> Rey.	+				
— <i>Paraleptusa</i> Peyer.	— <i>Leptusa</i> Kr.			+		
— <i>Platyola</i> Muls. et Rey.	— <i>Oxyroda</i> Mann.			+		
— <i>Mayetia</i> Rey.	Fam. <i>PSSELAPHIDAE</i>					
— <i>Scotoplectus</i> Reitt.	Tribu <i>Pyxidicerini</i> Jeann.					+
	Gen. <i>Plectophloeus</i> Reitt.					+

Formes édaphobies	Formes épigées les plus voisines	Degré de parenté :					
		Même sous-genre	Sous-genres différents	Genres voisins	Genres éloignés	Tribus différentes	Pas de proche parent
— <i>Cyrtoplectus</i> Norm. — <i>Trogasteropsis</i> Dod. — <i>Imirus</i> Reitt. — <i>Bythinopsis</i> Raffr. — <i>Amaurobythus</i> Jeann. — <i>Eccoptobythus</i> Dev. — <i>Anopsibythus</i> Jeann. — <i>Ceratobythus</i> Norm. — <i>Acanthobythus</i> Norm. — <i>Linderia</i> Saulcy. — <i>Lophobythus</i> Raffr. — <i>Glyphobythus</i> Raffr. — <i>Bergrothia</i> Reitt. — <i>Zoufalia</i> Reitt. — <i>Amaurops</i> Fairm. — <i>Pseudamaurops</i> Jeann. — <i>Amauropsis</i> Reitt. — <i>Paramaurops</i> Jeann. — <i>Tropidamaurops</i> Jeann. — <i>Amauropidius</i> Jeann.	— <i>Plectophloeus</i> Reitt. — <i>Trogaster</i> Sharp. Tribu <i>Trichonichini</i> Jeann. Gen. <i>Bythinopsis</i> Raffr. — <i>Bythinopsis</i> Raffr. — <i>Linderia</i> Saulcy. — <i>Linderia</i> Saulcy. — <i>Glyphobythus</i> Raffr. Tribu <i>Batrisini</i> Raffr.		+				
— <i>Cephennium</i> Müll. s. st. subg. <i>Geodytes</i> Saulcy. subg. <i>Phennicium</i> Norm. — <i>Nanophtalmus</i> Motsch. — <i>Euconnus</i> Thoms. subg. <i>Iberoconnus</i> Frantz. — <i>Eudesis</i> Reitt. — <i>Leptomastax</i> Pirazz. — <i>Ablepton</i> Friv.	Fam. <i>SCYDMENIDAE</i> Gen. <i>Cephennium</i> Müll. s. st. — <i>Euconnus</i> Thoms s. st. — <i>Scydmaenus</i> Latr. — <i>Mastigus</i> Latr. — <i>Mastigus</i> Latr.	+					
— <i>Bathysciola</i> Jeann. — <i>Parabathyscia</i> Jeann. — <i>Speonomus</i> Jeann. subg. <i>Phacomorphus</i> Jeann. — <i>Royerella</i> Jeann.	Fam. <i>CATOPIDAE</i> Gen. <i>Bathysciola</i> Jeann. — <i>Parabathyscia</i> Jeann. — <i>Bathysciola</i> Jeann. — <i>Bathysciola</i> Jeann.	+					

Formes édaphobies	Formes épigées les plus voisines	Degré de parenté :					
		Même sous-genre	Sous-genres différents	Genres voisins	Genres éloignés	Tribus différentes	Pas de proche parent
— <i>Ptinella</i> Mots.	Fam. <i>TRICHOPTERIGIDAE</i> Gen. <i>Ptinella</i> Mots.	+					
— <i>Doderonymus</i> Bin.	Fam. <i>COLYDIIDAE</i> Gen. <i>Coxelus</i> Latr.				+		
— <i>Lyreus</i> Aubé	Gen. <i>Coxelus</i> Latr.				+		
— <i>Langelandia</i> Aubé	— <i>Tarphius</i> Er.						+
— <i>Anommatus</i> Wessm.	— <i>Teredus</i> Schrank.						+
— <i>Abromus</i> Reitt.	et <i>Oxylemus</i> Er.						+
— <i>Troglorrhynchus</i> Schmidt.	Fam. <i>CURCULIONIDAE</i> Gen. <i>Otiorrhynchus</i> Germ.			+			
— <i>Alaocyba</i> Perr.							+
— <i>Alaocephala</i> Ganglb.							+
— <i>Raymondionymus</i> Woll.							+
— <i>Torneuma</i> Woll.	— <i>Acalles</i> Schönh.			+			

Comme on le voit par l'examen de notre tableau, bien peu de genres réunissent à la fois des espèces édaphobies et des espèces épigées.

Notre tableau peut être condensé en un tableau ci-dessous, qui en est, en quelque sorte, le total, et qui donne un aperçu mathématique des relations de parenté existant entre la faune édaphobie et la faune épigée.

XXXI. RAPPORTS NUMÉRIQUES EXISTANT ENTRE LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET LEURS PARENTS ÉPIGÉS
(Faune d'Europe occidentale et de la région méditerranéenne)

Coléoptères édaphobies dont les plus proches parents épigés appartiennent :	Nombre de :	
	Genres	Espèces et sous-espèces (environ)
1. au même genre et au même sous-genre	12	90
2. au même genre et à un sous-genre différent ..	8	110
3. à un genre voisin	23	160
4. à un genre éloigné de la même Tribu	18	120
5. à une Tribu différente	29	300
6. à une sous-famille différente (<i>Leptotyphlitae</i>) ..	13	220

4. LA TAILLE DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

Les Coléoptères édaphobies sont de taille très variable, le plus grand étant probablement *Typhlochoromus Stolzi* Mocz. qui peut atteindre 18 mm. et le plus petit *Typhlocyptus Pandellei* Saulcy qui ne dépasse pas 0,4 à 0,5 mm.

Si l'on compare les Coléoptères édaphobies aux Coléoptères en général, quant à la taille, on peut reconnaître chez les premiers des espèces de grande taille (plus de 6 ou 7 mm) et des espèces de taille moyenne, petite ou très petite.

A. *Les grandes formes.* — Ce sont des Carabidae des genres *Typhlochloromus* (16 à 18 mm), *Molopidius* (12 mm), *Pterostichus* subg. *Lianoe* (12 à 14 mm), *Speluncarius* (8 à 12 mm), et les *Staphylinidae* des genres *Lathrobium* subg. *Glyptomerus* (5,5 à 16 mm) et *Vulda* subg. *Typhlodes* (7 à 12 mm). Au total 6 genres et une quarantaine d'espèces ou sous-espèces sur 120 genres et environ 1 000 espèces de Coléoptères édaphobies.

On peut donc dire que les grandes espèces sont l'exception dans la faune endogée.

Par ailleurs, toutes ces grandes formes sont microphtalmes sauf *Typhlodes Mihoki* Bernh. qui est anophtalme. Toutes sont incomplètement dépigmentées, souvent même très peu dépigmentées. Toutes enfin ont des proches parents appartenant au même genre ou à un genre très voisin dans la faune épigée. Il semble donc que ce soient des espèces entrées depuis peu dans le milieu endogé en utilisant les fissures, fentes de retrait, galeries de vertébrés (rongeurs, insectivores) ou d'invertébrés (Oligochètes, insectes fouisseurs), car aucune n'est fouisseuse.

Si l'on compare ces grandes espèces édaphobies aux formes voisines on constate que les *Staphylinidae* sont plus grands que leurs proches parents épigés. Les *Glyptomerus* mesurent de 5,5 à 16 mm contre 3,5 à 10 pour les *Lathrobium* s. st. et les *Typhlodes* mesurent de 7 à 12 mm contre 6,5 à 9,5 pour les *Vulda* s. st.

Au contraire les grands *Pterostichidae* édaphobies sont un peu moindres que la plupart de leurs proches parents épigés. Les *Typhlochoromus* mesurent en effet de 16 à 18 mm et *Molopidius* 12 mm contre 10 à 22 pour les *Molops*. Les *Lianoe* endogés mesurent 12 à 16 mm contre 14 à 18 pour les *Lianoe* épigés. Seul *L. Sudrei* Dev., espèce relicte hygrophile dont on ne connaît que quelques stations extrêmement restreintes dans les Pyrénées centrales, est un peu moindre (11 à 13 mm). Quant aux *Speluncarius*, leur taille (8 à 12 mm) est nettement inférieure à celle des *Tapinopterus* voisins.

B. *Les petites formes.* — A côté de ces quelques espèces de grande taille, on en trouve beaucoup de petite taille et plus encore de très petite taille (moins de 2 à 3 mm). Toutes ces petites formes sont anoph-

talmes ou présentent des yeux extrêmement régressés. Elles sont presque toujours entièrement dépigmentées et beaucoup n'ont plus de proches parents épigés. Elles apparaissent donc d'une façon générale comme des édaphobies beaucoup plus anciens que les grandes espèces.

Si l'on compare la taille de ces petites formes à celle des espèces épigées voisines, on est amené à faire les observations suivantes :

a) *Espèces édaphobies plus grandes que les espèces épigées voisines.* — *Thalassophilus caecus* Jeann. de Madère est une espèce édaphobie de 5 mm alors que les *Thalassophilus* épigés mesurent de 3,5 à 4,5 mm seulement. *Lophobythus cristatus* Saulcy, *Pselaphidae* endogé que l'on rencontre dans le talus d'entrée de quelques grottes de l'Ariège, est un peu plus grand (1,9 à 2 mm) que les *Linderia* voisins (1,4 à 1,8 mm), qu'ils soient muscicoles, endogés ou cavernicoles. Enfin les *Speonomus* du sous-genre *Pnacomorplus* endogés des Pyrénées occidentales et probablement centrales sont nettement plus grands et plus robustes (3 à 4,5 mm) que la quasi-totalité des *Speonomus* cavernicoles (1,8 à 4 mm) et plus encore que les *Bathysciola* muscicoles (1 à 2,5 mm). Les Coléoptères édaphobies présentant une taille supérieure à celle de leurs proches parents épigés sont donc très peu nombreux.

b) *Espèces édaphobies de taille équivalente à celle des espèces épigées les plus voisines.* — Un assez grand nombre d'espèces appartiennent à cette catégorie. Les *Trechinae* endogés des genres *Nannotrechus* (2,6 à 3 mm), *Neotrechus* (4 à 5 mm), *Orotrechus* (3,5 à 5 mm), *Typhlotrechus* (4 à 5 mm), sont de taille comparable à celle des *Trechus*. Les *Duvalius* endogés et les *Anophthalmus* sont de taille comparable à celle des *Duvalius* lucicoles. Parmi les *Staphylinidae*, *Boreaphilus astur* Sharp. insecte endogé dépigmenté mais oculé des Pyrénées occidentales et de la région cantabrique, est de même taille (3 mm) que *B. velox* Heer, espèce muscicole. *Lathrobium* (Subg. *Centrocnemis*) *krniense* Joseph. est d'une taille (5 mm) ne différant guère de celle de beaucoup de *Lathrobium* s. st. (3,5 à 10 mm). *Sipalia solifuga* Er., espèce endogée des Alpes maritimes, est d'une taille (1,6 à 2 mm) comparable à celle de la plupart des espèces du genre. De même, les *Paraleptusa* (1,5 à 2 mm) ne diffèrent guère quant à la taille des *Leptusa* (1,2 à 3 mm).

Parmi les *Pselaphidae*, les espèces édaphobies des genres *Bythinopsis*, *Amaurobythus*, *Eccoptybythus*, *Anopsibythus*, *Acanthobythus*, *Linderia*, *Glyphobythus*, sont d'une taille sensiblement égale à celle des *Bythinopsis*, *Linderia* et *Glyphobythus* muscicoles ou humicoles.

c) *Espèces édaphobies plus petites que les espèces épigées voisines.* — Tous les autres Coléoptères édaphobies sont de taille inférieure à celle des espèces épigées voisines. La différence est parfois notable ainsi qu'il ressort du tableau ci-dessous :

XXXII. COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES
PLUS PETITS QUE LES ESPÈCES ÉPIGÉES VOISINES

Formes édaphobies	Taille	Formes épigées voisines	Taille
Fam. CARABIDAE			
Gen. <i>Reicheia</i>	1,7 à 3,3	Gen. <i>Clivina</i>	5 à 10
— <i>Duvaliopsis</i>	3 à 3,5	— <i>Trechoblemus</i> ...	4 à 5,5
— <i>Chaetoduvalius</i> ...	3 à 3,5	} — <i>Lasiotrechus</i>	4,5 à 5
— <i>Geotrechus</i>	2,2 à 4		
— <i>Speotrechus</i>	3,3 à 3,5		
Tribu <i>Anillini</i>	1 à 2,5	Tribu <i>Tachyini</i>	1 à 3,5
Fam. STAPHYLINIDAE			
Gen. <i>Phloeocharis</i>		Gen. <i>Phloeocharis</i>	1,5 à 2,5
subg. <i>Scotodytes</i>	1,2 à 2	Gen. <i>Osorius</i>	5 à 12
<i>Osoriini</i> endogés	1,5 à 2,5		
subfam. <i>Leptotyphlitae</i> .	0,8 à 1,7		
Gen. <i>Octavius</i>	1 à 1,5	— <i>Evaesthetus</i>	1,3 à 2
— <i>Hypomedon</i>	2 à 2,6	— <i>Hypomedon</i>	3 à 4
— <i>Domene</i> (I)	5 à 6	— <i>Domene</i> (I)	6 à 8,5
— <i>Scotonomus</i>	3,2	— <i>Dolicaon</i>	5 à 9
— <i>Scimbalium</i>	4 à 5	— <i>Scimbalium</i>	5,5 à 10
— <i>Caecolinus</i>	5,5	— <i>Baptolinus</i>	6 à 8
— <i>Typhlocyptus</i>	0,4	— <i>Hypocyptus</i>	0,5 à 1,5
— <i>Apteramillus</i>	2,5 à 5	— <i>Astilbus</i>	3,5 à 6
Fam. PSELAPHIDAE			
Tribu <i>Mayetini</i>	0,7 à 1,25	Tribu <i>Pyxidicerini</i>	1 à 2,5
Gen. <i>Scotoplectus</i>	1,2 à 1,4	Gen. <i>Plectophloeus</i>	1,2 à 2
— <i>Trogasteropsis</i> ...	1,2 à 1,4	— <i>Trogaster</i>	1,5 à 2,1
— <i>Imirus</i>	0,8 à 1	Tribu <i>Trichonichini</i> ...	1 à 2,8
Tribu <i>Amauropsini</i>	1,8 à 3	— <i>Batrisini</i>	2,1 à 3,5
Fam. SCYDMENIDAE			
Gen. <i>Cephennium</i> s. st.		— <i>Cephennium</i> s. st.	1 à 1,5
et subg. <i>Geodytes</i>	0,6 à 1		
et <i>Phennicium</i>			
Gen. <i>Nanophthalmus</i> ...	0,8 à 1	— <i>Cephennium</i>	1 à 1,5
— <i>Euconnus</i>			
subg. <i>Iberoconnus</i> ..	0,5	— <i>Euconnus</i>	0,8 à 2
— <i>Eudesis</i>	0,8	— <i>Scydmaenus</i>	1,2 à 2
— <i>Leptomastax</i>	1,5 à 2,2	— <i>Mastigus</i>	4,5 à 5
— <i>Ablepton</i>	2,3	— <i>Mastigus</i>	4,5 à 5
Fam. COLYDIIDAE			
— <i>Doderonymus</i>	2	— <i>Coxelus</i>	2,3 à 3
— <i>Lyreus</i>	2	— <i>Coxelus</i>	2,3 à 3

(1) *D. scopacella* Fauv. (long. 3,6) décrit du nord du Portugal sur une seule femelle est une forme en partie dépigmentée. On ne sait rien sur son habitat. Est-ce même un véritable *Domene* ?

Formes édaphobies	Taille	Formes épigées voisines	Taille
— <i>Langelandia</i>	1,2 à 4,5	— <i>Tarphius</i>	2 à 5,5
— <i>Anommatus</i>	1,5 à 1,8	— <i>Teredus</i>	3,5 à 4,5
— <i>Abromus</i>	0,5 à 1	— <i>Oxylaemus</i>	2,8 à 3,8
Fam. CURCULIONIDAE			
— <i>Troglorrhynchus</i> ..	2,5 à 4,5	— <i>Otiorrhynchus</i> ...	3 à 15
— <i>Torneuma</i>	1,5 à 3,5	— <i>Acalles</i>	1,5 à 9
Tribu <i>Raymondionymini</i>			
	1 à 3		

Les *Leptotyphlitae* sont avec les *Octavius* et *Typhlocyptus Pandellei* les plus petits *Staphylinidae* comme les *Mayetia* sont les plus petits *Pselaphidae*, les *Abromus* les plus petits *Colydiidae* et les *Raymondionymini* les plus petits *Curculionidae*.

On peut donc conclure que les Coléoptères édaphobies sont en grande majorité des animaux de très petite taille par rapport à la taille moyenne de l'ordre. A l'intérieur des familles de Coléoptères représentées dans la faune endogée, ils groupent à peu près toutes les plus petites espèces.

Si l'on compare la taille des Coléoptères édaphobies à celle de leurs proches parents épigés, on constate que 3 % des espèces sont plus grandes que les formes épigées voisines, tandis que 18 % sont de taille comparable et 79 % de taille inférieure (fig. 74).

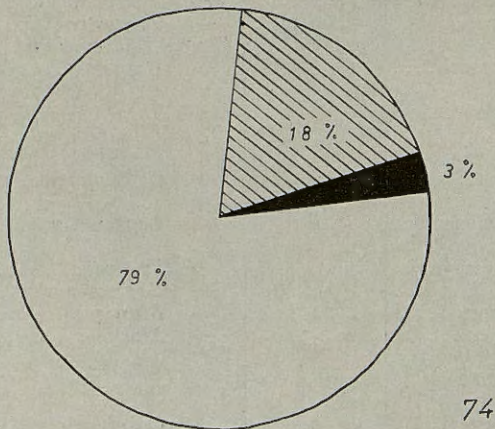


Fig. 74. — Taille des Coléoptères édaphobies comparée à celle des formes épigées les plus voisines. — 1. En noir : édaphobies plus grands que les épigés. — 2. En hachures : édaphobies de même taille que les épigés. — 3. En blanc : édaphobies plus petits que les épigés.

Il semble donc que seules les petites ou très petites espèces peuvent coloniser le sol et s'y maintenir. Si de grandes espèces peuvent s'installer dans le milieu endogé, il leur faut ensuite diminuer de taille pour s'y maintenir, ou bien disparaître. Il est assez peu probable que de grandes formes comme les *Glyptomerus* ou les *Typhlodes* par exemple puissent un jour atteindre la taille des *Leptotyphlus* ou des *Osoriini* endogés. Ces grandes espèces semblent donc être des formes relictées appelées à une disparition assez prochaine. Elles sont d'ailleurs toujours très rares et très localisées, généralement aux entrées de grottes.

Il est intéressant de noter que dans le milieu cavernicole, qui par bien des points, est proche du milieu endogé, les Coléoptères troglobies sont au contraire aussi grands ou même souvent plus grands que les formes épigées voisines et en tout cas presque constamment plus grands que leurs proches parents endogés.

La différence essentielle existant entre le milieu cavernicole (augmenté du milieu phréatique) et le milieu endogé consiste dans la dimension des espaces libres qui dans le premier sont supérieurs au demi-centimètre et dans le second inférieur au demi-centimètre. Il semble donc bien que ce soit cette exiguité des espaces libres qui ait conditionné la petite taille des Coléoptères édaphobies.

5. LE FACIÈS DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES.

Fréquemment la forme des Coléoptères édaphobies a subi des modifications par rapport à celle des Coléoptères épigés voisins.

Ces modifications se sont faites dans deux sens différents : chez certains le corps s'est aplati, chez d'autres, le corps tend à devenir cylindrique.

Une remarque préliminaire s'impose : tous les Coléoptères édaphobies xylophages ou phytophages n'ont subi aucune modification, quant à la forme générale du corps (fig. 32 à 34, 67 et 68). Certains Coléoptères édaphobies carnivores ne semblent guère modifiés non plus, tandis que d'autres le sont très nettement.

A. *Formes aplaties.* — Ces formes sont assez peu nombreuses. Ce sont notamment les *Nannotrechus* du sous-genre *Anillidius*, les *Anillini* des genres *Winklerites*, *Microtyphlus*, *Scotodipnus*, *Dicropterus*, et *Rhegmatoebius*, et, à un degré moindre, les *Staphylinidae* des genres *Hypomedon*, *Lathrobium*, subg. *Glyptomerus*, *Caecolinus*; les *Pselaphidae* du genre *Mayetia*. Beaucoup plus apparent est l'aplatissement du corps chez les *Speonomus* du sous-genre *Phacomorphus*. Ces insectes ont tout à fait la forme d'une lentille. Cet aplatissement s'accompagne souvent d'un raccourcissement des élytres et d'une faible sclérisation des téguments. Il est à rapprocher de ceux que l'on observe chez certains Coléo-

ptères nocturnes se réfugiant le jour dans les fentes du sol ou sous les pierres (*Siagona*, *Aepus*, *Cymindis*, *Brachynus*, *Achenium*, *Cossiphus*). Aucune de ces formes plates tant édaphobie qu'épigée, n'est fousseuse, toutes utilisent donc les fissures existant dans le sol.

Cet aplatissement du corps est une modification d'animaux adaptés à vivre dans les fentes et sous les pierres enfoncées. On retrouve des modifications analogues chez de nombreux Coléoptères vivant sous les écorces : *Hololofta*, *Platysoma*, *Pytho*, *Uleiota*, *Dendrophagus*, *Cucujus*, *Laemophloeus*. Mais ces corticoles sont normalement sclérifiés.

B. *Les formes cylindriques*. — Beaucoup plus nombreuses sont les formes édaphobies convexes et étroites, parfois même complètement cylindriques. Les *Chaetodwalius*, *Geotrechus*, *Speotrechus*, *Nannotrechus* s. str., *Orotrechus* sont des *Trechitae* convexes ou très convexes, toujours beaucoup moins aplatis que les *Trechitae* épigés. Les *Geocharis*, *Stylulus*, *Anillus*, *Corcyranillus*, *Turkanillus* sont des *Anillini* très convexes mais moins encore que les *Typhlocharis* allongés et subcylindriques, qui avaient été décrits comme étant des *Cucujidae* tant leur faciès diffère de celui des *Carabidae*. Les *Reicheia* sont eux aussi des insectes subcylindriques. Quant aux grands *Pterostichitae* endogés (*Typhlochoromus*, *Molopidius*, *Lianoe*, *Speluncaris*), leur forme est toujours plus étroite et proportionnellement plus convexe que chez les formes épigées voisines. Les *Typhlochoromus* sont subcylindriques. Mais c'est chez les *Staphylinidae* que nous trouvons la réussite la plus parfaite dans cette voie. Les *Osoriini* endogés sont tous des animaux cylindriques (ce qui ne saurait surprendre car il en est à peu près de même pour les *Osoriini* épigés qui sont des animaux fousseurs). Les *Leptotyphlidae* sont subcylindriques ou même tout à fait cylindriques (*Cyrtotyphlus*, *Entomoculia*, *Gynotyphlus*). Il en va de même chez les *Octavius*. Un certain nombre de ces genres ont des tibias modifiés montrant qu'il s'agit d'insectes fousseurs et tous ont des téguments bien sclérifiés, parfois même très fortement sclérifiés.

Les Coléoptères à corps cylindriques sont assurément nombreux parmi les formes épigées. Mais il est à remarquer que les formes fousseuses sont toujours très convexes ou cylindriques. Nous citerons entre beaucoup d'autres les espèces des genres *Scarites*, *Clivina*, *Dyschirius*, *Brosicus*, *Percus*, *Acinopus*, *Ditomus*, parmi les *Carabidae* ; *Bledius*, *Acrognatus*, *Planeustomus*, *Osorius* parmi les *Staphylinidae* ; *Psammobius*, *Rhyssemus*, *Pleurophorus*, et *Aphodius* parmi les *Scarabaeidae*.

Les Coléoptères qui creusent les matières ligneuses présentent généralement la même forme cylindrique ou subcylindrique : *Cis*, *Colydium*, *Lymexylon*, *Hylecoetus*, *Lyctus*, *Spondylis*, *Bostrichidae*, *Anobiidae*, *Ptinidae*, *Curculionidae* du genre *Rhyncholus*, *Scolytidae*, *Platypodidae*.

On peut donc dire que si tous les Coléoptères à corps cylindrique ne sont pas des Coléoptères qui creusent, par contre tous les Coléoptères qui creusent ont un corps cylindrique ou subcylindrique.

Parmi ces Coléoptères fouisseurs, certains creusent à la façon de la Taupe ou des *Gryllotalpa*, c'est-à-dire en utilisant surtout leurs pattes antérieures pour écarter la terre. Ce sont des « podo-fouisseurs ». Ces insectes ont les pattes antérieures modifiées, notamment les tibias. Leur tête est souvent petite et ne présente pas de modification en rapport avec le creusement des galeries. Les seuls Coléoptères édaphobies appartenant à cette catégorie sont les *Reicheia*.

D'autres Coléoptères creusent le sol en s'aidant de leurs mandibules et de leur tête. Ce sont les « céphalo-fouisseurs ». Ces espèces ont toujours une très grosse tête et de robustes mandibules, ce qui va de pair, l'intérieur de la cavité crânienne étant en effet essentiellement occupée par les muscles qui actionnent les mandibules. L'avant de la tête est souvent pourvu d'un très fort bourrelet sus-antennaire.

Chez ces espèces qui creusent avec leurs mandibules il est nécessaire que ces mandibules soient robustes et actionnées par des muscles puissants. Nous pensons que l'on peut expliquer de la même façon la grosse tête de certains Coléoptères cavernicoles, notamment des *Aphaenops*, depuis que l'on sait que ces derniers creusent des galeries dans l'argile. Par contre, la tête énorme que l'on observe chez certains Coléoptères tels que les *Notiophilus*, est en rapport avec le développement des yeux et non avec celui des mandibules.

Enfin certains Coléoptères tels que les *Scarites* creusent à la fois avec leurs pattes antérieures et avec leur tête.

Parmi les Coléoptères édaphobies on peut rattacher à cette catégorie des « céphalo-fouisseurs » les *Typhlochoromus*, *Molopidius*, *Lianoe*, *Speluncarius*, *Osoriini*, *Leptotyphlitae*, *Octavius*.

Quand nous parlons de Coléoptères édaphobies fouisseurs, il va de soi que ces insectes ne creusent pas le sol en permanence : ils n'utilisent assurément les moyens dont ils disposent que pour se déplacer plus facilement dans les interstices du sol ou pour forcer un passage.

C. *La gracilité*. — Chez les Coléoptères édaphobies dont le corps tend à devenir cylindrique, on constate parallèlement qu'il devient très grêle. A longueur égale, ces espèces sont toujours beaucoup plus étroites, beaucoup plus ténues que leurs proches parents épigés, surtout lorsque ces proches parents épigés ne sont pas fouisseurs. Cette tendance à la finesse des formes est particulièrement marquée chez les *Staphylinidae*, surtout chez les *Osoriini* endogés et chez les *Leptotyphlitae*. Mais elle apparaît aussi très nettement chez les *Mayetia* (notamment chez les espèces d'Afrique du Nord) qui sont beaucoup plus élancés que tous les autres *Pselaphidae* (fig. 45) à tel point que jusqu'à ces dernières années les *Mayetia* avaient été considérés par tous les auteurs comme étant des *Staphylinidae*.

Il est bien certain que cette gracilité du corps des *Leptotyphlitae*, des *Osoriini* et des *Mayetia* favorise beaucoup leurs déplacements dans les étroites fissures du sol.

D. *Le rétrécissement de la base du prothorax.* — Chez les Coléoptères fouisseurs on constate presque toujours un rétrécissement notable de la base du prothorax et un allongement du mésothorax. Souvent le prothorax est pédonculé. Cette conformation particulière donne à l'insecte un aspect étranglé au milieu. L'animal apparaît alors comme ayant le corps formé de deux parties : un avant corps constitué par la tête et le prothorax, un arrière-corps constitué par les méso et métathorax et l'abdomen. Les deux parties du corps sont articulées entre elles de façon assez souple (le mésothorax constitue parfois même une sorte de « rotule ») pour permettre à l'animal de les orienter dans des directions sensiblement différentes à droite et à gauche, vers le haut ou vers le bas. Ce dispositif est très net chez les *Scarites*, *Clivina*, *Dyschirius* par exemple.

Il se retrouve identique chez les Coléoptères édaphobies présentant les caractères d'animaux fouisseurs, qu'ils soient « podo-fouisseurs » comme les *Reicheia* ou « céphalo-fouisseurs » comme les *Osoriini*, les *Leptotyphlitae* ou les *Octavius*. Chez ces *Staphylinidae* l'étranglement du milieu du corps est extrêmement net.

On peut donc conclure que certains Coléoptères édaphobies ont subi des modifications dans la forme du corps. Ces modifications ont donné d'une part des espèces aplaties (adaptation à la vie dans les fissures et sous les pierres enfoncées), d'autre part des espèces convexes tendant à devenir cylindriques avec un étranglement entre le pro et le mésothorax (adaptation d'animaux fouisseurs). Les Xylophages et Phytophages ne sont pas modifiés quant à la forme du corps.

6. LES ORGANES DE LOCOMOTION.

On a depuis longtemps signalé que beaucoup de Coléoptères troglobies présentent un allongement des pattes et des antennes, allongement d'autant plus accentué qu'il s'agit de formes cavernicoles plus anciennes.

Chez les Coléoptères édaphobies, on ne trouve en général rien de semblable. Dans les genres groupant à la fois des espèces troglobies et des espèces édaphobies, les secondes ont toujours les membres notablement plus courts que les premières (*Speotrechus*, *Neotrechus*, *Orotrechus*, *Duvalius*, *Domene*).

Si nous comparons les Coléoptères édaphobies à leurs proches parents épigés, nous constatons que chez beaucoup de genres il n'y a pas de différences notable dans le développement des pattes tandis que chez quelques-uns il y a un allongement et chez beaucoup d'autres une diminution de longueur s'accompagnant souvent d'une réduction du nombre d'articles des tarsi.

A. *Formes à pattes longues.* — Un faible allongement des antennes et des pattes se remarque chez les *Typhlochoromus* qui à ce point de vue sont plus proches des *Zariquieya* cavernicoles que des *Molops* muscicoles. Plus marqué est l'allongement que l'on observe d'une part chez les *Apteranillus* par rapport aux *Astilbus* voisins et d'autre part chez les *Pselaphidae* de la tribu *Amauropsini* par rapport aux *Batrisini* voisins.

B. *Formes à pattes courtes.* — Si les Coléoptères édaphobies à membres longs sont très rares, ceux à membres courts sont au contraire bien plus nombreux. Ce sont d'abord les *Anillini* dont les appendices sont proportionnellement un peu plus courts que chez les *Tachyini* voisins. Ce sont encore les *Reicheia*, les *Phloeocharis* du sous-genre *Scotodytes*, les *Mayetia*, *Scotoplectus*, *Trogasteropsis*, tous animaux à antennes et membres très courts, plus courts que chez les formes épigées voisines. Chez les *Vulda* du sous-genre *Typhlodes* les pattes sont considérablement plus courtes que chez les *Vulda* s. st.

Le groupe de Coléoptères édaphobies où l'on trouve les formes ayant les pattes les plus courtes est celui des *Leptotyphlitae* (fig. 27 à 30). Chez ces insectes, les pattes excessivement courtes ne servent guère pour la marche : l'animal se déplace par de véritables mouvements de reptation en utilisant surtout son abdomen. D'ailleurs dans ce groupe les segments abdominaux sont réunis l'un à l'autre par une membrane nullement chitinisée, ce qui rend l'abdomen très souple. Au contraire, chez les *Osorini* ou chez les *Mayetia*, les segments de l'abdomen sont unis l'un à l'autre par une membrane rendue semi-rigide par un réseau chitineux, ce qui enlève toute sa souplesse à l'abdomen. Aussi ces animaux marchent lentement à l'aide de leurs pattes (moins courtes que chez les *Leptotyphlitae*) en traînant leur abdomen rigide.

La brièveté des pattes s'accompagne fréquemment d'une réduction du nombre des articles du tarse. C'est ainsi que les *Leptotyphlitae* ont des tarses de deux ou trois articles alors que les autres *Staphylinidae* ont des tarses de 4 ou 5 articles, ou très exceptionnellement de trois (en dehors des *Leptotyphlitae*, une seule espèce à tarses de 3 articles dans la Faune de France). Les *Mayetia* ont des tarses de 2 articles alors que presque tous les *Pselaphidae* ont des tarses de 3 articles (la Faune de France ne comprend en dehors des *Mayetia*, qu'un seul *Pselaphidae* à tarses de 2 articles : *Dimerus staphylinoides* Fiori). Enfin chez les *Anillini* où le nombre d'articles des tarses est normalement de 5 (comme, d'une façon générale, chez tous les Carabiques), on trouve des formes ayant des tarses de 4 articles. Ce sont les espèces des genres *Stylulus* et *Corcyranillus* dont les tarses antérieurs n'ont que 4 articles. D'après le D^r JEANNEL, cette réduction chez les *Anillini* proviendrait de la fusion des deux derniers articles du tarse en un seul.

C. *Les ailes et les élytres.* — Chez tous les Coléoptères édaphobies sans exception, les organes du vol ont subi de profondes modifications. Les ailes membraneuses ont totalement disparu chez presque toutes les

espèces tandis qu'elles sont réduites à l'état de moignons extrêmement courts, passant très facilement inaperçus, chez celles où elles subsistent. Chez les Coléoptères édaphobies, les plus anciens tels que les *Anillini*, les *Osoriini*, les *Leptotyphlitae*, les *Mayetia*, on ne trouve plus le moindre vestige alaire alors qu'un tel vestige existe encore chez les *Trechitae* endogés.

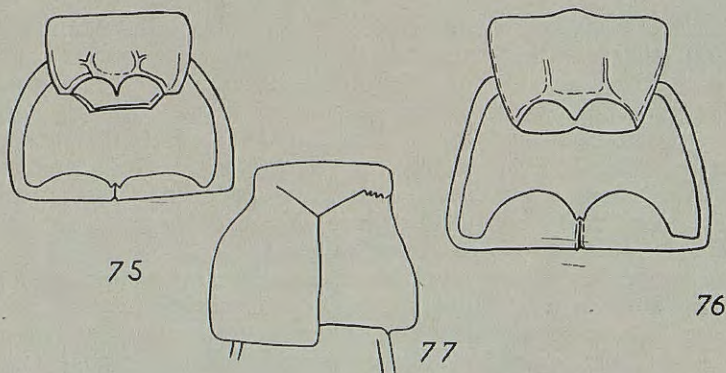


Fig. 75 à 77. — Schémas de ptérothorax de Coléoptères édaphobies. — Fig. 75 : Méso et métathorax de *Mayetia Hoffmanni* Coiff. vus par la face sternale. — Fig. 76 : Méso et métathorax de *Libanotyphlus Dubertreti* Coiff. vus par la face sternale. — Fig. 77 : Méso et métathorax de *Megatyphlus Hervei* Coiff., l'élytre droit détaché.

Certains Coléoptères édaphobies présentent une réduction des élytres. Chez certains *Anillini*, les élytres sont raccourcis laissant à découvert plusieurs tergites abdominaux. Telles sont les espèces des genres *Winklerites* subg. *Caecoparvus* et *Parvocaecus*, *Scotodipnus*, *Dicropterus*, *Rhegmatobius* et certains *Microtyphlus* (fig. 36). Chez les *Winklerites* s. st. et chez certains *Microtyphlus*, on constate en plus une atrophie de l'angle postérieur externe des élytres. Chez les *Staphylinidae* édaphobies, on observe presque toujours un notable raccourcissement des élytres par rapport aux formes épigées voisines. De même les *Mayetia*, *Scotoplectus*, *Trogasteropsis*, sont des *Pselaphidae* à élytres remarquablement courts, plus courts que chez les formes épigées les plus voisines. Aucun Coléoptère édaphobie ne semble montrer de coaptation du bord interne des élytres analogue à celles que l'on observe chez certains Coléoptères aptères tels que les *Timarcha*, les *Seminolus* ou certains *Tenebrionidae*.

D. La disparition de l'articulation scapulaire chez les *Leptotyphlitae*. — Tous les *Leptotyphlitae* présentent une remarquable évolution telle qu'à notre connaissance il n'en a jamais été signalé chez aucun autre Coléoptère. Les quelque 200 espèces de cette sous-famille présentent

toutes en effet une disparition totale de l'articulation de l'épaule. Chez toutes, les élytres sont largement soudés au mésothorax dans la région scapulaire (fig. 77). C'est assurément là le résultat d'une très longue évolution et ce caractère est un de ceux qui nous amènent à considérer les *Leptotyphlitae* comme une des plus anciennes lignées de Coléoptères édaphobies, peut-être même la plus ancienne.

Les Coléoptères édaphobies présentent donc quelques formes à pattes longues, des formes à pattes normales et beaucoup de formes à pattes courtes ou très courtes avec souvent une réduction du nombre des articles des tarses. Quelques-uns sont très brachyptères, mais la plupart sont totalement aptères avec souvent un raccourcissement des élytres. Chez les *Leptotyphlitae* on constate la disparition totale de l'articulation de l'épaule; les élytres sont largement soudés au mésothorax dans la région scapulaire.

7. LES ORGANES SENSORIELS

Divers organes sensoriels sont plus ou moins modifiés chez les Coléoptères édaphobies. Ce sont les soies sensorielles (dont certaines parfois se transforment en grandes phanères), les antennes et les yeux.

A. *Les soies sensorielles.* — Certaines de ces soies sont très développées chez les Carabiques édaphobies. Elles n'atteignent jamais cependant le grand développement que l'on observe chez les Carabiques troglobies. Chez les autres Coléoptères édaphobies, les soies sensorielles sont au contraire en général courtes ou très courtes, presque toujours moins longues que chez les espèces épigées voisines. Il y a cependant quelques exceptions. C'est ainsi que *Eccoptythus paradoxus* Dev. de Corse présente de longues soies sensorielles : une de chaque côté du pronotum, quelques-unes sur les élytres et quatre sur chaque tergite abdominal (fig. 78). *Ceratobythus monoceros* Norm. d'Algérie présente une longue soie insérée en avant du front (fig. 79).

Tous les *Pselaphidae* de la tribu *Amauropsini* ont une frange de longues soies dressées formant comme une auréole autour de toute la partie postérieure de la tête (fig. 80). Nous ne connaissons aucun autre *Pselaphidae* présentant de telles soies céphaliques.

B. *Les Phanères sensorielles.* — Nous désignons ainsi des organes sensoriels que nous avons découvert sur les derniers articles antennaires de certains Coléoptères édaphobies. Ces organes ne sont, selon toute apparence, que des soies sensorielles très modifiées. Ils existent chez les *Mayetia* et chez les *Leptotyphlitae* du genre *Egeotyphlus*.

Les *Mayetia* sont des *Pselaphidae* à antennes de 10 articles. Le dernier article, très gros, est formé par la fusion des articles 10 et 11, la ligne de suture étant bien apparente. Ce dernier article présente 6 phanères insérées au delà de la ligne de suture, donc en réalité à la

base du 11^e et dernier article. Chaque phanère apparaît sous le microscope comme un petit bâtonnet hyalin, très réfringent, rétréci juste avant sa base qui est terminée par une véritable rotule insérée dans le tégument (fig. 81). Sur les individus morts, ces phanères sont toujours appliquées contre la partie apicale de l'antenne. Mais, autant que nous ayons pu nous en rendre compte, sous le binoculaire, en raison de la petitesse de ces organes, il semble bien que l'animal vivant puisse écarter ces phanères de son antenne et les faire épanouir comme une fleur. Il semble « tâter » le terrain devant lui avec ces organes qui sont probablement des organes du toucher. Certaines espèces de *Mayetia* présentent sur la base de la massue (article 10) des organes analogues mais beaucoup plus grêles.

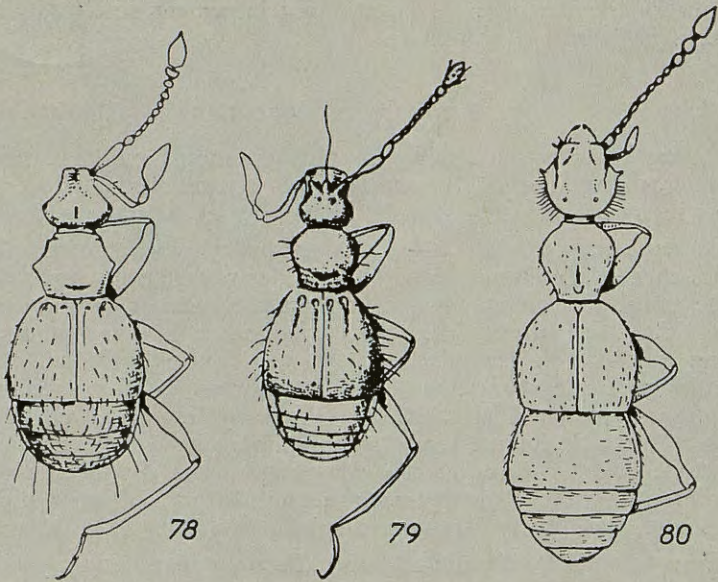


Fig. 78 à 80. — Soies sensorielles de Psélaphides édaphobies. — Fig. 78 : *Eccoptobythus paradoxus* Dev. (d'après JEANNEL). — Fig. 79 : *Ceratobythus monoceros* Norm. (d'après JEANNEL). — Fig. 80 : *Paramaurops Abeillei* Saulcy (d'après JEANNEL).

Chez *Egeotyphlus thracicus* Coiff., des organes similaires existent sur les 4 derniers articles antennaires. Chacun de ces articles de la massue présente deux grandes phanères et deux ou trois plus petites. Toutes sont insérées sur la face supérieure de l'article. Ces phanères sont recourbées et elles enserrant transversalement l'article, une plus grande passant de chaque côté, de telle sorte que, insérées sur la face supérieure, leur sommet se trouve sur la face inférieure de l'antenne

(fig. 82). Ces phanères, hyalines et transparentes comme celles des *Mayetia*, ne présentent pas de rotules à leur base. Bien que nous n'ayons pu observer d'*Egeotyphlus* vivant, nous sommes persuadé que ces phanères, en raison de la façon dont elles sont disposées et insérées, ne sont pas mobiles comme celles des *Mayetia*. De même que chez ces derniers, elles doivent servir à l'animal à « tâter » le terrain devant lui.

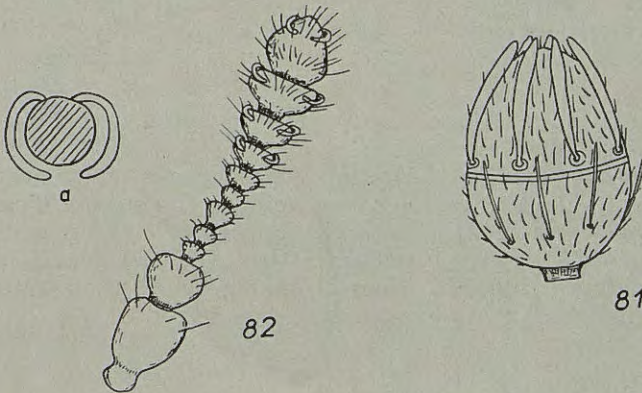


Fig. 81 et 82. — Organes sensoriels antennaires de Coléoptères édaphobies. — Fig. 81 : Massue antennaire de *Mayetia fossulata* Coiff. — Fig. 82 : Antenne de *Egeotyphlus thracicus* Coiff. a : coupe schématique d'un article de la massue.

Des phanères analogues existent chez *Neotyphlus* et *Afrottyphlus*.

Ces phanères sensorielles sont toujours indépendantes de la pubescence qui existe normalement comme chez les espèces dépourvues de ces organes.

C. *Les antennes*. — Outre l'existence des phanères sensorielles, la structure des antennes de certains Coléoptères édaphobies présente des particularités intéressantes.

Tout d'abord on constate chez quelques-uns une réduction du nombre des articles. C'est ainsi que les *Entomoculia* et les *Mayetia* ont des antennes de 10 articles. Le dernier article très gros est formé par la réunion des articles 10 et 11, les traces de sutures étant plus ou moins apparentes et les zones de pubescence restant bien distinctes. Chez les *Anommatus* appartenant au sous-genre *Paranommatus*, les antennes sont également de 10 articles, de même que chez les *Langelandia* du sous-genre *Normandella* Bin. Chez ces insectes, il semble que ce soit un des articles du funicule qui ait disparu.

Mais tout ceci est sans grand intérêt car on connaît aussi des Coléoptères épigés à antennes ayant un nombre d'articles réduit.

La structure du funicule de l'antenne est plus intéressante. En effet, on constate un épaississement du 5^e article antennaire qui est plus grand que les articles voisins chez certains genres de *Leptotyphlita*. Cet épaississement est très net dans les genres *Entomoculia* (fig. 83), *Allotyphlus*, *Mesotyphlus*, *Paratyphlus*, *Afrottyphlus*, un peu moins dans les genres *Gynotyphlus* (fig. 84) et *Kenotyphlus*.

Chez les *Osoriini* endogés de la lignée des *Geomitopsis* (Gen. *Geomitopsis* et *Libanotyphlus*), on constate un épaississement des articles 5 et 7 qui sont plus épais que les articles 4, 6 et 8 (fig. 85). De même chez *Scotoplectus capellae* les articles 5 et 7 sont légèrement épaissis (fig. 86).

Enfin chez les *Mayetia*, les articles 5 et 7 ou 3, 5 et 7 sont dilatés. Ils sont plus larges que les articles 4, 6 et 8 (fig. 87). Il ne s'agit pas d'un caractère sexuel secondaire, car l'épaississement est toujours identique dans les deux sexes. On se trouve donc en présence d'un phénomène de convergence, très remarquable, portant sur trois groupes très différents, mais qui sont certainement parmi les plus anciens de tous les Coléoptères édaphobies. Nous constatons cette structure antennaire très curieuse du funicule sans pouvoir l'expliquer.

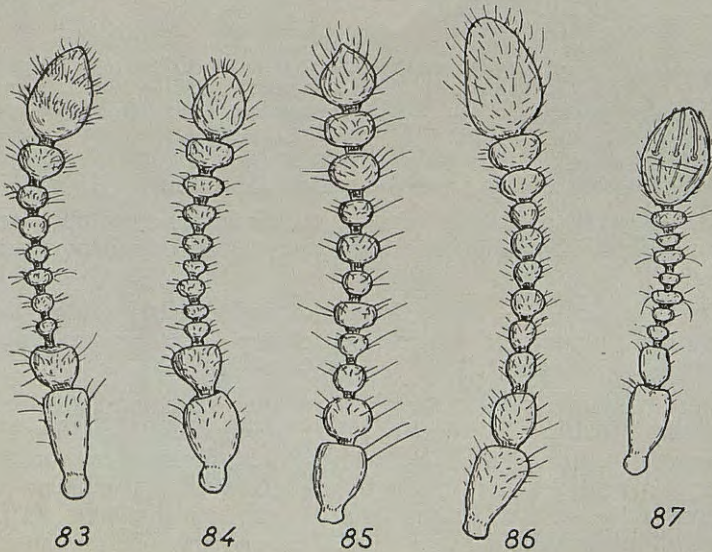


Fig. 83 à 87. — Antennes de Coléoptères édaphobies. — Fig. 83 : *Entomoculia* (s. st.) *asprens* Coiff. (5^e article dilaté). — Fig. 84 : *Gynotyphlus perpusillus* subsp. *garumnicus* Coiff. (5^e article dilaté extérieurement). — Fig. 85 : *Libanotyphlus Dubertreti* Coiff. (5^e et 7^e articles dilatés). — Fig. 86 : *Scotoplectus capellae* Reitt. (5^e et 7^e articles faiblement dilatés). — Fig. 87 : *Mayetia Fouresi* Coiff. (5^e et 7^e articles fortement dilatés).

Parmi les Coléoptères troglobies ou épigés, on connaît quelques espèces qui ont des articles dilatés au funicule antennaire. Mais il s'agit toujours de caractères sexuels secondaires : un article du funicule est dilaté souvent explané ou foliacé chez le mâle tandis que ce même article est simple ou à peine dilaté mais allongé chez la femelle. Le rang de l'article ainsi modifié varie suivant les espèces, parfois à l'intérieur d'un même genre. Parmi les Coléoptères troglobies, *Xenobythus Serrulazi* Peyer (*Pselaphidae*) a le troisième article dilaté foliacé chez le mâle et *Paraspeonommus Vandeli* Coiff. (*Catopidae*) a le 4^e article dilaté foliacé chez le mâle. Parmi les Coléoptères épigés nous connaissons *Tychus niger* Payk (*Pselaphidae*) qui a le 5^e article dilaté chez le mâle et légèrement épaissi chez la femelle; *Phyllotreta exclamationis* Thumb., *crassicornis* Ab. et *ochripes* Curt. (*Chrysomelidae*) qui ont le 5^e article dilaté chez le mâle tandis que *P. nodicornis* Marsh. a les 3^e et 4^e articles très dilatés chez le mâle.

Comme on le voit, cet épaississement d'un ou deux articles du funicule chez certains Coléoptères mâles est assurément un phénomène tout différent de celui qui porte sur le funicule de plusieurs lignées de Coléoptères édaphobies.

D. *Les yeux.* — Tous les Coléoptères édaphobies sont anophtalmes ou très microptalmes. Chez ces derniers l'œil n'est généralement pas fonctionnel car il se présente d'ordinaire sous forme d'une tache blanchâtre où l'on ne reconnaît plus d'ommatidies. Toute la vie de ces insectes se déroulant dans le sol, leur œil ne peut être impressionné par aucune radiation lumineuse. Chez tous les Coléoptères microptalmes, on constate que la réduction de l'œil se fait d'arrière en avant et aussi en dessus et en dessous. Lorsque l'œil a totalement disparu, il subsiste parfois (*Leptotyphlitae*, *Trechitae*) une « cicatrice oculaire » qui n'est probablement que la trace du sillon oculaire existant en avant de l'œil; cette « cicatrice » est en effet très en avant des tempes, tout près de la base de la mandibule. Mais chez beaucoup de vieux Coléoptères édaphobies, cette « cicatrice » ou sillon oculaire a totalement disparu (*Anillini*, *Mayetia*, *Osoriini*).

Chez certains *Pselaphidae* (*Bythinopsis*, *Linderia*, *Glyphobythus*) on trouve, dans une même espèce, des exemplaires anophtalmes ou microptalmes et des exemplaires normalement oculés. Ces derniers sont presque toujours des mâles qui parfois même sont ailés. Il semble bien qu'il s'agisse là de formes qui sont en voie de pénétration dans le milieu endogé. Les femelles mènent une vie d'animal édaphobie alors que les mâles peuvent encore mener une vie épigée et se déplacer au vol à la recherche des femelles.

Chez d'autres *Pselaphidae* qui eux sont des édaphobies stricts et sont anophtalmes : *Scotoplectus* (fig. 46), *Imirus*, *Amauropsini* (fig. 80), on constate qu'il existe une saillie anguleuse ou même une épine à la

place de l'œil. La formation de cette épine peut s'expliquer comme suit : beaucoup de *Pselaphidae* ont des yeux coniques, en particulier les *Batrissini* voisins des *Amauropsini* : *Batrisodes oculatus* Aubé a des yeux très saillants et pointus qui lui ont valu son nom spécifique. Les ommatidies disparaissant, il est logique de supposer que subsiste un cône oculaire, lequel en s'affinant devient une épine. D'ailleurs chez les *Bergrothia* du Caucase, une tache oculaire subsiste encore à la face antérieure de l'épine. C'est le dernier vestige (vestige antérieur) de l'œil de ces animaux.

8. LA PIGMENTATION ET LA SCLÉRIFICATION DES TÉGUMENTS

Nous avons déjà indiqué que les Coléoptères édaphobies entrés depuis peu dans le milieu endogé ont conservé des yeux réduits et sont pigmentés. Tout au plus constate-t-on une diminution de la pigmentation par rapport aux espèces épigées. Tels sont certains *Duvalius*, les *Typhlochoromus*, *Molopidius*, *Lianoe*, *Speluncarius*, *Glyptomerus*, *Domene*, certains *Typhloides* et la plupart des genres de la sous-tribu *Machaeritina*. Chez les édaphobies plus anciens la dépigmentation est totale et s'accompagne presque toujours de la disparition complète de l'œil : *Reicheia*, *Trechitae*, *Anillini*, *Osoriini*, *Leptotyphlidae*, *Typhlocyptus*, *Apteranillus*, *Mayetia*, *Amauropsini*, *Anommatus*, *Abromus*. Parmi les espèces entièrement dépigmentées, quelques-unes ont des téguments peu sclérifiés : *Nannotrechus* du sous-genre *Anillidius*, *Winklerites*, *Microtyphlus*, *Scotodipnus*, *Dicropterus* et *Rhegmatoebius*. Mais ces quelques genres mis à part on peut dire que tous les autres Coléoptères édaphobies sont des animaux fortement sclérifiés, même lorsqu'ils sont dépigmentés. Leurs téguments sont épais et résistants compte tenu de leur taille. Ils se distinguent par là des Coléoptères *Trechitae* cavernicoles qui sont en général faiblement sclérifiés.

9. LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Les Coléoptères édaphobies présentent presque toujours des caractères sexuels secondaires mâles peu tranchés. Les Carabiques édaphobies mâles ont en général quelques articles faiblement dilatés aux tarsi antérieurs, comme chez la plupart des Carabiques. *Microtyphlus Ganglbaueri* Breit. de Catalogne a les fémurs dentés chez le mâle.

Chez les *Staphylinidae*, le sternite du pygidium est presque toujours échancré ou sinué comme il est de règle pour cette famille. Dans certains genres les mâles présentent un élargissement des premiers articles des tarsi antérieurs lesquels portent des phanères spéciales (Gen. *Leptotyphlus* par exemple). Certains *Megatyphlus* mâles ont l'abdomen sillonné sur les derniers sternites tandis que certains *Leptotyphlus* du subg. *Stigmatyphlus* présentent sur les sternites abdominaux moyens des mâles un sillon médian bordé de chaque côté par une carène apparaissant

vers l'arrière sous forme d'une courte dent. Enfin les trochanters postérieurs sont dentés chez tous les *Entomoculia* mâles et chez un petit groupe de *Leptotyphlus* mâles généralement caractérisés, par ailleurs, par leur labre multidenté et leurs mandibules crénelées dans les deux sexes. Deux espèces de *Leptotyphlus* s. st. présentent enfin des caractères sexuels secondaires intéressant le labre des mâles.

Les *Mayetia* mâles présentent toujours une échancrure du sternite du pygidium, échancrure dont la forme varie selon les espèces. *Mayetia fossulata* Coiff. a le sternite du propygidium marqué d'une grande fossette. En outre, dans la plupart des espèces les trochanters postérieurs sont dentés ou portent des apophyses recourbées chez les mâles.

Quant aux autres Coléoptères édaphobies, ils semblent ne présenter aucun caractère sexuel mâle.

En somme, on peut dire que chez les Coléoptères édaphobies, les caractères sexuels secondaires ne sont ni plus ni moins marqués que chez les Coléoptères épigés voisins.

10. L'ÉVOLUTION DE L'ORGANE COPULATEUR MALE

Cette évolution est très variable selon les groupes.

A. *Les édéages primitifs.* — Chez les grands Coléoptères édaphobies, formes entrées depuis peu dans le domaine endogé, l'édéage est tout à fait comparable à celui des formes épigées voisines.

Chez les édaphobies plus anciens, on trouve des lignées où l'organe copulateur est resté primitif. Tels sont les *Reicheia*, les *Trechitae* endogés et les *Anillini*. Chez ces insectes il n'existe pas de variants sexuels pas plus qu'il n'en existe chez les Carabiques épigés. Les *Osoriini* endogés ont eux aussi un édéage primitif sans variants sexuels, tout à fait comparable à celui des *Osoriini* épigés.

B. *Les édéages ultra-évolués.* — Chez quelques petits genres de *Leptotyphlites* : Gen. *Cyrtotyphlus*, *Cephalotyphlus*, *Megatyphlus*, ainsi que chez les *Phloeocharis* du subg. *Scotodytes*, l'édéage est parfois remarquablement évolué, mais semble ne pas présenter de variants sexuels.

Au contraire, dans les autres genres de *Leptotyphlites* : Gen. *Entomoculia*, *Mesotyphlus*, *Paratyphlus*, *Epalyotyphlus*, *Leptotyphlus*, *Kenotyphlus*, *Eotyphlus*, *Egeotyphlus* (1), ainsi que chez les *Octavius* et les *Mayetia* l'édéage est ultra-évolué d'une façon très remarquable (fig. 26, 57 à 62, 88 et 89) et dans presque tous ces genres on trouve un très

(1) Le genre *Allotyphlus* dont nous ne connaissons pas de mâles est très vraisemblablement à ajouter à cette liste. Quant aux genres *Gynotyphlus* et *Afrototyphlus*, le premier est certainement parthénogénétique et le second l'est probablement.

grand nombre de variants sexuels. L'édéage des *Leptotyphlitae* (fig. 57, 58, 88 et 89) est d'une extrême complexité. Le tegmen prend des formes tout à fait extraordinaires tandis que le sac interne présente des séries de pièces copulatrices hyperthéliques de formes non moins extraordinaires, le tout se chevauchant et s'entrecroisant, si bien, que c'est de très loin, le type d'organe copulateur le plus compliqué que nous connaissions de tout l'ordre des Coléoptères. Dans aucun autre groupe il n'a été signalé d'hyperthélie des pièces du sac interne.

Les organes si extraordinaires de certains *Pselaphidae* sont simples à côté de ceux des *Leptotyphlitae*.

Cette extraordinaire ultra-révolution des édéages des *Leptotyphlitae* s'inscrit en faux contre l'hypothèse selon laquelle l'évolution souterraine aurait été un obstacle à la production de variants sexuels (JEANNEL, 1955). En effet, on constate une extrême pulvérisation des espèces chez les *Leptotyphlitae* dont plusieurs formes voisines appartenant à un même genre, se trouvent parfois dans la même vallée à quelques kilomètres ou même quelques centaines de mètres les unes des autres. Il s'agit manifestement de colonies issues d'une souche commune et ayant évolué différemment en donnant des variants sexuels. Cette évolution n'a pu se faire que depuis l'isolement des colonies, donc depuis qu'elles sont entrées dans le milieu souterrain. Pour la plupart des *Leptotyphlitae* l'évolution souterraine n'a par conséquent pas été un obstacle à la production de variants sexuels.

Les ultra évolutions si remarquables de l'édéage des *Leptotyphlitae* et des *Mayetia* semblent, comme toutes les ultra évolutions, un phénomène apparu tardivement dans la phylogénèse de ces lignées. C'est ce phénomène, plus que n'importe quel autre, qui nous amène à considérer ces insectes comme des groupes extrêmement anciens et sénescents, les plus vieux parmi tous les Coléoptères édaphobies.

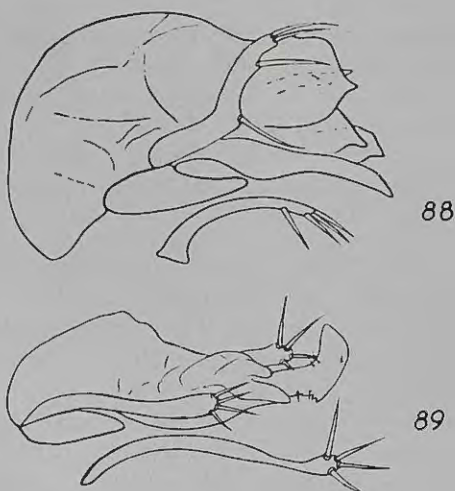


Fig. 88 et 89. — Édéages ultra-évolués de *Leptotyphlitae*. — Fig. 88 : *Entomoculia* (s. st.) *Jeanneli* Coiff. des environs de Nice. — Fig. 89 : *Leptotyphlus* (s. st.) *Perroti* Coiff. de St-Pons-de-Mauchiens (Hérault).

Les Coléoptères édaphobies présentent donc selon le groupe auquel on s'adresse, des édéages simples, très primitifs; des édéages évolués ou des édéages ultra-évolués.

CONCLUSION

Les Coléoptères édaphobies ont des caractères et des adaptations que l'on peut classer comme suit :

1. Caractères hérités des souches lucicoles et non modifiés :

Caractères sexuels secondaires ;

Édéage primitif de certains groupes.

2. Adaptations communes avec les animaux fouisseurs ou avec ceux qui vivent dans les fissures :

Forme du corps : ou bien aplatie, ou bien cylindrique avec un étranglement de la base du pronotum.

3. Adaptations communes avec les animaux cavernicoles :

Réduction ou disparition de l'œil ;

Dépigmentation ;

Atrophie ou disparition de l'aile membraneuse.

4. Adaptations propres aux Coléoptères édaphobies :

Taille très réduite;

Forme grêle;

Raccourcissement des pattes et des antennes avec souvent réduction du nombre des articles des tarsi et des antennes;

Raccourcissement des élytres avec disparition de l'articulation scapulaire chez les *Leptotyphlitae*.

CHAPITRE X

MÉCANISME ET DÉTERMINISME DES ADAPTATIONS CHEZ LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES ET TROGLOBIES

1. *Les Coléoptères édaphobies, lignées sénescentes* (p. 160). — 2. *L'adaptation chez les Coléoptères édaphobies* (p. 161). — 3. *La dépigmentation, l'aptérisme et l'anophtalmie* (p. 163). — 4. *Le déterminisme de la dépigmentation et de la régression de l'œil chez les animaux endogés et cavernicoles* (p. 168). — 5. *La dépigmentation et la microphthalmie chez les Coléoptères guanobies* (p. 169). — 6. *La dépigmentation des sabulicoles* (p. 170). — 7. *Le déterminisme de l'allongement des appendices chez les Coléoptères troglobies et du raccourcissement chez les Coléoptères édaphobies* (p. 171). — 8. *Conclusion* (p. 172).

I. LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES, LIGNÉES SÉNESCENTES

Toutes les recherches portant sur l'évolution se heurtent à une impossibilité d'expérimentation dans le temps. Il n'y a en effet aucune proportion entre la durée pendant laquelle s'est déroulée l'évolution d'une lignée, surtout d'invertébrés, et les possibilités humaines.

Encore n'avons-nous en vue ici que la micro-évolution, c'est-à-dire celle qui multiplie le nombre des espèces et des variétés sans pour cela changer le type de structure. Cette micro-évolution est caractéristique de ce que l'on appelle l'évolution régressive, celle qui s'exerce à partir de types créés par l'évolution progressive, et qui, prenant comme point de départ des formes déjà constituées, fait qu'elles se spécialisent de plus en plus en même temps qu'elles se simplifient.

Faute de pouvoir comparer des individus d'une génération à leurs descendants de la n^e génération (*n* étant le plus grand possible et un nombre d'au moins 7 chiffres quand il s'agit d'Arthropodes), tous ceux qui ont traité de l'Évolution, à défaut de documents paléontologiques,

ont comparé des individus d'espèces différentes, mais plus ou moins voisines, et à des stades évolutifs différents. Or les fossiles d'Arthropodes sont bien rares à part les insectes de l'ambre, qui d'ailleurs appartiennent à une faune relativement peu ancienne. C'est pourquoi nous aussi, pour avoir une idée de l'adaptation des Coléoptères édaphobies, nous les avons comparés à d'autres Coléoptères actuels.

On sait que l'évolution est un phénomène cyclique, les lignées passant par une série d'étapes : période préparatoire, crise évolutive, épanouissement, période de sénescence précédant la disparition. Cette période de sénescence est celle au cours de laquelle l'évolution régressive est la plus marquée. Il semble que la quasi-totalité des lignées animales actuelles soient dans cette période encore qu'il nous soit peut-être parfois difficile de juger. Mais en ce qui concerne les Coléoptères édaphobies, surtout ceux qui apparaissent comme étant les plus anciens habitants du milieu endogé, il semble bien qu'aucun doute ne soit possible à leur égard. Ces lignées ont toutes des caractères de très vieilles lignées, très fortement marquées de sénescence :

1° En général chaque genre est représenté par de nombreuses espèces;

2° Chaque espèce occupe un territoire extrêmement restreint, l'endémisme est encore plus poussé chez les endogés que chez les cavernicoles;

3° Les régressions sont nombreuses : régression des ailes et même des élytres, régression des tarsi, régression de l'œil, perte de la pigmentation, réduction de la taille;

4° Les Coléoptères édaphobies sont très spécialisés au point de vue écologique et ont subi une évolution adaptative qui a modifié leur corps.

2. L'ADAPTATION CHEZ LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

L'analyse à laquelle nous avons procédé dans les chapitres précédents nous a amené à constater chez les Coléoptères édaphobies un certain nombre d'adaptations qui sont :

1° Réduction de la taille;

2° Modification de la forme du corps qui tend à devenir soit plat, soit cylindrique et ténu;

3° Réduction de la longueur des membres, pattes et élytres;

4° Disparition de l'articulation scapulaire chez toute une grande lignée (*Leptotyphlitae*);

5° Disparition de l'aile membraneuse;

6° Disparition de l'œil sans acquisitions sensorielles compensatrices;

7° Disparition de la pigmentation.

Comme on le voit, toutes ces adaptations sont des réductions. Certaines sont communes aux Coléoptères endogés et à d'autres catégories de Coléoptères :

— L'aplatissement du corps, souvent en corrélation avec une faible sclérification, est analogue à ce que l'on observe chez des animaux épigés se cachant le jour sous des pierres ou dans les fentes du sol ainsi que nous l'avons déjà indiqué.

— La forme convexe, subcylindrique ou cylindrique, le rétrécissement postérieur du prothorax, la brièveté des appendices généralement en corrélation avec une forte sclérification des téguments sont analogues à ce que l'on observe chez les Coléoptères qui, à l'état adulte, creusent soit le sol, soit le bois.

— La dépigmentation ainsi que la disparition de l'aile membraneuse et de l'œil sont tout à fait analogues chez les Coléoptères éda-phobies et chez les troglobies. Nous étudierons ci-après le déterminisme de ces adaptations.

— La réduction de l'élytre est peut-être en rapport avec l'aptérisme. Une telle réduction s'observe parfois chez des Coléoptères aptères, très divers tels que, parmi les formes françaises : *Aepus*, *Aepopsis*, *Microlestes*, *Cebrio* femelle, *Phosphaenus*, *Brachemys*, *Meloe*, *Arima*, certains *Galeruca*. Mais la très grande majorité des Coléoptères aptères ont des élytres normaux. Par ailleurs, il existe des Coléoptères à ailes membraneuses normales et à élytres raccourcis tels que *Malthinus*, *Malthodes*, *Rhipiphorus*, *Rhipidius*, *Myodes*, *Sitaris*, *Necydalis*, *Caenoptera*, *Leptida*.

Les seules adaptations qui semblent propres aux Coléoptères éda-phobies en tant que tels semblent donc être la réduction de la taille, l'étroitesse et la gracilité du corps, la brièveté des pattes et la disparition de l'articulation scapulaire chez une lignée. On comprend que la très petite taille et la finesse des formes favorisent le peuplement d'un milieu où les espaces libres sont toujours de très faible dimension, et où les animaux doivent donc être très souples pour se déplacer dans des conduits étroits et tortueux.

La disparition de l'articulation scapulaire chez les *Leptotyphlitae* est certainement une adaptation extrêmement intéressante. Elle est à rapprocher des coaptations signalées chez beaucoup d'animaux. Mais tandis que chez beaucoup de Coléoptères aptères on constate la formation d'une solide chambre respiratoire sous-élytrale par union des élytres sur la ligne médiane, soit à l'aide d'un véritable assemblage à « tenon et mortaise » (*Seminolus* par exemple), soit par l'intermédiaire d'un appareil métatergal (*Bathyscūtiae*) ; chez les *Leptotyphlitae* le même résultat est atteint par un tout autre moyen : l'élytre soudée au mésosternum ne peut absolument pas s'écarter. C'est assurément là le résultat d'une adaptation qui a dû demander des millions d'années et qui a atteint toute la lignée.

3. LA DÉPIMENTATION, L'APTÉRISME ET L'ANOPHTALMIE

Ces trois caractères sont ceux que possèdent en commun les Coléoptères Troglobies et les Coléoptères Edaphobies. Ils ne sont d'ailleurs pas spéciaux aux Coléoptères car ils se retrouvent chez tous les Arthropodes hypogés, aussi bien terrestres qu'aquatiques. Beaucoup d'auteurs traitant des animaux cavernicoles ont lié un quatrième caractère aux trois précédents : ils font aller de pair dépigmentation et faible sclérification. Or nous avons vu que beaucoup de Coléoptères édaphobies sont dépigmentés mais fortement sclérifiés. Un *Geotrechus orpheus*, un *Geocharis*, un *Cylindropsis*, un *Amauropidius*, un *Anommatus*, ou un *Troglorhynchus* sont des animaux entièrement dépigmentés mais à téguments normalement sclérifiés compte tenu de leur taille. Dépigmentation et faible sclérification ne sont donc pas des caractères allant de pair. S'ils se trouvent associés chez la plupart des Troglobies, il n'en va pas de même chez les Edaphobies.

La dépigmentation et l'aptérisme ne vont pas, non plus, toujours de pair. Les *Trechoblemus* qui mènent une vie semi-endogée au bord des cours d'eau, sont entièrement dépigmentés en même temps qu'ils ont des ailes membraneuses fonctionnelles et qu'ils sont normalement oculés.

Nous ne retiendrons pas dans cette catégorie les Coléoptères dépigmentés qui habitent d'autres milieux, notamment les sables, qu'il s'agisse de déserts, de plages marines ou de plages dulcaquicoles, car nous considérons dans ce cas que la dépigmentation n'a nullement la même cause que celle des cavernicoles ou endogés. Nous reviendrons ci-après sur ce point.

La dépigmentation n'est pas davantage liée à l'anophtalmie. Nous venons de citer le cas des *Trechoblemus* entièrement dépigmentés et parfaitement oculés, tandis que l'on connaît des espèces fortement pigmentées et microphthalmes (*Scarites*), ou même totalement anophtalmes : *Typhloscaris* du Cap, *Thlibops* de Java, tous deux voisins des *Scarites*; certains *Caecocaelus* d'Afrique orientale qui sont des Carabiques *Pterostichitae*.

Cette dépigmentation, très générale chez tous les animaux troglobies et édaphobies, a été étudiée par beaucoup d'auteurs.

L'hypothèse fut émise que les endogés vivant dans un milieu confiné riche en CO², cette atmosphère particulière déterminait la dépigmentation, l'aptérisme et l'anophtalmie.

Nous remarquerons qu'il existe beaucoup de Coléoptères vivant dans les fumiers, les bouses, les matières animales ou végétales en décomposition. Très souvent leurs larves vivent dans ces mêmes milieux. Or il n'a jamais été signalé le moindre cas de dépigmentation ni de microphthalmie chez ces animaux qui vivent dans des milieux assurément aussi riches et probablement plus riches en CO² que le milieu endogé.

L'hypothèse selon laquelle ce serait la teneur en CO² qui déterminerait l'aptérisme, l'anophtalmie et la dépigmentation des endogés n'est d'ailleurs plus guère retenue aujourd'hui.

Il a été prouvé que certains processus de pigmentation, notamment la formation de la mélanine, sont essentiellement des processus d'oxydation.

Partant de là, la théorie généralement admise aujourd'hui quant aux cavernicoles peut se résumer comme suit :

Le milieu des cavernes est un milieu froid et humide où l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau. Ces deux caractéristiques du milieu souterrain font que les Troglobies sont des animaux à métabolisme ralenti. Chez ceux-ci la diminution des oxydations doit donc être le facteur déterminant la dépigmentation des téguments et l'atrophie de l'œil.

Nous voyons beaucoup de faits qui viennent à l'encontre de cette théorie :

1^o Les animaux aquatiques vivent dans un milieu qui ne saurait être plus humide et dont la température en haute montagne ou dans les régions circumpolaires est aussi basse que celle régnant sous terre. Pour ceux qui ont une respiration aérienne et bien qu'à notre connaissance aucune mesure n'ait jamais été faite, nous pensons que l'air prélevé exactement à la surface de l'eau (*Dytiscidae*) ou celui entraîné par les poils hydrophobes garnissant la face inférieure du corps (*Hydrophilidae*), nous pensons que cet air est tout aussi saturé de vapeur d'eau que celui dans lequel vivent les animaux des grottes. Cependant les seuls animaux aquatiques anophtalmes et dépigmentés se rencontrent dans les grandes profondeurs où la lumière, on le sait, ne parvient pas, ou bien dans les eaux souterraines également obscures. Nous ne voyons guère comment les facteurs « température » et « degré hygrométrique » pourraient différer pour un Crustacé, un *Siettitia* ou un *Bidesuss* habitant la nappe phréatique et un Crustacé, un *Bidessus* ou tout autre Dytiscide habitant un marais froid ou un lac de montagne. Pourtant les premiers sont totalement dépigmentés et aveugles alors que les seconds sont normalement pigmentés et oculés.

2^o Les marécages hébergent une faune terrestre très abondante surtout formée de petits Carabiques et de petits Staphylinides. Ces insectes vivent dans les accumulations de détritus humides, c'est-à-dire dans une atmosphère sûrement aussi saturée d'humidité que celle des milieux endogé ou cavernicole. S'il s'agit de marécages alpins ou de marécages des régions circumpolaires la température sous ces détritus y est au moins aussi basse que dans les grottes ou le sol de nos régions. Or aucune tendance particulière à la dépigmentation ou à l'anophtalmie, ou même à la microphtalmie, n'a jamais été constatée chez les très nombreuses espèces habitant les marécages, bien que certaines d'entre elles soient étroitement apparentées à des formes peuplant les grottes ou le milieu endogé.

3° Étudiant l'évolution souterraine sur les montagnes du Kivu, JEANNEL et LELEUP ont signalé que de nombreux Carabiques et Psélaphides vivant dans l'humus des forêts sont dépigmentés et anophtalmes ou microphthalmes. Ils attribuent cette évolution au milieu froid et humide des stations étudiées, toutes situées à plus de 2 000 mètres. La température y est d'environ 10° à 10 cm de profondeur. Mais sur ces montagnes humides existent certainement aussi des collections d'eau douce et des ruisseaux où vivent non moins certainement des Coléoptères. Comme nul aquatique dépigmenté et microphthalme n'a jamais été signalé de la faune épigée de cette région où l'excellent chasseur qu'est N. LELEUP a récolté du matériel pendant des années, nous en concluons que tous les aquatiques sont normalement oculés et pigmentés. Les conditions de température doivent cependant être à peu de chose près les mêmes dans l'eau et dans l'humus. Mais nous retiendrons que les eaux sont éclairées au moins par une lumière diffuse tandis qu'aucun rayonnement lumineux ne peut pénétrer dans l'humus forestier où vivent les Carabiques et Psélaphides étudiés.

4° Nous avons eu l'occasion de visiter au Liban un certain nombre de grottes situées près de la mer à basse altitude, notamment la grotte de Dahr el Aïn près de Tripoli. La température y est élevée : 23° le 27 septembre 1951. On ne peut donc considérer cette grotte comme un milieu froid. Bien que nous n'ayons fait aucune mesure, nous estimons que l'atmosphère est à un degré d'humidité très proche de la saturation, car il s'agit d'une grotte humide, parcourue par une rivière souterraine et sans aucun courant d'air dans ses parties profondes, vers la rivière souterraine. La faune de cette grotte est très riche, on y rencontre, outre un certain nombre de troglaxènes et de troglaphiles, de nombreux troglobies, notamment des Isopodes terrestres. Le métabolisme de ces troglobies qui vivent dans un milieu dont la température dépasse 20° n'a jamais été étudié, mais nous supposons qu'il est moins ralenti que celui des Troglobies vivant dans nos grottes dont la température est considérablement plus basse. Ils se déplacent d'ailleurs très rapidement et on sait que, d'une façon générale, le métabolisme des animaux poecilothermes varie dans le même sens que la température tant que ces variations ne s'approchent pas trop des limites létales. Or les animaux troglobies de la grotte chaude de Dahr el Aïn sont tout aussi anophtalmes et dépigmentés que ceux habitant au bord des glaciers souterrains. A ce point de vue, il n'y a absolument aucune différence entre les uns et les autres, alors que leur activité et presque sûrement leur métabolisme sont extrêmement différents.

5° *Oochrotus unicolor* Luc. est un petit *Tenebrionidae* anophtalme, aptère et dépigmenté à téguments fortement chitinisés, ayant assez le faciès d'une *Bathysciola*. Il se trouve dans la zone de l'olivier de la

région méditerranéenne occidentale sous les pierres posées sur le sol, souvent au voisinage des Fourmis. Il vit dans des biotopes chauds et généralement très secs.

Aglenus brunneus Gyll. est un petit *Colydiidae* anophtalme et dépigmenté, tout à fait comparable à ce double point de vue à *Lyreus subterraneus* Aubé. Il est plus dépigmenté que les *Langelandia* qui sont des *Colydiidae* anophtalmes. Les *Lyreus* et les *Langelandia* sont des formes édaphobies que l'on rencontre régulièrement au contact ou dans les matières ligneuses enfouies dans le sol. Il est donc normal qu'elles soient aveugles et dépigmentées puisque c'est là un des caractères des Édaphobies. Quant à *Aglenus brunneus*, il vit dans les caves et les celliers. Nous l'avons trouvé aussi dans le guano sec de certaines grottes espagnoles. Mais nous l'avons également trouvé en nombre dans un pigeonier, suspendu contre un mur à plusieurs mètres au-dessus du sol. Nous ignorons comment il avait pu arriver là, peut-être à la faveur d'un apport de matériaux destinés à confectionner un nid. En tout cas *Aglenus* s'était parfaitement accommodé de ce milieu certainement sec et de température très variable, souvent chaude (chaleur animale, chaleur solaire), puisqu'il s'y était maintenu et y avait prospéré.

Ainsi donc *Oochrotus unicolor* et *Aglenus brunneus*, Coléoptères aveugles et dépigmentés, peuvent vivre dans des milieux chauds et secs assurément très différents des milieux endogé ou cavernicole. Il ne saurait s'agir d'espèces ayant acquis leurs adaptations dans un milieu froid et humide et revenues à des milieux plus secs et plus chauds. Il faut donc admettre que *Oochrotus unicolor* et *Aglenus brunneus* sont devenus anophtalmes et dépigmentés au cours d'une longue évolution adaptative qui a dû se dérouler pour le premier sous les pierres dans les régions méditerranéennes sèches, et pour le second dans les grottes sèches ou, peut-être, étant donné les habitudes de beaucoup de *Colydiidae* qui vivent sous les écorces, dans les cavités des vieux arbres.

En tout cas, ce n'est assurément pas la vie dans un milieu froid et humide qui a fait de *Oochrus unicolor* et de *Aglenus brunneus* des espèces aveugles et dépigmentées.

Qu'ils aient acquis leurs adaptations dans un milieu chaud et sec n'implique évidemment pas que d'autres animaux n'aient pu acquérir des adaptations identiques dans des milieux froids et humides. Mais alors on peut penser que ces adaptations ont été déclanchées par une cause autre que la basse température et l'humidité, aussi bien chez *Lyreus* que chez *Aglenus* ou chez *Oochrotus*.

6° Le Protée est normalement blanc rosé, ses téguments étant dépigmentés. Mais on sait que mis dans un aquarium exposé à la lumière du jour il devient d'un gris sale par suite de la formation de pigments cutanés. Pour cet animal il semble donc bien que l'absence ou l'existence de pigment soit exclusivement sous la dépendance de l'éclairement.

7° On a encore attribué à l'humidité et à la basse température la diminution de la sclérisation et l'allongement des appendices observés chez les Arthropodes cavernicoles. Or nous constatons chez la plupart des endogés (tous ceux qui sont adaptés à creuser) une sclérisation normale, et probablement même supérieure à la normale, ainsi qu'un net raccourcissement des appendices. Les conditions de température et d'humidité sont cependant identiques dans les milieux endogé et cavernicole. Ce ne sont donc certainement pas ces facteurs qui ont provoqué la diminution de la sclérisation et l'allongement des appendices, chez les Troglobies.

D'autre part, les Troglobies dont les téguments sont peu sclérisés, ne peuvent vivre dans une atmosphère dont la teneur en eau n'approche pas le point de saturation. Mais les édaphobies bien sclérisés sont tout aussi sensibles (*Anillus*, *Langelandia*, *Raymondionymus*), tandis que des Coléoptères épigés très peu sclérisés, vivent bien dans des milieux fort secs. Nous citerons par exemple les *Microlestes* que l'on rencontre sous les pierres dans les endroits arides, ou sous les écorces de platane; certains *Philorhizus* dépigmentés habitant les régions sahariennes; tous les Coléoptères jadis rangés dans le groupe des Malacodermes à cause précisément de leur très faible sclérisation et qui recherchent les plantes, les fleurs ensoleillées (*Cantharidae*, *Malachiidae*, *Dasytidae*), les *Meloidae*, les *Oedemeridae*, etc... Nous pourrions allonger beaucoup la liste de ces Coléoptères à téguments mous et qui vivent normalement dans une atmosphère sèche sans se déshydrater.

Le manque complet de résistance des Coléoptères troglobies et édaphobies (sclérisés ou non) dès qu'ils ne sont plus dans une atmosphère où la teneur en vapeur d'eau approche le point de saturation, tient donc à autre chose qu'à la quantité de chitine contenue dans leurs téguments.

8° Un autre point que nous signalerons sans autrement nous y arrêter, c'est que, d'une part on attribue d'une façon générale la dépigmentation des animaux cavernicoles à l'humidité et à la basse température qui sont censées régner dans toutes les grottes; et que, d'autre part, on attribue non moins généralement le mélanisme observé chez les races alpines des Coléoptères de plaine... à la basse température et à l'humidité régnant dans la zone alpine! En réalité, si humidité et température sont très stables dans le milieu souterrain, elles sont sujettes à de grands écarts dans la zone alpine.

9° Les Arthropodes vivant dans les milieux obscurs ne sont pas seuls à présenter une réduction ou une disparition des organes visuels. Il s'agit là d'un phénomène très général qui se trouve tout à fait analogue chez les Vertébrés hypogés. Mais l'œil de ceux-ci est un organe beaucoup plus complexe que l'œil simple ou composé d'un *Arthropode*. Aussi la réduction ne va-t-elle généralement pas jusqu'à la disparition totale. Souvent un œil rudimentaire subsiste sous la peau, au moins chez les jeunes.

Quoi qu'il en soit tous les Vertébrés vivant sous terre sont, soit dépigmentés et anophtalmes ou microphthalmes : Poissons des eaux souterraines, Protée, *Typhlomolge*, *Typhlotriton*, Serpents de la famille des Typhlopidés; soit simplement microphthalmes, avec des yeux non fonctionnels, et souvent recouverts par la peau : Taupe marsupiale, *Spalax*, Hétérocéphale, Taupe, *Chrysochloris*.

Or un certain nombre de ces Vertébrés vivent dans des milieux qui ne sont ni froids ni humides : *Typhlops*, Taupe marsupiale qui vit dans les régions sablonneuses de l'Australie centrale, *Spalax*, Hétérocéphale. La réduction des organes visuels n'en est pas moindre. Quant aux Vertébrés qui ne sont pas dépigmentés, ce sont des Mammifères certainement entrés depuis peu dans le milieu souterrain.

4. LE DÉTERMINISME DE LA DÉPIGMENTATION ET DE LA RÉGRESSION DE L'ŒIL CHEZ LES ANIMAUX ENDOGÉS ET CAVERNICOLES

Toutes ces observations nous font penser que ce n'est ni la basse température, ni l'atmosphère humide qui provoquent la dépigmentation et l'atrophie de l'œil chez les Coléoptères endogés et cavernicoles. En effet, il s'agit d'une adaptation négative qui frappe tous les animaux, Invertébrés ou Vertébrés, vivant en permanence dans des biotopes totalement privés de radiations lumineuses, et quelles que soient la température et le degré d'humidité du milieu. Au contraire, les animaux vivant dans des biotopes tout à fait comparables au point de vue température et humidité mais éclairés, ne présentent jamais de pareilles adaptations. *Nous en concluons que c'est l'absence de lumière qui doit déclencher les mécanismes amenant la dépigmentation et l'atrophie de l'œil chez les animaux dont toute la vie se déroule dans une obscurité totale.*

Il est probable que l'absence d'excitation lumineuse enregistrée par l'œil, agit sur une ou plusieurs glandes à sécrétion interne, réglant la formation des pigments et le développement de l'œil. Il est possible aussi que les rayons ultra-violet et infrarouges entrent en jeu et qu'il existe, au moins pour ces rayonnements, des organes réceptifs autres que l'œil, les téguments par exemple, ou peut-être chez les Arthropodes certaines soies sensorielles. Il apparaît en tout cas que tous les animaux ne sont pas également sensibles à cette action de l'obscurité et que les mécanismes agissant sur l'œil et sur la pigmentation ne vont pas nécessairement à la même vitesse puisque anophtalmie et dépigmentation ne vont pas toujours de pair.

Selon la plus ou moins grande inertie de l'espèce, l'action est moins ou plus rapide, ce qui expliquerait les différences de degré dans l'adaptation des formes issues d'une même souche.

Chez certains animaux, probablement très peu nombreux, l'absence d'excitation lumineuse enregistrée par l'œil pourrait déclencher immédiatement le mécanisme arrêtant la pigmentation. Ceci expliquerait le fait qu'une écrevisse amputée de ses yeux et maintenue en pleine lumière ne se pigmente plus lorsqu'elle a mué. Dans ce cas, il ne semble pas douteux que la pigmentation ait pour point de départ une excitation oculaire et on sait que l'action se fait par l'intermédiaire d'une glande endocrine.

L'existence de telles glandes n'est connue que depuis peu chez les insectes. Mais on sait que le Protée et le *Typhlomolge* ont une thyroïde extrêmement atrophiée.

En ce qui concerne le ralentissement certain du métabolisme des Troglobies, et, selon toute vraisemblance, des Édaphobies, il est probable que la température et la lumière agissent conjointement et beaucoup plus rapidement que pour la dépigmentation et la réduction de l'œil. Les expériences de L. DEROUET sur *Caecosphaeroma* et *Niphargus*, ont montré que le métabolisme respiratoire de ces Crustacés troglobies est accru par la température seule tandis qu'il est faiblement accru par la lumière seule et considérablement accru lorsque la température et la lumière agissent simultanément.

C'est probablement encore l'action de la lumière ou celle des ultraviolets qui, toujours par la voie d'une glande à sécrétion interne, détermine l'apparition de ces formes mélanisantes chez les Coléoptères des plaines atteignant la zone alpine des montagnes, qu'il s'agisse de formes métalliques ou non (Cicindèles).

C'est sans doute sur l'ïmago exclusivement que l'absence de lumière agit pour déclencher la réduction de l'œil ou de la pigmentation. En effet, un très grand nombre de Coléoptères épigés ont des stades jeunes qui se déroulent totalement à l'abri de la lumière, soit dans le sol, soit dans les végétaux, et tous sans exception sont normalement oculés et pigmentés.

5. LA DÉPIGMENTATION ET LA MICROPHTALMIE CHEZ LES COLÉOPTÈRES GUANOBIES

Une objection que l'on ne manquera pas de nous faire c'est que, selon une opinion généralement admise, les Coléoptères guanobies, bien que vivant à l'obscurité, ne sont ni dépigmentés, ni anophtalmes. Ceci n'est que très partiellement vrai.

Parmi les Coléoptères guanobies, on trouve des espèces qui sont normalement oculées et pigmentées, par exemple *Ceuthosphodrus oblongus* Dej., *Quedius mesomelinus* Marsh. et *Atheta subcavicola* Bris., tous trois hôtes des grottes pyrénéennes. Mais tous trois se trouvent aussi

hors des grottes : *Ceuthosphodrus oblongus* se rencontre çà et là dans les Pyrénées, sous les pierres, en forêt et plus rarement en prairie; *Quedius mesomelinus* se prend en France et en Europe centrale hors des grottes; *Atheta subcavicola* vit sûrement aussi en dehors des grottes car nous l'avons pris en Normandie dans des terriers de lapins en une région où n'existe absolument aucune grotte. D'ailleurs ces deux dernières espèces ont des ailes fonctionnelles et volent. Mais si l'on considère les différentes formes de *Ceuthosphodrus oblongus*, on constate que certaines sous-espèces sont plus ou moins dépigmentées en même temps qu'elles présentent une réduction de l'œil et un allongement des appendices. Telles sont les sous-espèces *latebricola* Fairm. de la Montagne Noire, *Jacquelini* Boield. des Pyrénées-Orientales, *balmae* Del. de l'Hérault, *cebennicus* de l'Aveyron. Toutes ces sous-espèces spéciales à la région la plus chaude et la plus sèche de l'aire de dispersion de l'espèce, sont peut-être les plus anciennes à être entrées sous terre.

D'autres espèces de Sphodridés guanobies présentent des caractères encore bien plus marqués dans le sens des adaptations à la vie cavernicole. Il s'agit en particulier de certains *Laemostenus* du sud-est asiatique (*libanensis* La Br., *Königi* Reitt., etc...); de certains *Antisphodrus* peuplant la région dinarique, les Alpes méridionales, et l'Asie mineure (*cavicola* Schann., *Schreibersi* Küst., *Boldorü* Dod., *Bodemeyeri* Ganglb.); de certains *Ceuthosphodrus* appartenant aux sous-genres *Actenipus* Jeann. et *Ceuthosphodrus* s. st. Beaucoup de ces insectes sont microphthalmes et fortement dépigmentés avec des membres allongés. Mais celui qui montre les adaptations les plus nettes au milieu cavernicole est *Sphodropsis Ghiliani* Schaum. des Alpes occidentales, espèce à la vérité liée au guano de Marmotte et non à celui de Chauve-Souris et que l'on peut aussi bien considérer comme pholéobie que comme guanobie. Quoi qu'il en soit, *S. Ghiliani* a tout à fait un faciès de troglobie avec sa forme élancée, ses pattes et ses antennes très longues, ses yeux petits et plans et ses téguments rougeâtres. D'ailleurs beaucoup de ces Sphodridés qui à l'origine ont dû être tous guanobies, mènent maintenant une vie de véritables troglobies dans des grottes où n'existe pas de guano.

De même *Quedius Weiratheiri* Grid. de la grotte Kuglu à Seydisehir en Anatolie (jadis connue sous le nom de grotte de Fersine) est une espèce voisine de *Quedius mesomelinus*, mais dépigmentée, très brachypère et à yeux extrêmement réduits. Nul doute que cette espèce guanobie ne soit, elle aussi, en train d'acquérir des caractères de troglobie.

Il est donc inexact de dire que les guanobies ne présentent aucune adaptation à la vie cavernicole et il est probablement tout aussi inexact d'affirmer qu'ils ne feront jamais souches de Troglobies.

6. LA DÉPIMENTATION DES SABULICOLES

Quant à la dépigmentation des Coléoptères sabulicoles, dépigmentation qui se manifeste aussi dans d'autres groupes tels que les Der-

maptères et les Isopodes terrestres, nous avons déjà indiqué qu'elle semblait avoir une tout autre cause que celle observée chez les animaux vivant à l'obscurité.

Cette dépigmentation des sabulicoles est un phénomène beaucoup moins général que celle des hypogés. A côté d'espèces dépigmentées en vivent d'autres très pigmentées, toujours noires, parfois appartenant au même genre ou à des genres voisins. Le phénomène est lié au biotope « sable » car il se produit aussi bien sur les plages marines que sur les plages dulcaquicoles ou sur les dunes désertiques. Il nous semble bien impossible d'expliquer cette dépigmentation de certaines espèces sabulicoles par des phénomènes en liaison avec le degré hygrométrique non plus qu'avec la lumière. Nous pensons plutôt qu'il s'agit d'un phénomène très général d'homochromie. La teinte fauve clair (couleur de sable) que prennent la quasi-totalité des Vertébrés vivant dans les déserts sableux (Mammifères, Oiseaux, Reptiles) relève d'un phénomène de même ordre. A noter que chez ces Vertébrés tout comme chez les Invertébrés, les espèces qui ne sont pas couleur de sable sont noires.

7. LE DÉTERMINISME DE L'ALLONGEMENT DES APPENDICES
CHEZ LES COLÉOPTÈRES TROGLOBIES
ET DU RACCOURCISSEMENT CHEZ LES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

Un fait absolument indéniable, c'est que les Coléoptères édaphobies les plus évolués ont des membres et des antennes très courts (*Leptotyphlita*, *Osoriini*, *Mayetia*) tandis que les Coléoptères troglobies les plus évolués ont des pattes et des antennes très allongées (*Aphaenops*, *Antroherpon*, etc...). Lorsque deux espèces voisines de *Duvalius* ou de tout autre genre sont l'une endogée, l'autre cavernicole, la seconde a toujours les appendices plus longs et plus grêles que la première : ce n'est jamais le contraire.

Nous avons déjà indiqué que la seule différence entre le milieu cavernicole et le milieu endogé nous permettant d'expliquer cette différence d'adaptation, était la dimension des espaces libres.

Dans le milieu cavernicole où l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau et où aucun rayonnement lumineux ou ultraviolet ne pénètre, les animaux qui, à l'extérieur, cherchaient un abri sous les pierres pendant le jour, n'ont plus besoin d'aucune protection de cette sorte. Ils peuvent en permanence errer sur des espaces libres : parois, concrétions, nappes d'argile. D'autre part la nourriture est rare, surtout pour les carnivores et les animaux doivent se déplacer beaucoup pour s'alimenter.

Il est bien probable que la vie sur les espaces libres et l'obligation de parcourir de grandes distances pour se nourrir soient les facteurs ayant déterminé l'allongement des appendices.

Chez les Coléoptères édaphobies, les conditions sont diamétralement opposées : espaces très réduits, proies abondantes : Collemboles, Acariens, Nématodes, larves pour les carnivores; myceliums, spores, humus, débris végétaux, racines et radicules pour les saprophages et les phytophages. Il est donc normal que dans ce cas les adaptations soient opposées.

CONCLUSION

Les Coléoptères édaphobies sont des lignées sénescentes.

La dépigmentation et l'anophtalmie des Troglobies que l'on considère habituellement comme déterminées par le milieu froid et humide des grottes nous paraissent au contraire dues au manque de rayonnements lumineux. Diverses constatations militent en ce sens. C'est l'absence de toute excitation lumineuse enregistrée par l'œil qui doit agir sur une glande à sécrétion interne laquelle déclenche la diminution de la pigmentation et la réduction de l'œil. Le ralentissement du métabolisme paraît lié à la fois à l'abaissement de température et à l'absence de lumière.

L'allongement des appendices chez les Troglobies, leur raccourcissement chez les Edaphobies semblent déterminés par la dimension des espaces libres et par la rareté ou l'abondance des proies.

CHAPITRE XI

ACTION DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES SUR LE MILIEU

1. *Action sur le sol* (p. 173). — 2. *Action sur la faune du sol* (p. 173).
— 3. *Action sur les végétaux* (p. 175). — 4. *Conclusion* (p. 175).

I. ACTION SUR LE SOL

L'action des Coléoptères édaphobies sur le sol lui-même, est sans aucun doute pratiquement nulle. Ces insectes sont, à quelques exceptions près, de taille infime et leurs peuplements sont toujours très peu denses, tout au plus quelques individus au décimètre cube, dans les conditions les plus favorables.

On sait l'importance du rôle joué par les Oligochètes pour l'aération du sol, le brassage de la matière organique et sa transformation. Absolument rien d'approchant ne peut être mis au compte des Coléoptères du sol qui pour se déplacer utilisent les galeries, fissures et interstices préexistants, ne creusant qu'à peine avec les très faibles moyens dont ils disposent.

2. ACTION SUR LA FAUNE DU SOL

A l'état adulte, certains Coléoptères se nourrissent plus particulièrement de proies animales vivantes, ce sont les carnivores; d'autres se nourrissent de végétaux, ce sont les phytophages; d'autres enfin consomment de la matière organique en voie de décomposition, ce sont les saprophages; ou du bois, ce sont les xylophages. La nourriture des larves n'a assez souvent aucun rapport avec la nourriture de l'adulte.

Parmi les Coléoptères édaphobies, nous trouvons essentiellement des carnivores qui, probablement, se nourrissent tous de proies vivantes aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Ce sont les *Carabidae*, les *Staphylinidae*, les *Pselaphidae*, les *Scydmenidae*. On trouve aussi quelques phytophages attaquant les racines des plantes : *Curculionidae* et quelques xylophages : *Colydiidae* (1). Les édaphobies saprophages sont probablement les seuls *Bathysciitae* endogés. D'ailleurs dans le sol, l'humus se trouve généralement à l'état colloïdal et entre dans des complexes argilo-humiques. Sous cette forme il ne doit guère être consommable pour des insectes.

Si nous classons les Coléoptères édaphobies d'après leur régime alimentaire, nous obtenons les résultats suivants :

XXXIII. RÉGIME ALIMENTAIRE DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES
DE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE ET DE L'EUROPE OCCIDENTALE

RÉGIME	Nombre d'espèces et de sous-espèces (environ)	Pourcentage
Carnivores	870	82,5 %
Phytophages	44	4 %
Xylophages	57	5,5 %
Saprophages	82	8 %

Les Coléoptères édaphobies sont donc en grande majorité des animaux carnivores qui vivent aux dépens des Nématodes, des Collemboles et des Acariens, lesquels en général pullulent dans le sol.

Aussi l'action des prédateurs n'est certainement pas nulle. Elle concourt à créer un état d'équilibre qui a une action certaine sur la formation et l'évolution des sols. Selon toute vraisemblance, les Coléoptères édaphobies limitent le développement de la microfaune de Nématodes, Collemboles et Acariens édaphiques. Or cette microfaune est déterminante pour l'évolution des sols.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE a signalé sa disparition totale dans le bois des Rièges en Camargue. Cette disparition correspond à un développement exagéré des Cryptogames. En effet, dans le sol de ce bois relict, sous une épaisse couche de litière, on trouve un horizon continu d'environ 1 cm d'épaisseur, formé par du mycélium et des spores de champignons variés. Cette couche a entraîné une véritable asphyxie du sol.

(1) En captivité les *Langelandia* et *Anommatus* creusent le bois pourri mis à leur disposition et semblent bien s'en nourrir.

Tout ce qui touche à l'équilibre de la microfaune du sol peut donc avoir des répercussions sur l'évolution de ce sol et il est indéniable que les Coléoptères édaphobies prédateurs constituent un des éléments de cet équilibre. Il ne faut cependant pas exagérer leur rôle qui doit rester modeste.

3. ACTION SUR LES VÉGÉTAUX

Les Curculionides du sol sont probablement phytophages sous tous leurs états. Mais ces espèces sont peu nombreuses (4 % de la faune du sol) et elles ne sont jamais bien abondantes là où elles vivent. Aussi leur action sur les plantes est certainement très faible. Les dommages causés par ces animaux ne représentent qu'une infime portion de l'ensemble des dommages causés par les larves de Coléoptères vivant dans le sol et s'attaquant aux racines des végétaux (Élatérides, Lamellicornes, Curculionides).

Quant aux xylophages, ils vivent exclusivement aux dépens des racines ligneuses mortes, en voie de décomposition. Leur action sur le milieu est, elle aussi, pratiquement nulle.

Il en va de même en ce qui concerne les *Bathysciitae* saprophages dont la densité dans le sol est toujours très faible.

4. CONCLUSION

L'action des Coléoptères édaphobies sur le milieu est très minime. Elle se manifeste presque exclusivement par le rôle que jouent ces insectes dans l'équilibre de la microfaune du sol. Plus de 80 % des Coléoptères édaphobies sont en effet des prédateurs aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Mais leur densité dans le sol est toujours très faible.

QUATRIÈME PARTIE

BIOGÉOGRAPHIE

CHAPITRE XII

BIOGÉOGRAPHIE DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

1. *Origine et âge des Coléoptères édaphobies. Influence des périodes xérothermiques* (p. 177). — 2. *La pulvérisation des espèces* (p. 179). — 3. *Les répartitions actuelles* (p. 181). A. *Les Entomoculini* (p. 181). - B. *Les Leptotyphlini* (p. 183). - C. *Le genre Mayetia* (p. 186). - D. *Les Osoriitae anophthalmes* (p. 187). - E. *Les Octavius* (p. 189). - F. *Les Phloeocharis du subgen. Scotodytes et les Trogasteropsis* (p. 190). - G. *Typhlocyptus Pandellei et les Cyrtoplectus* (p. 191). - H. *Les Paraleptusa* (p. 191). - I. *Les Cephennium* (p. 192). - J. *Les Leptomastax* (p. 193). - K. *Les Colydiidae édaphobies* (p. 193). - L. *Les Curculionidae édaphobies* (p. 194). - M. *Les groupes édaphobies étudiés par JEAN-NEEL : Reicheia, Trechiini, Anillini, Pselaphidae, Catopidae* (p. 195). — 4. *Conclusions biogéographiques* (p. 196).

I. ORIGINE ET AGE DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES. INFLUENCE DES PÉRIODES XÉROTHERMIQUES

Il est certain que la faune des Coléoptères édaphobies a une origine toute différente de celle des Arthropodes inférieurs habitant le même milieu. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (*Microfaune du sol, des pays tempérés et tropicaux*, 1951, p. 316) écrit à propos du sol : « Le fonds de son peuplement est constitué, en profondeur, par un grand nombre de groupes et de lignées archaïques qui n'ont jamais pu s'évader. Ces lignées ont une vaste répartition et sont fractionnées en espèces qui ne se distinguent que par des caractères subtils et ont conservé leur variabilité ».

Cette conclusion du travail de DELAMARE DEBOUTTEVILLE est certainement valable pour les Collemboles que cet auteur a tout particulièrement étudiés. Elle s'applique aussi très vraisemblablement aux Symphiles, aux Pauropodes, aux Protoures, groupes très archaïques.

Mais elle ne vaut assurément pas pour les Coléoptères : chez ceux-ci, on observe tout au contraire un endémisme souvent poussé au plus haut point, des genres et des espèces extrêmement différenciés dont

l'organe copulateur a souvent subi des ultra-évolutions extraordinaires. Sans doute cette opposition totale avec ce que l'on constate chez les Arthropodes inférieurs, provient-elle du fait que ces derniers n'ont jamais quitté le sol, tandis que les Coléoptères édaphobies actuels sont les descendants, réfugiés dans le sol, d'espèces qui certainement étaient oculées et ailées et vivaient dans le milieu épigé.

Tout indique que ces Coléoptères sont des relictés, aussi bien leur morphologie que leur biogéographie.

Mais cela ne signifie nullement qu'ils soient tous de même âge. Certains, comme les *Mayetia* et les *Leptotyphlitae*, semblent les plus anciens : ce sont ceux qui présentent l'endémisme le plus poussé en même temps que les ultra-évolutions de l'édéage les plus extraordinaires (1). Ils n'ont plus aucun proche parent épigé.

Nous verrons que les vieux édaphobies sont nombreux. Ils ont dû peupler la Mésogéide de la fin du Secondaire. A cette lointaine époque, ils devaient vivre dans la mousse ou dans l'humus des forêts tropicales couvrant ce continent.

Au contraire les plus récents Coléoptères édaphobies ont dû peupler le domaine souterrain après le glaciaire, probablement pendant la période xérothermique qui a suivi les grandes glaciations quaternaires. Cette période xérothermique, qui a laissé ses traces dans les peuplements végétaux, n'a assurément pas été sans agir sur la faune. Or si l'on a étudié l'effet des glaciations sur la faune entomologique, on semble avoir négligé l'effet de la période xérothermique qui a suivi.

Nous savons que les Coléoptères édaphobies s'enfoncent dans le sol l'été en raison de la chaleur et de la sécheresse. C'est même ce tropisme que nous utilisons pour les capturer. Il est logique de penser que des animaux stenhygrobie vivant dans la mousse et l'humus où ils trouvaient une humidité constamment à leur convenance, se soient progressivement enfoncés dans le sol au fur et à mesure que s'installait la période xérothermique post-glaciaire. Cette action du climat ne s'est peut-être produite que sur des organismes déjà plus ou moins engagés vers la vie dans le milieu endogé ou, pour ceux de plus grande taille, vers la vie dans les fissures du sol et les cavernes. Mais à notre avis, cette période xérothermique a été la cause déterminante qui a accéléré, sinon déclenché, le peuplement des milieux endogé et cavernicole par la faune post-glaciaire que nous rencontrons dans ces milieux.

Les géologues ont décelé l'existence au cours des temps géologiques, de glaciations beaucoup plus anciennes que les glaciations quaternaires bien connues. S'il y a eu des glaciations, il y a vraisemblablement eu

(1) Nous avons signalé que l'articulation de l'épaule a totalement disparu chez les *Leptotyphlitae*, fait à notre connaissance unique chez les Coléoptères. Cette disparition est sans aucun doute le résultat d'une très longue évolution souterraine.

aussi des périodes xéothermiques antéquaternaires (sans doute géologiquement plus difficiles à déceler que les glaciations). Il n'est donc pas impossible que les « vieux endogés » comme les « vieux cavernicoles » ne soient entrés dans le milieu où nous les trouvons actuellement, à la faveur de l'une ou de l'autre de ces longues périodes à climat chaud et sec. Ceci expliquerait que l'on trouve des endogés et des cavernicoles d'âge très différent.

2. LA PULVÉRISATION DES ESPÈCES

Le Dr JEANNEL étudiant les Psélaphides muscicoles et humicoles du Congo belge a trouvé chez ces Coléoptères une extraordinaire « pulvérisation » des espèces, en même temps que des ultra-évolutions remarquables. Certaines espèces semblent limitées à une étendue de territoire de quelques ares. C'est là la marque des anciennes lignées, de celles qui semblent avoir épuisé leurs facultés évolutives, des lignées sénescentes.

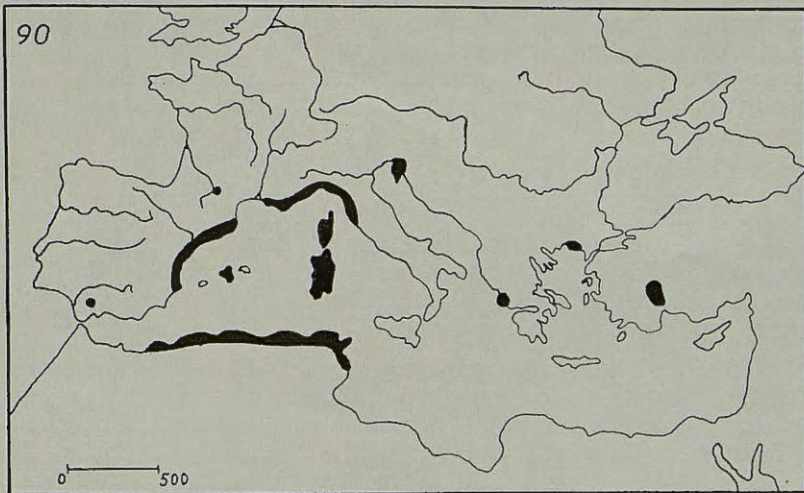


Fig. 90. — Carte de répartition de la tribu *Entomoculini*.

Nous avons trouvé un phénomène tout à fait semblable chez les *Mayetia* (ce qui ne saurait surprendre puisque ce sont des *Pselaphidae*)... et chez les *Leptotyphlitae*, notamment dans la tribu *Entomoculini*. Chez les *Leptotyphlitae* l'édéage présente des ultra-évolutions extraordinaires portant à la fois sur les parties sensorielles de l'organe et sur les pièces copulatrices.

Tous les *Mayetia* et la quasi-totalité des *Leptotyphlitae* non parthéno-génétiques, sont extrêmement localisés. On ne les connaît souvent que d'une seule station ou de quelques-unes distantes tout au plus de quelques kilomètres. La pulvérisation des espèces y est poussée à l'extrême.

Dans une même station on trouve fréquemment plusieurs espèces de *Leptotyphlitae* appartenant presque toujours à des genres différents. Parfois aussi nous avons rencontré deux espèces de *Leptotyphlus* cohabitant : il s'agit alors ou bien d'un *Leptotyphlus* s. st. qui vit avec un *Leptotyphlus* du subg. *Stigmotyphlus* ou du subg. *Hesperotyphlus*, ou bien de deux *Leptotyphlus* s. st. appartenant à deux lignées différentes d'après leur édéage.

Lorsque deux espèces du même genre cohabitent, elles sont toujours très éloignées l'une de l'autre au point de vue génital, même lorsque extérieurement elles se ressemblent beaucoup. Le même phénomène a été observé chez les Coléoptères troglodytes.

Un fait remarquable est que, dans les Pyrénées, on trouve quelques espèces du genre *Leptotyphlus* ayant une aire de répartition s'étendant sur 50 à 100 km de chaîne. *L. pyrenaicus* Coiff. se rencontre du col des Ares, près de Saint-Béat, à Ercé et Riverenert, à l'est de Saint-Girons, localités distantes de 50 km en ligne droite. Nous connaissons de nombreuses stations entre ces points extrêmes. *L. Normandi* Coiff. vit de Foix au col Saint-Louis et aux bains de Carcanières, ces localités étant dans l'Aude près de la limite de l'Ariège à 60 km en ligne droite de Foix. Là aussi nous connaissons des stations intermédiaires. *L. (Hesperotyphlus) exilis* Muls. et Rey. vit dans la vallée de la Têt à Villefranche-de-Conflent (au nord du Canigou), dans la haute vallée du Tech à Prat-de-Mollo (au sud du Canigou); dans la forêt de la Massane, près de Banyuls; et à San Celoni à 40 km au nord-est de Barcelone. Les localités les plus éloignées (Villefranche-de-Conflent et San Celoni) sont distantes de 100 km en ligne droite.

A noter qu'à l'intérieur de l'aire de répartition de ces trois espèces et parfois cohabitant avec l'une d'elles, on en trouve d'autres qui semblent localisées : *L. demeter* Coiff. à La Preste, *L. gracilis* Coiff. à Amélieles-Bains, *L. orpheus* Coiff. au Perthus, *L. anchorifer* Coiff. dans la vallée du Garbet et dans la vallée d'Arbas, *L. subpyrenaicus* Coiff. dans la vallée du Garbet à Aulus et dans la forêt de Lestelas, etc.

Chez les autres Coléoptères édaphobies on ne trouve pas une pulvérisation des espèces comparable à celle des *Mayetia* et de la quasi-totalité des *Leptotyphlitae*.

Les espèces ont en général une aire de répartition s'étendant sur plusieurs dizaines ou rarement sur plusieurs centaines de kilomètres. On est néanmoins obligé de constater que l'endémisme est la règle chez ces insectes.

3. LES RÉPARTITIONS ACTUELLES

A. *Les Entomoculini*. — Le grand genre *Entomoculia* aux multiples espèces est, dans toute la famille, celui où l'endémisme est le plus poussé. Il a dû se détacher très tôt de la souche commune des *Entomoculini*. On le trouve probablement sur tout le pourtour de la zone méditerranéenne occidentale, jusqu'à Sousse ainsi qu'en Corse et en Sardaigne (fig. 91); nous ne l'avons cependant pas rencontré en Espagne au sud de la Catalogne, mais nous n'avons fait dans ces régions que de brèves recherches dans la région de Dénia (une trentaine de lavages de terre ce qui semble indiquer tout de même que les *Entomoculia* manquent sur ce point) et dans la région de Ronda (quelques lavages); bien d'autres contrées restent à prospector dans l'Espagne du sud.

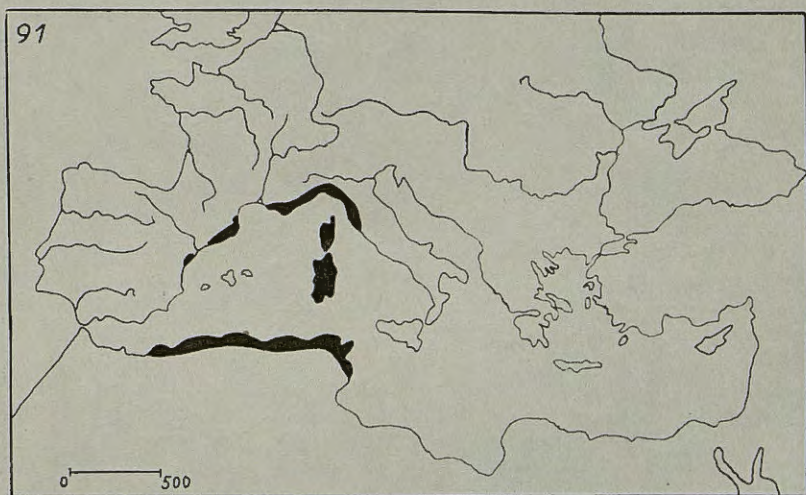


Fig. 91. — Carte de répartition du genre *Entomoculia*.

Les deux sous-genres *Entomoculia* s. st. et *Stenotyphlus* se rencontrent dans toute l'aire de dispersion du genre. Les *Entomoculia* sont strictement cantonnés dans la zone de l'olivier, mais leur aire de répartition semble beaucoup moins étendue que celle de cet arbre. Ils vivent souvent dans les sols chauds et assez secs, spécialement au pied des arbres, tout contre la souche.

Le genre *Paratyphlus* habite toute la région méditerranéenne occidentale de la Tunisie aux Pyrénées. Une espèce vit aux Baléares. Des Pyrénées aux Apennins, il est relayé par le genre voisin *Mesotyphlus* (fig. 92) également représenté en Corse. Les espèces de ces deux genres, tout comme les *Entomoculia*, sont strictement cantonnées dans

la zone de l'olivier et vivent comme les *Entomocnida*, souvent avec eux. Seul *Mesotyphlus regalis* Coiff. que nous avons trouvé dans un parc de la ville de Toulouse s'écarte de la zone de l'olivier. Mais nous avons déjà indiqué que cet insecte n'était sûrement pas en place là où nous l'avons découvert, le parc étant établi sur les anciens remparts de la ville et planté de nombreux arbres introduits.

Le genre *Allotyphlus* dont le type a été décrit de l'île Leuka dans l'archipel des îles Ioniennes, se trouve aussi bien dans les basses régions de Thrace où pousse l'olivier qu'à mille mètres sur le plateau d'Anatolie au rude climat continental (fig. 92). Ce genre est, dans la région méditerranéenne nord-orientale, le vicariant des genres voisins *Paratyphlus* et *Mesotyphlus* de la région méditerranéenne occidentale.

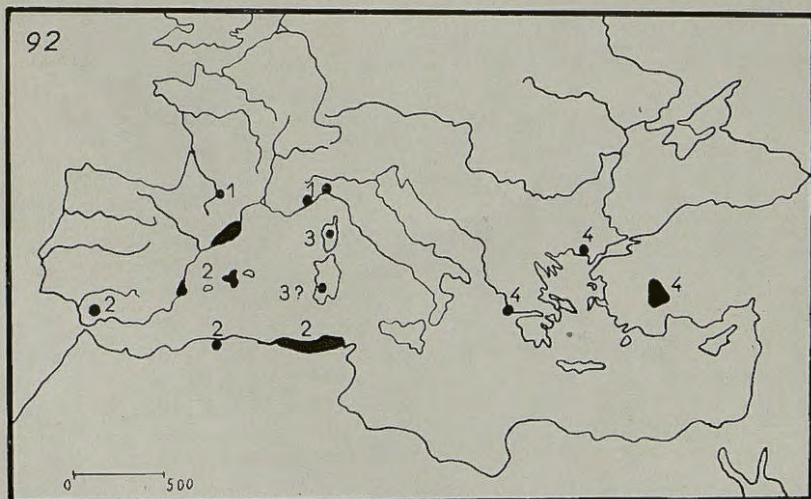


Fig. 92. — Carte de répartition des genres *Mesotyphlus* (1), *Paratyphlus* (2), *Cephalotyphlus* (3) et *Allotyphlus* (4). Le genre *Mesotyphlus* a aussi une espèce en Corse.

Le genre *Cyrtotyphlus* est connu actuellement des Alpes maritimes, de Ligurie, d'Istrie et de Thrace grecque. Ce genre est bien isolé des précédents, notamment par la structure de l'édéage.

Beaucoup plus isolé encore est le genre *Cephalotyphlus* : la structure des palpes maxillaires diffère totalement de celle des autres genres de la tribu. Il ne comporte qu'une seule espèce connue de Corse. D'après PORTA (*Fauna Coleopterorum Italica*, II p. 51), elle se trouverait dans le sud de la Sardaigne. Mais peut-être s'agit-il d'une autre espèce appartenant au même genre ou à un autre genre.

Si l'on considère la répartition d'ensemble des *Entomoculini* (fig. 90), on s'aperçoit que les espèces de cette tribu habitent tout le pourtour de la Méditerranée en dehors des régions désertiques du sud-est où l'on n'a jamais recherché les endogés, et où l'on n'en trouvera probablement jamais. Toutefois nous n'avons pas rencontré ces insectes au Liban où nous avons trouvé des *Leptotyphlini* et des *Osoriini* anophtalmes.

Nous avons, dans des travaux antérieurs, considéré les *Entomoculini* comme d'origine tyrrhénienne. Nos récoltes de *Cyrtotyphlus* en Thrace et d'*Allotyphlus* en Thrace et en Anatolie, nous obligent à changer cette façon de voir. La lignée a dû peupler toute la Mésogéide de la fin du Secondaire.

B. *Leptotyphlini*. — Le grand genre *Leptotyphlus* comparable par le nombre d'espèces au genre *Entomoculia*, a une répartition beaucoup plus vaste (fig. 94).

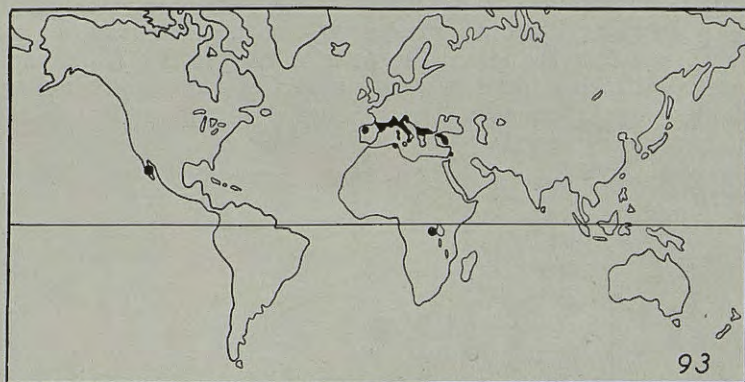


Fig. 93. — Carte de répartition de la tribu *Leptotyphlini* dans le monde.

En effet, les *Leptotyphlus* s. st. sont actuellement connus de la région méditerranéenne nord-occidentale, de la Catalogne à la Toscane, ainsi que de Corse et de Sardaigne. Mais les espèces de ce sous-genre s'écartent notablement de la zone méditerranéenne puisqu'elles atteignent les Pyrénées centrales au moins jusqu'à Bagnères-de-Bigorre, Toulouse, Castres, le sud du Massif Central, Lyon et les Alpes de Bergame (1).

Les *Leptotyphlus* du sous-genre *Hesperotyphlus* ont une répartition latitudinale, ou presque, puisque les trois espèces de ce sous-genre sont connues respectivement du nord du Portugal, des Pyrénées orientales, et du massif du Gennargentu en Sardaigne.

(1) Sans doute trouvera-t-on d'autres *Leptotyphlus* dans les Alpes italiennes lorsqu'on les y cherchera.

Au contraire, les *Leptotyphlus* du sous-genre *Stigmatyphlus* ont une répartition longitudinale. Les espèces de ce groupe habitent d'une part la Provence, les Alpes maritimes et la Ligurie, d'autre part la Corse, la Sardaigne et l'extrême nord de la Tunisie (c'est le seul point d'Afrique du Nord atteint par des insectes de cette tribu).

Le genre *Leptotyphlus* considéré dans son ensemble est donc connu du nord du Portugal à l'Italie et de Lyon à la Tunisie. Il n'atteint l'Afrique du Nord qu'en un point.

Le genre *Epalxotyphlus* avec son unique espèce *E. Lavagnei* Norm. de l'Hérault est probablement le dernier survivant d'une lignée qui s'est différenciée très tôt de la souche des *Leptotyphlini*. Il est très isolé par la structure du segment génital femelle.

Le genre *Kenotyphlus* n'est connu que d'Anatolie alors que le genre *Eotyphlus* groupe quelques espèces du Liban (fig. 94). Sans doute en trouvera-t-on d'autres sur la bordure orientale de la Méditerranée, peut-être jusqu'en Palestine, mais plus probablement dans les monts Amanus, peut-être même au Taurus et à Chypre. La faune endogée n'a jamais été recherchée dans ces régions. Ces genres sont étroitement apparentés aux *Leptotyphlus*. Ils en sont les vicariants dans la région méditerranéenne orientale.

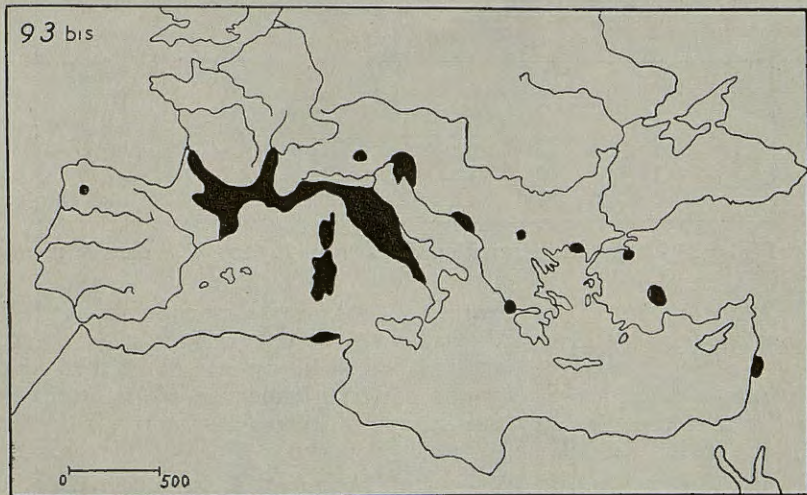


Fig. 93 bis. — Carte de répartition de la tribu *Leptotyphlini* dans la région méditerranéenne.

Très voisin encore est le genre *Afrotyphlus* probablement parthénogénétique, décrit d'Afrique orientale. Tous ces genres ont le second article des palpes maxillaires dilaté beaucoup plus gros que le troisième.

Les quatre derniers genres de la tribu ont au contraire le troisième article des palpes dilaté, aussi gros ou plus gros que le second. Ils appartiennent donc à une lignée toute différente. La structure de leurs palpes est identique à celle de *Cephalotyphlus Revelieri* Saulcy. de Corse qui lui, appartient à la tribu des *Entomoculini*.

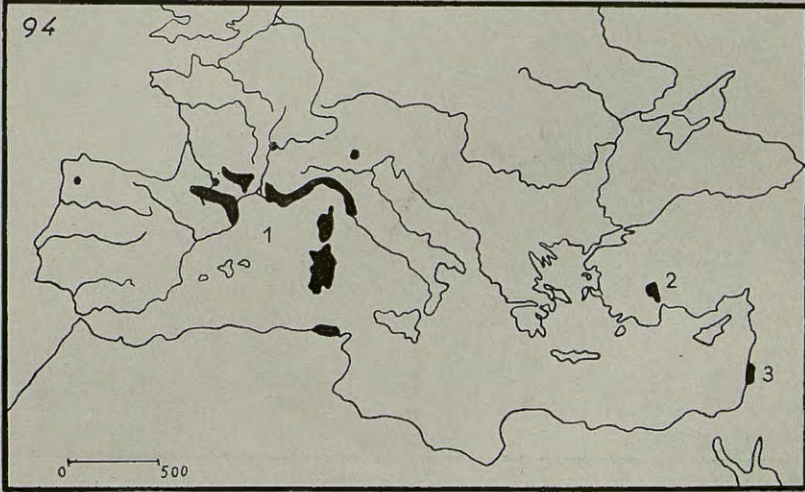


Fig. 94. — Carte de répartition des genres *Leptotyphlus* (1), *Kenotyphlus* (2) et *Eotyphlus* (3).

Les *Megatyphlus* ne comportent que quelques espèces d'Istrie, de Carniole, des Alpes de Bergame et des environs de Nice.

Le genre *Neotyphlus* récemment découvert en Californie est le premier *Leptotyphlita* connu du continent américain. Bien que nous ne connaissions pas le mâle, (1) il nous semble systématiquement voisin du genre *Egeotyphlus* qui n'est connu que par une seule espèce que nous avons découverte en Thrace grecque (fig. 95). Enfin le genre *Gynotyphlus* très voisin du précédent, dont il est peut-être issu, ne compte qu'une seule espèce qui est parthénogénétique. Mais comme il arrive souvent pour les espèces parthénogénétiques, elle a une très vaste répartition allant de Bordeaux à l'Anatolie et de Lyon au sud de l'Italie (fig. 95). Il est à noter cependant que l'espèce semble ne pas franchir les Pyrénées. Elle n'atteint le pied de la chaîne qu'en un seul

(1) Nous avons tout récemment reçu 3 espèces de *Neotyphlus* californiens représentés par de nombreux individus des deux sexes. Ces espèces viennent de localités éloignées les unes des autres ce qui permet de penser que le genre est largement distribué en Californie.

point connu, dans la vallée de l'Ariège, à Luzenac, près Ax-les-Thermes. Nous ne l'avons jamais trouvée en Espagne et elle ne figurait pas dans les récoltes de F. ESPANOL et du D^r ZARIQUEY. Le D^r NORMAND ne l'a pas non plus rencontrée en Afrique du Nord.

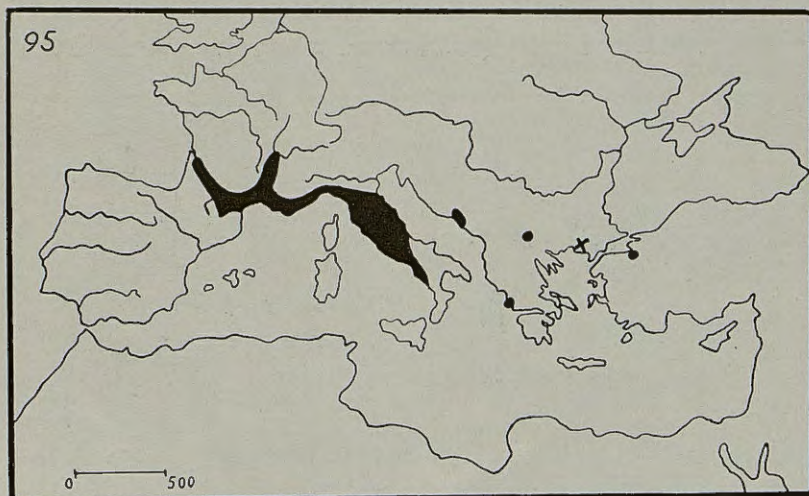


Fig. 95. — Carte de répartition des genres *Gynotyphlus* (en noir) et *Egeotyphlus* (croix).

Si l'on considère la répartition de l'ensemble des *Leptotyphlini* (fig. 93) on voit donc que ces insectes occupent toute la bordure septentrionale de la Méditerranée en s'en écartant notablement puisqu'on les trouve du nord du Portugal au Liban et jusqu'à Bordeaux et Lyon. En Méditerranée centrale, ils occupent une bonne partie de l'Italie péninsulaire, la Corse, la Sardaigne et l'extrême nord de la Tunisie (1). Hors de la région méditerranéenne, la tribu est représentée en Afrique orientale et en Californie. Il semble donc qu'on se trouve en face d'une lignée d'origine gondwanienne orientale, ayant peuplé la Mésogéide montienne et ayant atteint l'Amérique du Nord.

C. Le genre *Mayetia*. — Ce genre a une répartition (fig. 96) qui rappelle beaucoup celle des *Leptotyphlini* dans la région méditerranéenne. Il est connu du nord du Portugal à la Grèce (SCHEERPELTZ, *in litt.*).

(1) Nous avons recherché la faune endogée en Sicile sans trouver aucun *Leptotyphlita*. Mais nos recherches ont été faites en fin juillet, donc à la plus mauvaise époque de l'année en raison de la sécheresse. Il y aurait intérêt à faire de nouvelles tentatives mais tôt au printemps ou en automne. Au Liban, nous avons trouvé au moment des pluies d'automne une intéressante faune endogée.

Comme les *Leptotyphlini* il atteint l'Afrique du Nord dans l'extrême nord de la Tunisie et les régions toutes proches d'Algérie. Comme eux également il semble manquer en Espagne au sud de Barcelone. Nous ne l'avons pas rencontré en Anatolie ni au Liban, mais nous n'avons fait qu'une brève prospection dans ces régions et il n'est pas impossible qu'on le trouve sur le littoral de la mer Noire, contrée que nous n'avons qu'effleurée au voisinage d'Istanbul.



Fig. 96. — Carte de répartition du genre *Mayetia*.

Des *Mayetia* ont été cités de l'Amérique du Nord par le professeur ORLANDO PARK. Plusieurs espèces ont été découvertes dans le nord de la Californie et au sud de l'aire d'extension du glacier Pléistocène.

D. *Les Osoriitae anophthalmes*. — Comme les *Leptotyphlitae* et les *Mayetia*, ces petits *Staphylinidae* sont eux aussi des Édaphobies anciens. Ils groupent un certain nombre de genres dont la répartition rappelle celle des *Leptotyphlini*.

Les *Osoriitae* oculés actuels habitent presque tous la zone intertropicale. Deux ou trois formes atteignent les parties les plus chaudes de la région méditerranéenne orientale. Toutes les espèces vivent dans le bois pourri, l'humus, ou même dans le sol à la façon des *Bledius*.

Nous avons étudié les *Osoriitae* anophthalmes de la région méditerranéenne (*Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 1955, p. 262 à 269) et G. FAGEL a publié à peu près en même temps (*Exploration du parc national de l'Umpemba, Mission de G.F. de Witte*, fascicule 39, *Osoriinae* Bruxelles 1955), une étude sur les *Osoriitae* du Congo belge où des formes anophthalmes existent aussi.

Dans la région méditerranéenne, nous avons indiqué deux phylums (fig. 97) que G. FAGEL a également reconnus dans la faune du Congo belge (laquelle comprend en outre deux autres phylums manquant dans la région méditerranéenne).

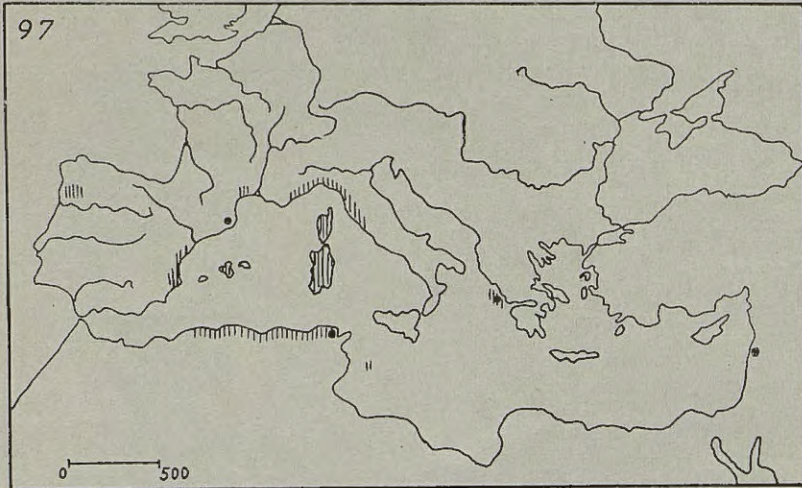


Fig. 97. — Carte de répartition des *Osoriitae* anophtalmes de la région méditerranéenne : lignée de *Cylindropsis* (hachures) et lignée de *Geomitopsis* (cercles noirs).

La première des deux lignées méditerranéennes est celle de *Cylindropsis*. Elle est caractérisée par l'édéage en position primitive dans l'abdomen au repos, par les paramères très courts, en forme de coquille, généralement achètes. Elle comprend les genres *Cylindropsis*, *Bacillopsis*, *Typhlosorius*, *Leptotyphlopsis*, *Oligotyphlopsis* et *Typhloiulopsis* avec au total 12 espèces. Elles sont connues de la région méditerranéenne occidentale, des îles Ioniennes, et du nord du Portugal. La lignée est représentée en Afrique orientale par 6 genres, tous différents de nos genres européens, groupant 16 espèces.

Le second phylum est celui de *Geomitopsis* qui ne comprend que ce genre et le genre *Libanotyphlus*. Il est caractérisé par l'édéage en version à 90°, couché sur le côté droit dans l'abdomen au repos et pourvu de deux longs styles libres armés de soies apicales. Le genre *Geomitopsis* comprend 4 espèces de la région méditerranéenne connues de Catalogne, du nord de la Tunisie et des îles Ioniennes. Le genre *Libanotyphlus* n'a qu'une espèce connue du Liban. En Afrique orientale, la lignée n'est représentée que par une seule espèce appartenant au genre *Geomitopsis*.

Les *Osoriini* édaphobies de la région méditerranéenne apparaissent donc comme étant d'origine Gondwanienne orientale. Ils ont dû peupler la Mésogéide de la fin du Secondaire tout comme les *Leptotyphlini*.

E. *Les Octavius*. — Nous connaissons une vingtaine d'espèces toutes endémiques appartenant à ce genre. Elles se groupent en deux lignées bien distinctes par tout un ensemble de caractères extérieurs : taille, microréticulation, forme du labre, etc...

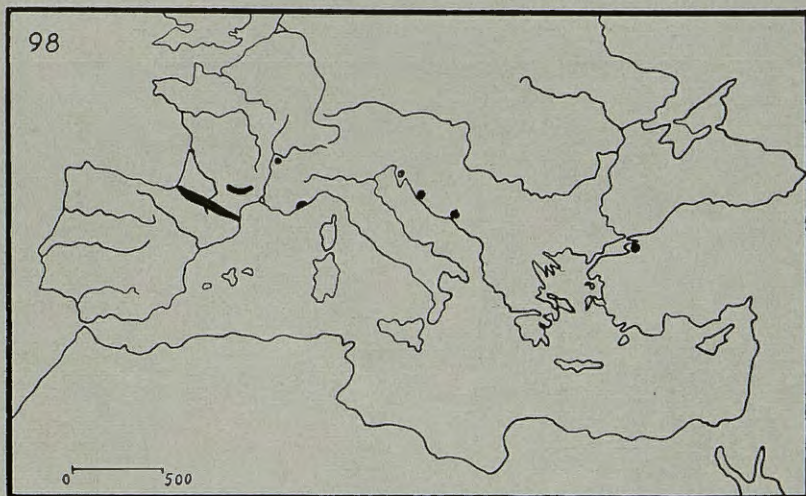


Fig. 98. — Carte de répartition des *Octavius* (section I).

L'une des lignées (section II de notre révision des *Octavius*) groupe des espèces chez lesquelles la taille est toujours plus faible, l'œil totalement absent, l'endémisme plus poussé. L'ensemble de ces caractères nous l'a fait considérer comme plus ancienne dans le milieu endogé que les espèces de l'autre lignée (section I) chez lesquelles la taille est plus forte, l'œil souvent représenté par une tache blanchâtre ou même chez une espèce par un petit groupe d'ommatidies pigmentées (*O. Hervei* Ochs.).

Les formes de notre section II vivent dans la région tyrrhénienne (fig. 98), soit sur les terres de l'ancienne Tyrrhénide, soit sur des terres très voisines. Au contraire, celles de notre section I habitent toute la partie septentrionale de la région méditerranéenne, du pays basque au rivage sud de la mer de Marmara (fig. 99).

Cette répartition nous fait penser que les *Octavius* ont dû peupler la Mésogéide de la fin du Secondaire. Lorsque ce continent s'est disloqué, la lignée isolée sur la Tyrrhénide a dû entrer assez vite dans

le milieu endogé tandis que la lignée égéidienne demeurerait épigée, peut-être muscicole. Après le soulèvement alpin ces espèces partant de l'Égée ont dû peupler les terres nouvelles s'offrant à elles et n'ont dû entrer dans le milieu endogé qu'à une époque relativement récente, probablement pendant la période xérothermique qui a suivi les grandes glaciations du début du quaternaire. Ceci expliquerait entre autre que l'on trouve une espèce (*O. Lichtensteini* Lav.) largement répandue sur toute la lisière sud du massif Central, de la Grésigne à l'Hérault et sur toute la bordure septentrionale des Pyrénées, dans les départements de la haute Garonne et de l'Ariège.

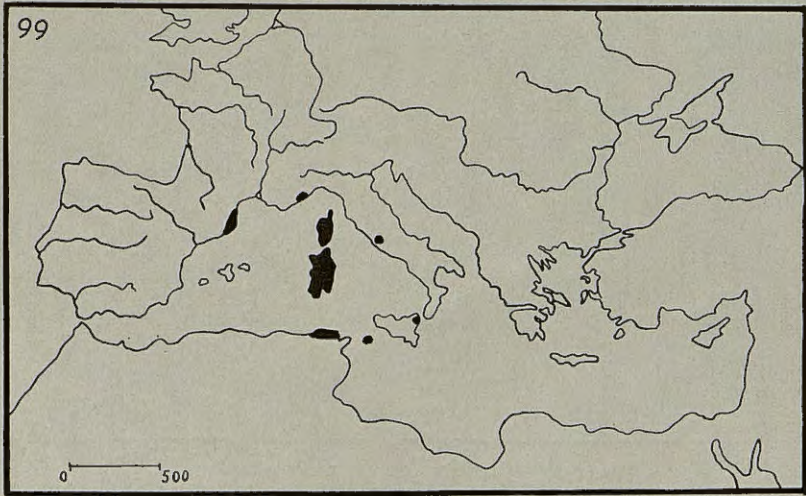


Fig. 99. — Carte de répartition des *Octavius* (section II).

F. *Les Phloeocharis du sous-genre Scotodytes et les Trogasteropsis.* — Si nous rapprochons ces deux lignées systématiquement bien distinctes, c'est parce qu'elles présentent une distribution similaire

Les *Scotodytes* recherchent surtout le sol des entrées de grottes, là où existent des matières ligneuses enterrées. Ils sont essentiellement pyrénéens (11 espèces), mais une espèce atteint les Landes, une autre le sud du massif Central dans la montagne Noire et une vit en Sardaigne (fig. 100). Le genre manque presque sûrement dans les Alpes de Provence et de Ligurie où la faune endogée a été sérieusement recherchée.

Les *Trogasteropsis* sont connus de Catalogne (une espèce) et de Sardaigne (3 espèces).

La répartition de ces deux genres rappelle exactement celle des Diplopodes du genre *Typhloblaniulus* dont toutes les espèces sont des endémiques pyrénéens sauf une qui habite la Sardaigne, et des *Speo-*

nomus qui sont également connus des grottes pyrénéennes et de Sardaigne. Les uns et les autres manquent dans les Alpes méridionales. Il semble que toutes ces lignées soient des relictés de la chaîne pyrénéo-provençale et des chaînes catalanes du Nummulitique et qu'elles aient aussi bien disparu en Provence qu'en Corse.

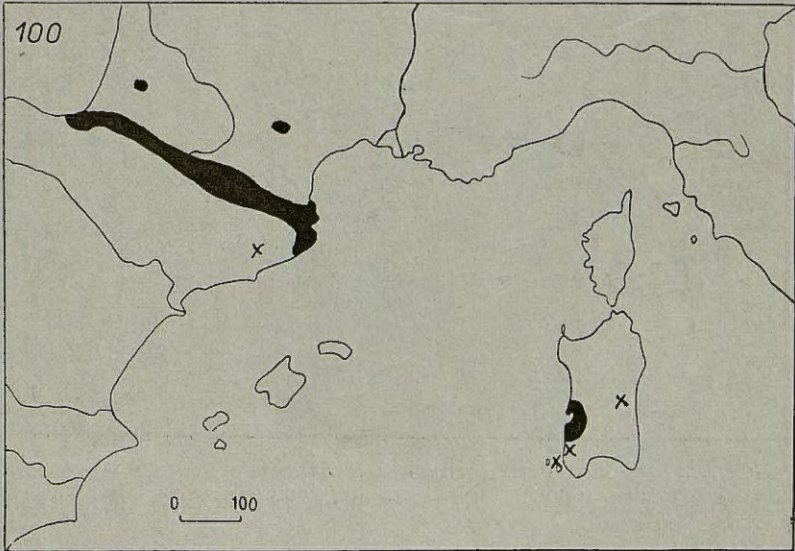


Fig. 100. — Carte de répartition des *Phloeocharis* (subg. *Scotodytes*) (en noir) et des *Trogasteropsis* (croix).

G. *Typhlocyptus Pandellei* et les *Cyrtoplectus*. — *Typhlocyptus Pandellei* est un minuscule *Staphylinidae* connu de la moitié orientale des Pyrénées, de la plaine du Languedoc (région de Toulouse et de Carcassonne), du sud du massif Central, des environs de Paris, des Alpes de Provence, de Ligurie, de Toscane, d'Italie centrale, de Corse, de Sardaigne et de Sicile (fig. 101).

Le genre *Cyrtoplectus* réunit deux espèces, l'une connue de la moitié orientale des Pyrénées, l'autre de Nice. Il a également été signalé des Alpes orientales italiennes et d'Italie méridionale (fig. 101).

Ces deux genres semblent comme les précédents, des relictés de la chaîne pyrénéo-provençale Nummulitique ayant ultérieurement atteint l'Italie péninsulaire.

H. *Les Paraleptusa*. — Ce genre ne groupe que quelques espèces endémiques, presque toutes de haute altitude, connues d'Afrique du Nord, des Pyrénées, des Cévennes, du Vaucluse, des îles Ioniennes et

de Grèce méridionale (fig. 102). Sa répartition rappelle tout à fait celle des *Osoriini* de la lignée des *Cylindropsis*. Sans doute s'agit-il encore d'une lignée mésogéidienne.

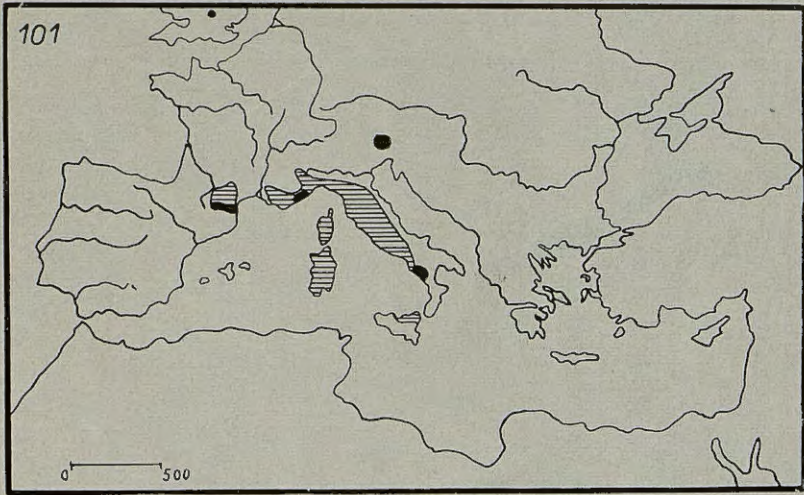


Fig. 101. — Carte de répartition de *Typhlocyptus Pandellei* (en hachures) et des *Cyrtoplectus* (en noir). *Typhlocyptus* a également été trouvé près de Paris.

I. *Les Cephennium*. — D'après Cl. BESUCHET (*in litteris*), le genre *Cephennium* dans son ensemble est réparti dans toute l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Anatolie. Il est représenté dans le milieu endogé par deux espèces inédites de *Cephennium* s. st. que nous avons découvertes dans le Levant espagnol, ainsi que par toutes les espèces des sous-genres *Geodytes* et *Phennicum*.

Les *Geodytes* peuplent l'Espagne septentrionale, la France méridionale, toute l'Italie, du Trentin à la Calabre, l'île d'Elbe, la Corse, la Sardaigne, Majorque et la région d'Oran. Le sous-genre *Geodytes* apparaît donc comme purement tyrrhénien.

Les *Phennicum* habitent toute l'Afrique du Nord, l'Espagne méridionale, les Alpes maritimes, l'Italie centrale, la Sardaigne, la Sicile, la région dinarique, la Grèce, Corfou, Céphalonique, le Caucase et le Liban. Leur répartition est donc tout autre que celle des *Geodytes*. Elle évoque, à quelques variantes près, celle des *Duvalius* s. st., étudiée par JEANNEL. Comme les *Duvalius*, il est probable que les *Phennicum* sont venus de l'Égée méridionale et ont déferlé sur la région méditerranéenne occidentale pendant les régressions du Miocène supérieur. Leur présence dans le milieu endogé serait donc moins ancienne que celle

des *Geodytes* tyrrhéniens. Un fait qui plaide en faveur de cette moindre ancienneté est que tous les *Geodytes* sont anophtalmes tandis que les *Phennecium* comptent un certain nombre d'espèces microophtalmes à côté d'espèces anophtalmes.

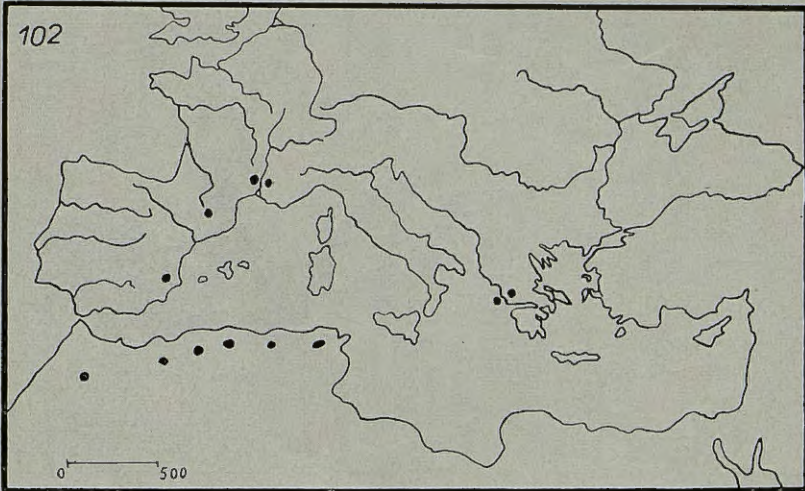


Fig. 102. — Carte de répartition des *Paraleptusa*.

J. *Les Leptomastax*. — Ce genre occupe toute la région méditerranéenne orientale, la région dinarique, l'Italie, la Corse, la Sardaigne, les Alpes maritimes et les Pyrénées Orientales (fig. 103). Le genre semble originaire de l'Égée méridionale. Il a dû se propager sur la chaîne dinarique vers la Tyrrhénide après l'assèchement du sillon transégéen, à la fin du Miocène.

Sa répartition rappelle très exactement celle de *Catopomorphus orientalis* Aubé et des *Nemadeus* étudiés par JEANNEL. Mais il est allé plus loin vers l'ouest que ces espèces, puisqu'il a atteint la Sicile et les Pyrénées Orientales.

K. *Les Colydiidae édaphobies*. — Si le genre *Lyreus* ne comprend qu'une seule espèce de France méridionale, par contre les *Anommatus* et les *Langelandia* sont largement répandus dans la région méditerranéenne d'où ils remontent au moins jusque dans le nord de la France. Les *Anommatus* semblent manquer en Afrique du Nord (1) alors que les *Langelandia* y sont représentés. La partie orientale du bassin méditerranéen est celle qui compte le plus grand nombre d'espèces appartenant à ces deux genres.

(1) Nous en avons récolté une espèce non encore étudiée à Madère.

Les *Abromus* sont connus par quelques espèces d'Espagne et des Pyrénées orientales. Mais le genre est également représenté dans les Alpes maritimes et nous en avons récolté une espèce en Macédoine yougoslave.

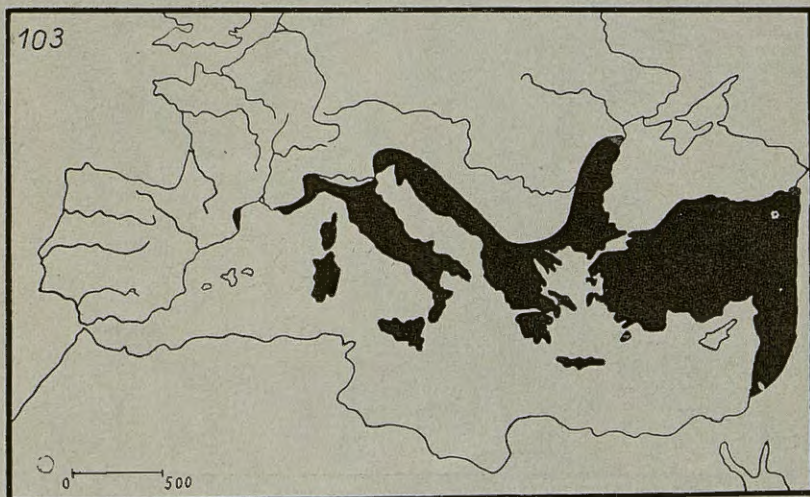


Fig. 103. — Carte de répartition des *Leptomastax*.

Ces répartitions nous font supposer que les *Langelandia* et les *Anommatus* doivent être originaires de l'Égée méridionale comme les *Phennecium* et les *Leptomastax*. Quant aux *Abromus* il est possible qu'ils représentent une lignée tyrrhénienne comme les *Geodytes*.

L. *Les Curculionidae édaphobies*. — Les *Curculionidae* vivant dans le sol ont des répartitions différentes selon les genres :

Les *Troglorrhynchus* habitent toute la région circa-méditerranéenne et le Caucase, ils constituent probablement une lignée mésogéenne ancienne.

Les *Torneuma* habitent la même région mais ils ne sont pas connus du Caucase tandis que quelques espèces atteignent Madère et les Canaries. L'Afrique du Nord est la contrée où le genre est le plus abondamment représenté. Nous pensons qu'il s'agit là d'une lignée mésogéenne ancienne ayant atteint Madère au Nummulitique.

Chez les *Raymondionymus* il semble qu'il y ait une lignée tyrrhénienne groupant les sous-genres *Raymondionymus* s. st., *Derosasius* et *Raymondiiellus* (auxquels on peut ajouter le petit genre voisin *Alaocephala*) dont toutes les espèces habitent la région méditerranéenne

occidentale et une lignée égéidienne groupant les sous-genres *Tarattostichus* et *Ubychia* de la région méditerranéenne orientale. Des *Raymondionimini* très voisins des formes européennes, existent en Californie.

Les *Alaocyba* enfin groupent quelques espèces de Corse, Sardaigne, Pantellaria, Lampedusa et Afrique du Nord orientale. C'est là une répartition qui rappelle celle du Gecko, *Phyllodactylus europaeus* Gené. (qui manque en Afrique du Nord). Peut-être comme pour ce dernier s'agit-il d'une lignée pour laquelle les îles Tyrrhéniennes ont constitué un refuge.

M. *Les groupes édaphobies étudiés par JEANNEL.* — Nous n'insisterons pas sur les groupes de Coléoptères ayant fait l'objet d'études biogéographiques approfondies de la part du Dr JEANNEL, nous les passerons simplement en revue.

D'après cet auteur, les *Reicheia* constituent une lignée tyrrhénienne d'origine sud-africaine.

Les *Trechini* anisotopes (à pièce copulatrice latérale) auxquels appartiennent les genres *Duvaliopsis*, *Chaetoduvalius*, *Geotrechus*, *Speotrechus*, *Nannotrechus*, *Neotrechus*, *Orotrechus* et *Tryphlotrechus* représentés dans le domaine endogé, ont peuplé la Mésogéide ancienne, tandis que les *Trechini* isotopes (à pièce copulatrice ventrale) auxquels appartiennent les genres *Duvalius* et *Anophtalmus*, ont atteint les Égéides au Nummulitique seulement et sont passés de l'Égéide méridionale sur la Tyrrhénide à la fin du Miocène.

Les *Anillini* ont peuplé la Mésogéide et se sont trouvés isolés sur la Tyrrhénide et sur les Égéides donnant des lignées distinctes sur ces divers territoires : lignées de *Microtyphlus*, de *Geocharis* et de *Anillus* sur la Tyrrhénide; lignée de *Winklerites* s. st. sur l'Égéide septentrionale; lignées de *Winklerites* subg. *Caecoparrvus* et *Parvocaecus*, *Corcyranillus*, *Prioniomius* et *Turkamillus* sur l'Égéide méridionale.

Les Psélaphides édaphobies de la sous-tribu *Machaeritina* (G. *Bythinopsis*, *Amaurobythus*, *Eccoptybythus*, *Linderia*, *Lophobythus*, *Anopsibythus*, *Cerathobythus*) sont localisés sur les restes de la Mésogéide. Les Psélaphides de la Tribu *Amauropsini* se groupent en deux lignées distinctes. La première, celle des *Amaurops* (Gen. *Amaurops*, *Bergrothia*, *Zoufalia*, *Pseudamaurops*, *Amaurops*) occupe les restes de l'Égéide méridionale d'où elle a atteint la Sicile. La seconde, celle des *Paramaurops* (Gen. *Paramaurops*, *Tropidamaurops*, et *Amauropidius*) occupe l'Égéide septentrionale et a atteint l'Italie, la Corse et la Provence, des Alpes maritimes au Rhône.

Les *Bathysciitae* dont quelques espèces seulement appartiennent à la faune endogée alors qu'un très grand nombre ont colonisé le milieu cavernicole, constituent eux aussi un grand groupe ayant peuplé la Mésogéide de la fin du Secondaire. Certaines lignées ont évolué sur la Tyrrhénide tandis qu'un beaucoup plus grand nombre évoluaient sur l'Égéide septentrionale.

4. CONCLUSIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

Il serait bien hasardeux de vouloir tirer des conclusions définitives en partant de la répartition des Coléoptères édaphobies telle qu'elle apparaît ci-dessus. Trop de contrées restent inexplorées.

En bien des régions la faune endogée n'a, à notre connaissance, jamais été recherchée par le procédé du lavage de terre, seul susceptible de permettre la capture des très petits Coléoptères du sol tels que les *Leptotyphlitae*, les *Mayetia*, les *Geodytes*, les *Anommatus*, etc... Dans la seule région méditerranéenne cette faune n'a guère été recherchée au Maroc, en Sicile, dans l'extrême sud de l'Italie, dans la péninsule balcanique, le Péloponèse, les îles de la mer Égée, la Crète, Chypre, l'ouest de l'Anatolie, le littoral sud de la mer Noire, la Crimée, le Caucase. Nous sommes convaincu que dans toutes ces contrées on trouvera une riche faune endogée, mais nous ne pouvons évidemment pas deviner ce qu'elle sera. Ce n'est que lorsque ces régions auront été prospectées qu'il sera possible de tirer des conclusions définitives concernant la région méditerranéenne.

Hors de la zone méditerranéenne, nous savons qu'il existe des *Leptotyphlitae* de la tribu *Leptotyphlini* et des *Osoriitae* édaphobies en Afrique orientale, et qu'il y a des *Mayetia*, des *Leptotyphlini* et des *Raymondionymini* dans le sud des États-Unis. Mais quelle est la faune endogée de l'Amérique centrale, des îles Atlantiques et quelle est celle des terres australes ? Autant de questions qu'il faudrait élucider pour pouvoir tirer des conclusions d'ensemble.

En l'état actuel de nos connaissances, il apparaît que la plupart des Coléoptères édaphobies de la région méditerranéenne appartiennent à des phylums extrêmement anciens qui peuplaient la Mésogéide à la fin du Secondaire. Tels sont les *Trechiini* anisotopes, les *Amillini*, *Entomoculini*, *Leptotyphlini*, *Osoriitae*, *Octavius*, *Paraleptusa*, *Mayetia*, *Machaeritina*, *Bathysciitae*, *Cephennium*, *Troglorrhynchus*, *Raymondionymini*. Après les transgressions qui au Lutétien ont coupé la Mésogéide en deux, séparant la Tyrrhénide des Égéides, certaines de ces vieilles lignées ont évolué différemment sur les différents fragments du continent mésogéen, donnant des genres distincts sur la Tyrrhénide et sur les Égéides.

Quelques lignées apparaissent comme ayant peuplé la chaîne pyrénéo-provençale du Nummulitique. Tels sont les *Microtyphlus*, les *Scotodytes*, le *Typhlocyptus Pandellei*, les *Cyrtoplectus*, les *Octavius* de notre section II.

Le genre *Reicheia* a peuplé la Tyrrhénide tandis qu'un certain nombre de lignées semblent venues des Égéides et n'avoir atteint la région tyrrhénienne qu'à la fin du Miocène. Ce sont les *Trechiini* isotopes, les *Octavius* de notre section I, les *Amauropsini*, les *Leptomastax*, les *Langelandia*, les *Anommatus*, les *Torneuma*.

Mais en l'absence quasi-totale de connaissances sur la faune éda-phobie hors de la région méditerranéenne, il est impossible de connaître actuellement l'origine de la plupart de ces lignées. Quelques-unes (*Lepto-typhlini*, *Oseriitae*) semblent d'origine gondwaniennne orientale; toutefois, il convient de réunir des documents avant de pouvoir tirer des conclusions définitives.

CHAPITRE XIII

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La faune endogée des Coléoptères comprend des espèces édaphoxènes, des espèces édaphophiles et des espèces édaphobies. L'étude des Coléoptères édaphobies apparaît extrêmement intéressante.

Ces insectes sont des relictés, les derniers survivants de lignées très anciennes, disparues de la faune épigée. Ils ont pu subsister dans le sol en raison de la constance des conditions de vie dans ce milieu. De très minimes déplacements verticaux permettent à ces insectes sténothermes et stenhygrobie, de trouver les conditions optima qui leur conviennent. Ils semblent incapables d'étendre leur aire de dispersion ou ne l'étendre qu'avec une lenteur extrême : les espèces fixées au sol avant les éruptions du début du quaternaire, n'ont peuplé les nappes volcaniques récentes et les alluvions quaternaires que sur leur extrême bord.

Par contre, tous les insectes édaphobies peuvent être transportés par l'homme à l'occasion de plantations et faire souche.

Dans la région méditerranéenne et en Europe du sud-ouest, ils peuplent essentiellement les sols sur Terra Rossa, les sols bruns forestiers et les rendzines à condition que ces terrains ne se déshydratent pas trop profondément pendant la saison sèche.

La faune des Coléoptères édaphobies est très nettement distincte de celle des Coléoptères humicoles ou muscicoles. Elle diffère aussi profondément, tant par les groupes représentés que par les adaptations, des formes myrmécophiles, termitophiles, ou pholéophiles, même quand celles-ci habitent des fourmilières, termitières ou terriers établis dans le sol.

Les Coléoptères édaphobies sont également très différents des Coléoptères troglobies, autres formes relictés souterraines. Ce ne sont pas les mêmes groupes qui ont peuplé ces deux milieux voisins. Dans

la région méditerranéenne les Coléoptères cavernicoles sont surtout des Carabiques de la tribu *Trechiini* et des *Bathysciitae* alors que les Coléoptères endogés sont surtout des Carabiques de la tribu *Anillini*, des *Staphylinidae* (*Leptotyphlitae* et *Osoriitae*), des *Pselaphidae* (*Mayetia*, *Amauropsini*), des *Colydiidae* (*Anommatus*, *Langelandia*). Les Coléoptères édaphobies et troglobies présentent un mélange de caractères archaïques et d'ultra-évolutions. Mais dans les deux groupes, ce ne sont pas les mêmes organes qui sont restés archaïques ou qui ont évolué.

Les plus remarquables ultra-évolutions chez les Coléoptères édaphobies sont celles de l'édéage des *Leptotyphlitae*. En même temps chez ces insectes, le méso et le métathorax sont très distincts l'un de l'autre, ce qui est un caractère très archaïque. En outre, ils nous montrent une disparition totale de l'articulation scapulaire : l'élytre est largement soudée à sa base au mésothorax ce qui est un caractère probablement unique chez les Coléoptères.

Les mandibules chez les *Leptotyphlitae*, et plus encore chez les *Osoriitae* anophtalmes, présentent une série de caractères larvaires qui apportent d'intéressantes précisions sur la structure de cet organe chez les Coléoptères (existence d'une lacinia mandibulaire, lignes de suture, partie apicale néogénétique).

La structure des segments génitaux femelle dans les différents genres de *Leptotyphlitae* montre un déplacement du pore génital qui se porte de la membrane intersegmentaire sternale entre les urites VIII et IX, au sommet de l'urite IX (segment génital femelle).

L'étude de la dépigmentation et de l'anophtalmie chez les Coléoptères édaphobies et chez les espèces habitant d'autres milieux nous amène à penser que ces modifications sont dues à la vie dans l'obscurité et non à la vie dans des milieux froids et humides, ainsi qu'on l'admet ordinairement.

Les Coléoptères édaphobies présentent fréquemment des cas de spanandrie, un cas certain de parthénogénèse (*Gynotyphlus*) et plusieurs cas probables (*Afrotyphlus*, *Anommatus*).

Cette faune édaphobie est par ailleurs caractérisée par un endémisme poussé au plus haut point. On constate une extraordinaire pulvérisation des espèces, ce qui indique, tout comme les ultra-évolutions, qu'on se trouve en présence de lignées extrêmement anciennes semblant avoir atteint le terme ultime de leur évolution et probablement vouées à une disparition prochaine (« prochaine » du point de vue de la durée de l'Évolution).

Les Coléoptères édaphobies apparaissent comme beaucoup plus anciens que la plupart des cavernicoles. Ils sont sûrement infiniment plus nombreux, plus variés et plus largement répartis que ces derniers.

A côté des « fossiles vivants des cavernes », ils constituent les « fossiles vivants du sol ».

L'étude que nous en avons fait a montré tout l'intérêt de cette faune. Mais nous n'avons nullement épuisé le sujet, le champ de recherches dépassant considérablement les possibilités d'un seul individu. D'innombrables espèces restent à découvrir, la biogéographie n'a pu être qu'effleurée, et bien des points touchant l'écologie, la biologie, la morphologie et l'évolution de ces insectes restent à préciser.

Si nous avons pu attirer l'attention sur cette faune extrêmement remarquable et si des chercheurs que nous souhaitons très nombreux, veulent bien s'y intéresser, notre but aura été atteint.

*Laboratoire Souterrain du C.N.R.S., Moulis.
Laboratoire de Zoologie de la Faculté des
Sciences de Toulouse.*

BIBLIOGRAPHIE

S'il fallait inventorier tous les ouvrages et tous les mémoires qui de près ou de loin touchent à l'écologie de la faune du sol ou des milieux voisins (humus, litière, milieu cavernicole), à la pédologie, à la physiologie des Arthropodes, à la biogéographie, c'est tout un ouvrage qu'il y aurait à composer et cet ouvrage comporterait probablement plusieurs tomes. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué au début de ce travail, la quasi-totalité des études concernant la faune dite « du sol » se rapportent en fait aux Collemboles, aux Nématodes, aux Acariens ou aux Protistes de l'humus et de la litière.

Aussi nous ne citerons dans la liste ci-dessous qu'un certain nombre de travaux qui sont soit des ouvrages de base auxquels nous nous sommes reporté au cours de nos recherches, soit des mémoires parmi les plus importants se rapportant spécialement aux Coléoptères du sol (et non de l'humus) ou en rapport avec tel ou tel point particulier que nous avons abordé au cours de notre travail.

- AGAFONOFF (V.), 1936. — Les sols de France au point de vue écologique. *Dunod, Paris.*
- ANGELIER (E.), — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. et génér.*, 90-2, p. 37-161.
- AUBERTOT (M.), 1943. — Procédés de capture de la microfaune terricole. *Rev. des Sc. nat. d'Auvergne*, IX, p. 5-10.
- BACKER (S. de), 1950. — Technique d'étude des microclimats en écologie terrestre. *Colloque intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 297-307.
- BERLESE (A.), 1905. — Apparecchio per raccogliere presto e in gran numero piccolo Artropodi. *Redia* II, p. 85-89.
- BODENHEIMER (F.-S.), 1955. — Précis d'écologie animale (traduction de J. THÉODORIDÈS). *Payot, Paris* 1955, 315 p.

- BONET (F.), 1929. — Un nuevo aparato para la recoleccion de Microartropodos. *Conf. y Res. Soc. Esp. Hist. nat.*, 4, p. 91.
- BRAZIER (C.-E.) et EBLÉ (L.), 1938. — Sur la distribution verticale de la température dans les couches superficielles du sol. *Comptes rendus Congr. Soc. Sav.*, LXXI, p. 73-74.
- BUTSCHEK (E.), 1950. — La microfaune des sols alpins de champs et de prairies. *Colloque intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 255-257.
- CHAPPUIS (P.-A.), 1950. — La récolte de la faune souterraine. *Notes Biospéologiques*, V, p. 7-35.
- CHAUVIN (R.), 1948. — De la méthode en écologie entomologique. *Rev. Sciences*, 86, p. 627-633.
- CHAUVIN (R.), 1950. — Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvement en écologie entomologique. *Coll. intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 313-323.
- CHAUVIN (R.), 1950. — Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvements en écologie entomologique. *Année Biol.*, 27, p. 313-323.
- CHAUVIN (R.), 1956. — Réflexions sur l'écologie entomologique. *Rev. Zool. agricole*, 55, 4-6 et 7-9, p. 38-57 et 86-100.
- COIFFAIT (H.), 1951. — Note sur les premiers états de *Geotrechus orpheus* subsp. *consorranus* et sur la biologie larvaire de ce Coléoptère. *Vie et Milieu*, II, 4, p. 461-469.
- COIFFAIT (H.), 1952. — Les *Pterostichus (Lianoe)* endogés des Pyrénées françaises. *Rev. Fr. d'Ent.*, XIX, 4, p. 214-217.
- COIFFAIT (H.), 1954. — Un nouveau *Domene* cavernicole du sud de l'Espagne, indice paléogéographique. *Notes Biospéologiques*, IX, p. 17-20.
- COIFFAIT (H.), 1954. — Contribution à la faune cavernicole et endogée du Liban. *Notes et mémoires sur le Moyen Orient*, V, p. 141-162.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Mission H. COIFFAIT au Liban : Coléoptères cavernicoles et endogés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 91-4; *Biospeologica*, 75, p. 423-436.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Biogéographie des Coléoptères topobies : Les *Leptotyphlitae (Staphylinidae)* et les *Mayetia (Pselaphidae)*. *Comptes rendus Soc. de Biogéogr.* 1955, n° 275, p. 3-6.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Contribution à la connaissance des *Osoriini* anophtalmes (Col. *Staphylinidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 4, p. 262-269.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Nouveaux *Mayetia* de France et d'Italie (Col. *Pselaphidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 4, p. 257-261.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Diagnoses préliminaires de nouveaux *Leptotyphlitae* (Col. *Staphylinidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 1, p. 66-72.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Révision des *Mayetia* Mulsant et Rey (Col. *Pselaphidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 1, p. 9-31.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Chassez l'endogé. *L'Entomologiste*, XI, 5-6, p. 113-118.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Les Fossiles vivants du sol. *Notes Biospéologiques*, X, p. 149-159.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Deux nouveaux *Phloeocharis* anophtalmes de la région pyrénéenne. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, 90, p. 191-194.
- COIFFAIT (H.), 1955. — Une remarquable relique des Pyrénées centrales. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 60, 6, p. 82-84.
- COIFFAIT (H.), 1956. — Note sur les *Anillini*. Faune de la Turquie et de la France. *Rev. Fr. d'Ent.*, XXIII, 2, p. 77-83.

- COIFFAIT (H.), 1956. — Deux lignées sénescences de Coléoptères euédaphiques. *Vie et Milieu*, VII, 3, p. 400-404.
- COIFFAIT (H.), 1957. — Diagnoses préliminaires de nouveaux *Leptotyphlita*. 2^e note (Col. *Staphylinidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXIV, 1, p. 60-81.
- COIFFAIT (H.). — Révision des *Octavius* (Col. *Staphylinidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XXV, 2, p. 77-98.
- COIFFAIT (H.). — Les *Phloeocharis* anophtalmes (sub. gen. *Scotodytes*) Col. *Staphylinidae* *Rev. Fr. d'Ent.*, XXIV, 3, p. 232-243.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Actualités scientifiques et industrielles*, 360 p.
- DEMOLON (A.), 1931. — La dynamique du sol. *Dunod, Paris*, 495 p.
- DEROUET (L.), 1953. — Étude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. *Notes Biospéologiques*, VIII, p. 103-109.
- DOWDY (W.W.), 1944. — The influence of temperature on vertical migration of Invertebrates inhabiting different soil types. *Ecology*, XXV, 4, p. 449-460.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1952. — Pédologie. *Centre de documentation universitaire. Paris*, 171 p.
- DUCHÉ (J.), 1950. — La biologie des sols. *Presses Univ. de Fr. Paris*. Collection « Que sais-je ? », 128 p.
- EDNEY (E.B.), 1957. — The water relations of terrestrial Arthropods. *Cambridge Univ. press.*, 109 p.
- FAGE (L.), 1931. — *Araneae* cinquième série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. *Arch. Zool. expér. et génér.*, 71-2. *Biospeologica* LV, p. 99-291.
- FAGEL (G.), 1954. — Un nouveau genre de *Leptotyphlinae* de l'Afrique noire. *Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belge*, XXX, p. 1-6.
- FALCOZ (L.), 1914. — Faune des microcavernes et des nids. *Thèse Lyon*.
- FISHER (R.A.), 1947. — Les méthodes statiques adaptées à la recherche scientifique. *Presses Univ. Fr. Paris*, 325 p.
- FRANZ (H.), 1950. — État de nos connaissances sur la microfaune du sol. *Colloque intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 241-252.
- FRANZ (H.), 1950. — Bodenzologie als grundlage der Bodenpflege. *Akad. Verlag. Berlin*, 316 p.
- FROLOW (V.), 1950. — Mesure du microclimat et des micromilieus. *Colloque intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 309-311.
- FURON (R.), 1941. — La Paléogéographie. *Payot Paris*, 530 p., 16 pl.
- FURON (R.), 1951. — Les grandes lignes de la Paléogéographie de la Berbérie et du Sahara; leur sens biogéographique. *Comptes rendus de la Soc. de Biogéogr.*, 28, p. 46-48.
- GINET (R.), 1955. — Études sur la biologie d'Amphipodes Trogllobies du genre *Niphargus*. *Bull. Soc. Zool. de France*, 80, 5-6, p. 332-349.
- GRASSÉ (P.), 1949. — Traité de Zoologie. IX. Coléoptéroïdes, par R. JEANNEL et R. PAULIAN. *Masson, Paris*, p. 771 à 1 077.
- JAHN (E.), 1950. — Recherche sur la microfaune des sables mouvants du Marchfeld. *Colloque intern. du C.N.R.S. sur l'écologie*, p. 253-254.
- JEANNEL (R.), 1911. — Révision des *Bathysciinae*, 639 p., 21 pl. *Arch. Zool. expér. et génér.*, 47-1. *Biospeologica*, XIX.
- JEANNEL (R.), 1922. — *Silphidae Leptininae*. Morphologie comparée du *Leptinus testaceus* Müll. et du *Platypstylus castoris* Rits. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 60. *Biospeologica*, XLV, p. 557-592.

- JEANNEL (R.), 1924. — Monographie des *Bathysciinae*, 436 p. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 63, 1. *Biospéologica* L.
- JEANNEL (R.), 1926. — Faune cavernicole de la France. *Lechevalier Paris*, 334 p.
- JEANNEL (R.), 1926-1930. — Monographie des *Trechinae*, 1802 p. *L'Abeille*, XXXII à XXXIV.
- JEANNEL (R.), 1936. — Monographie des Catopides, 433 p. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* 1.
- JEANNEL (R.), 1937. — Les Bembidiides endogés. Monographie d'une lignée gondwanienne. *Rev. Fr. d'Ent.*, III, p. 241-396.
- JEANNEL (R.), 1941-42. Coléoptères Carabiques. *Faune de France*, 39 et 40, *P. Lechevalier*, 2 vol., 1 173 p.
- JEANNEL (R.), 1942. — La Genèse des faunes terrestres. *Presses Univ. de France. Paris*, 544 p., 8 pl.
- JEANNEL (R.), 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. *Galimard, Paris*. 321 p., 12 pl.
- JEANNEL (R.), 1945. — Faune des terriers de Rats-Taupes, 213 p. *Mission scientifique de l'Omo*, IV, 57.
- JEANNEL (R.), 1947. — Le peuplement des Pyrénées. *Rev. Fr. d'Ent.*, XIV, 1, p. 53-104.
- JEANNEL (R.), 1948. — Révision des *Amaurops* et genres voisins (Col. *Pselaphidae*). *Rev. Fr. d'Ent.*, XV, p. 1-19.
- JEANNEL (R.), 1950. — Faune de France 53. Coléoptères Pselaphides. *Lechevalier, Paris*, 421 p.
- JEANNEL (R.), 1953. — Un Pterostichide cavernicole de Turquie et remarques sur la systématique des *Tapinopterus* et genres voisins. *Notes Biospéologiques*, VIII, 1, p. 9-16.
- JEANNEL (R.), 1954. — Anophtalmie et cécité chez les Coléoptères souterrains, *Notes Biospéologiques*, IX, 2, p. 89-95.
- JEANNEL (R.), 1954. — Les antennes pauciariculées des Coléoptères. *Rev. Fr. d'Ent.*, XXI, 4, p. 233-248.
- JEANNEL (R.), 1955. — L'édeage. *Publications du Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, 16, p. 1 à 155.
- JEANNEL (R.), 1956. — Les Pselaphides de l'Afrique du Nord. *Mém. du Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, XIV, 1, p. 1 à 233.
- JEANNEL (R.) et COIFFAIT (H.), 1955. — Les *Mayetia* M. et R. sont des Pselaphides. *Rev. Fr. d'Ent.*, XXII, 1, p. 5-8.
- JEANNEL (R.) et LELEUP (N.), 1952. — L'évolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kivu. *Notes Biospéologiques*, VII, p. 7-13.
- KACHKAROV (D.N.) et KOROVINE (E.P.), 1942. — La vie dans les déserts (édition française par Th. MONOD). *Payot, Paris*, 361 p.
- KÜHNELT (W.), 1950. — Bodenbiologie. *Verlag Herold Wien.*, 368 p.
- LELEUP (N.), 1947. — Contribution à l'étude des Arthropodes nidicoles et cavernicoles. *Bull. Ann. Soc. ent. belg.*, 83.
- LEPESME (P.), 1942. — Révision des *Rhachomyces* paléarctiques (*Laboulbeniaceae*). *Bull. Soc. mycol. Fr.*, LVIII, p. 57-80, 5 pl.
- MARGULIS (H.), 1956. — Les théories pédologiques et agronomiques de l'Académicien WILLIAMS. *Ann. de l'École Nat. sup. Agronomique*, IV, 1, p. 1-125.
- MIHELICIC (F.), 1952. — *Anales de Edafol. y Fisiol. veget.*, XI, 4 et 6, p. 407-446 et 651-680.

- MIHELICIC (F.), 1953. — Importancia de los animales del suelo para la edafología. *Anales de Edafol. y Fisiol. veget.*, XII, 9-10, p. 797-806.
- MIHELICIC (F.), 1953. — Nematodos de los suelos de humus. *Anales de Edafol. y Fisiol. veget.*, XII, 11, p. 879-905.
- OBATON (F.), 1937. — Variation de la teneur en eau de la couche arable au cours de l'année. *Comptes rendus Congr. Soc. Sav. Section Science*, 38, p. 189-191.
- PARK (O.), 1953. — Discrimination of genera of Pselaphid Beetles of the United States. *Bull. Chicago Acad. of Sciences*, 9-16, p. 299-331.
- PAULIAN (R.), 1941. — Les premiers états des *Staphyloidea*. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 15, 361 p.
- PAULIAN (R.), 1943. — Les Coléoptères. *Payot, Paris*, 396 p.
- RACOVITZA (G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch. Zool. expér. et génér.*, 6. *Biospeologica*, I, p. 371-488.
- ROBINSON (G.W.), 1951. — Soils. *Libr. Th. Murby. Londres*, 573 p.
- VANDEL (A.), 1948. — La faune isopodique française (Oniscoïdes ou Isopodes terrestres). Sa répartition, ses origines et son histoire). *Rev. Fr. d'Ent.*, XV (supp.), p. 101-139.
- VANDEL (A.), 1948. — L'Homme et l'Évolution. *Gallimard, Paris*, 201 p.
- WASMANN (E.), 1894. — Kritische Verzeichniss der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. *Berlin*, 231 p.

CLAUDE DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Microfaune du sol des pays tempérés
et tropicaux. 36 NF

JOURNÉES D'ÉTUDES DU LABORATOIRE ARAGO. Mai 1951
Océanographie méditerranéenne 18 NF

Résultats des campagnes du *Pr. Lacaze-Duthiers*

I. Algérie 1952..... 15 NF

II. Algérie 1952 et Baléares 1953-1954 21 NF

JEAN THÉODORIDÈS

Contribution à l'étude des parasites
et phorétiques de Coléoptères terrestres. 24 NF

PETER AX

Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral
méditerranéen de la France méridionale. Épuisé

Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées orientales.

I. H. NOUVEL et H. RIBAUT
Hyménoptères vespiformes des environs
de Banyuls-sur-Mer..... 3 NF

II. G. REMAUDIÈRE. Aphidoidea..... 6 NF

III. JACQUES AUBER. Névroptéroïdes 3 NF

IV. P. AGUESSE. Odonates 3 NF

Faune marine des Pyrénées orientales.

I. K. WIRZ. Céphalopodes.
R.-P. DOLLFUS. Parasites de Céphalopodes 6 NF

II. G. CHERBONNIER. Echinodermes 6 NF

III. K. WIRZ-MANGOLD et U. WYSS
Opisthobranches 6 NF

HENRI COIFFAIT

Les Coléoptères du sol..... 18 NF

CLAUDE DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Biologie des eaux souterraines littorales
et continentales..... 60 NF

E. ANGELIER

Hydrobiologie de la Corse 18 NF

