Recherches sur la génétique des Carabes (Chrysocarabus et Chaetocarabus)

Cl. Puissegur

▶ **To cite this version:**

Cl. Puissegur. Recherches sur la génétique des Carabes (Chrysocarabus et Chaetocarabus). 289p, 1964. hal-03330709

HAL Id: hal-03330709
https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03330709

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.

CLÉMENT PUISSÉGUR

Recherches sur la génétique des Carabes

(*CHRYSOCARABUS* ET *CHAETOCARABUS*)

Supplément nº 18 à « Vie et Milieu »

LABORATOIRE ARAGO
BANYULS-SUR-MER
1964

MASSON & Cie
PARIS

PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces *Suppléments*, publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de *Vie et Milieu*.

N° 1. — C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.

N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Labotoire Arago, 1-298, 1952.

N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors-texte, 1954, épuisé.

N° 4. J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 1955.

N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étang côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.

N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors-texte, 1957.

N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.

N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.

N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines et continentales, 1-740, 254 figures, 1 carte hors-texte, 1960.

N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.

N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les éponges siliceuses, 1-82, 20 figures, 1961.

N° 12. — P. ILLG et P. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figures, 1961.

N° 13. — K. MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane, 1-285, 6 figures, 4 pls, 2 cartes h.t., 1963.

N° 14. — J. TRAVÉ. — Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles, 1-267, 58 figures, 1963.

N° 15. — J. RENAUD-DEBYSER. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas, 1-157, 72 figures, 6 pls, 1963.

N° 16. — R. FENAUX. — Écologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens, 1-142, 58 figs., 1963.

Les suppléments à *Vie et Milieu* sont en vente à la librairie Masson et C^ie^, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6^e^).

ERRATUM

p. 17, ligne 5, lire : » *Chrysocarabus* « et non » *Chrycarabus* ».

p. 19, ligne 5, lire : « *punctatoauratus* » et non « *punctatoroauratus* ».
ligne 30, lire : « *subsp* » et non « *Subsp* ».

p. 20, ligne 29, lire : « granuleux; » et non « granuleuxs ».
ligne 30, lire : « régions » et non « région; ».

p. 21, ligne 30, lire : « très » et non « rès ».
ligne 31, lire : « fig » et non « tfig ».

p. 34, ligne 11, lire : « *lineatus* » et non « *Lineatus* ».

p. 51, ligne 29, lire : « Carpathes » et non « Carpath s ».

p. 62, fig. 6 : l'individu F2l de gauche est une ♀.

p. 74, ligne 13, lire : « intermédiaire entre » et non « intermédiair eentre ».

p. 94, ligne 11, supprimer la virgule après « exemples ».
ligne 12, lire : « cohabitation » et non « cohabitations ».

p. 114, ligne 19, lire : « de la ♀ A 139 » et non « du ♂ ».
ligne 19, lire : « près » et non « pres ».
ligne 20, lire : « ♀ A 138 » et non « ♀ ».

p. 122 bis, tabl. 14, 16e case verticale, lire : « rapportées (%) à *splendens* » et non « en % ».

p. 140, ligne 20, lire : « caractéristique » et non « caractéristiques ».

p. 141, ligne 5, lire : « ♀ » et non « ♂ ».
ligne 6, lire : « ♂ » et non « ♀ ».
ligne 7, lire : « la ♀ » et non « le ♂ ».
ligne 8, lire : « dépourvue » et non « dépourvu ».
ligne 9, lire : « le ♂ » et non « la ♀ ».

p. 193, légende, ligne 6, lire : « ♀ l1 » et non « ♀ 11 ».
ligne 6, lire : « ♀ l2 » et non « ♀ 12 ».

p. 197, ligne 7, lire : « *bonneti :* » et non « *bonneti :* ».

p. 203, légende, ligne 2, lire : « Col St-Benoît » et non « Col-St Benoit ».

p. 204 ter, tabl. 36, 4e case de droite, lire : « faible de *s* » et non « très faible de *s* ».

p. 205, ligne 22, ajouter un point-virgule après « eux) ».

p. 207, ligne 7, lire : « qu'à ses » et non « qu'aux ».
ligne 8, lire : « les F1 » et non « les ♀♀ F1 ».

p. 208, ligne 41, lire : « global » et non « globla ».

p. 210, ligne 13, supprimer le point après « elles... ».

p. 213, ligne 4, lire : « **Transfert de l'impulsion sexuelle...** » et non « * *Transfert du sens spécifique...* ».
ligne 5, lire : « l'impulsion sexuelle » et non « le sens spécifique ».
ligne 6, lire : « elle en arrive » et non « il en arrive ».

p. 221, ligne 30, lire : « *barthei*) » et non « *bartheis* ».
ligne 31, lire : « *rutilans* » et non « *rutilan* ».

p. 226, ligne 1, lire : « interspécifiques » et non « interspécifiques : ».
ligne 21, lire : « dès » et non « dés ».

p. 230 bis, tabl. 38, 2e case en haut à gauche, lire : « *Chrysocarabus* × *Chrysocarabus* » et non « *Chrysocarabus* × *Chrysotribax* ».

Recherches sur la génétique des Carabes

(CHRYSOCARABUS ET *CHAETOCARABUS)*

Recherches sur la génétique des Carabes

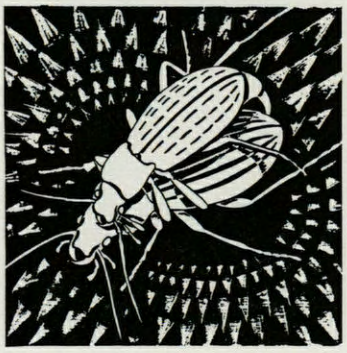
(CHRYSOCARABUS ET CARABOCARABUS)

CLÉMENT PUISSÉGUR

Recherches sur la génétique des Carabes

(CHRYSOCARABUS ET *CHAETOCARABUS)*

Supplément nº 18 à « Vie et Milieu »



LABORATOIRE ARAGO
BANYULS-SUR-MER
1964

MASSON & Cie
PARIS

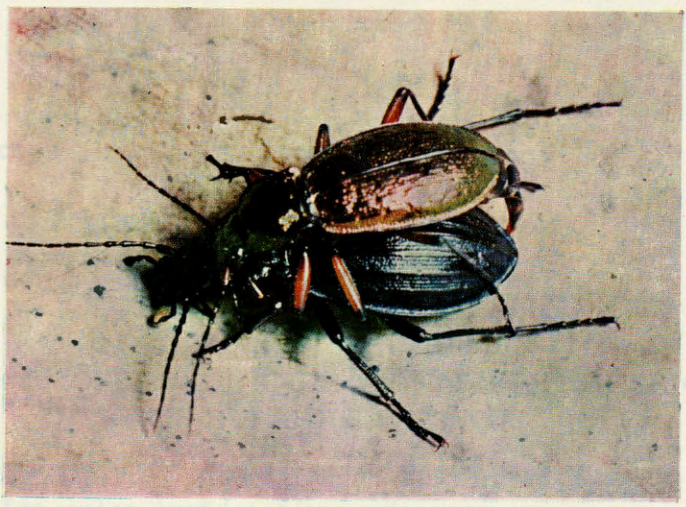


PLANCHE I

Accouplement intersubgénérique ♀ *Chrysocarabus solieri bonneti* × ♂ F1 *Chrysotribax hispanus* × *Chrysocarabus auronitens festivus*.

D. Mélanisation et milieu naturel 56
I. — Altitude 56
II. — Humidité 56
III. — Nature du sous-sol 57
IV. — Nature du tapis végétal 57
E. Mélanisants germinaux et somations mélanisantes . 58
F. Mélanisants germinaux et mélanisants d'érosion .. 58

CHAPITRE III. — Croisements interspécifiques 61

A. Combinaison de *Chrysocarabus* entre eux 61
I. — *C. splendens* × *C. lineatus* 61
II. — *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus* 95
III. — *C. splendens* × *C. auronitens festivus* 118
IV. — *C. lineatus* × *C. punctatoauratus barthei*. 136
V. — *C. lineatus* × *C. auronitens* 141
VI. — *C. punctatoauratus barthei* × *C. auronitens* 143
VII. — *C. solieri* × *C. auronitens festivus* 145
VIII. — Croisement trispécifique *C. lineatus* × *C. splendens* × *C. auronitens* 150

B. Combinaison de *Chrysotribax* entre eux 152
I. — *C. hispanus* × *C. rutilans rutilans*..... 152
II. — *C. hispanus* × *C. rutilans perignitus* 156

CHAPITRE IV. — Croisements intersubgénériques 161

A. Chrysotribax hispanus × *Chrysocarabus* s. str 161
I. — *C. h* × *C. splendens* 161
II. — *C. h* × *C. lineatus* 170
III. — *C. h* × *C. auronitens festivus*..... 175
IV. — *C. h* × *C. punctatoauratus barthei* 183

B. Chrysotribax rutilans × *Chrysocarabus* s. str. 188
C. r × *C. splendens* 188

C. Croisement trispécifique *C. splendens* × *C. hispanus* × *C. rutilans* 195

CHAPITRE V. — Croisements infructueux 197

SECONDE PARTIE

RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES ÉTUDIÉES

CHAPITRE PREMIER. — Relations biologiques 201

A. Principales modalités de la transmission des caractères héréditaires 201

I. — Divers aspects de la dominance 201
II. — Déterminisme polyfactoriel des caractères 207
III. — Liaison entre facteurs 208

B. Collaboration interspécifique 209

I. — Attraction sexuelle 209
a Accouplements homospécifiques 209
b Accouplements hétérospécifiques 210

II. — Fertilité et stérilité des couples hétérospécifiques 214

a Variations avec la nature des espèces génitrices 215
b Variations avec le sens du croisement 217
c Age des géniteurs 218

C. Modifications et perturbations consécutives à l'hybridation 220

I. — Aptitudes des hybrides à la copulation .. 220

a Variations de l'impulsion copulatrice avec la nature de l'hybride 221
b Aptitude à l'accouplement et âge du mâle .. 222
c Manifestations différentielles du sens spécifique 222

II. — Stérilité et fertilité des hybrides 223

a Variations avec la nature de l'hybride 223
b Sens du croisement 227
c Age des hybrides 228

III. — Sex-ratio chez les hybrides 229
IV. — Luxuriance et débilité chez les hybrides 231
V. — Tératologie 233

a Anomalies pronotales 233
b Anomalies élytrales 235
c Anomalies alaires 236
d Anomalies de la chætotaxie céphalique 236
e Combinaisons d'anomalies 242

CHAPITRE II. — Relations cytogénétiques 247
A. Garnitures chromosomiques des espèces étudiées .. 247
I. — Notions descriptives 247
II. — Relations entre caractères chromosomiques et comportement génétique..... 249
a Stérilité consécutive à une dysharmonie structurale 249
b Stérilité associée à une dysharmonie numérique 251
B. Dynamique du matériel chromatique dans la lignée germinale des ♂♂ hybrides 251
I. — Tokonothes 252
a Fertiles 252
b Stériles 252
II. — Steironothes..... 254
a Chrysotribax 255
b Chrysocarabus s. str 255
c Chrysotribax × *Chrysocarabus* s. str. 256

CHAPITRE III. — Relations taxonomiques..... 257
A. Conceptions en cours 257
B. Conceptions personnelles 258
I. — Divisions supraspécifiques 258
a Génériques 258
b Subgénériques 259
c Position systématique de *solieri* 259
II. — Divisions spécifiques 259
a Chrysotribax 259
b Chrysocarabus s. str. 259
III. — Divisions infraspécifiques 261

CHAPITRE IV. — Relations phylogénétiques 265
A. Conceptions en cours 265
B. Conceptions personnelles 267
I. — *Chaetocarabus intricatus* 267
II. — *Megodontus* 267
III. — Complexe *Chrysocarabus* s. l. 268

Conclusions générales 273
Résumé 275
Summary 279
Bibliographie 283

AVANT-PROPOS

Parvenu au sommet convoité, non sans une longue et parfois rude montée, ma pensée va à tous ceux sans lesquels cette ascension n'aurait jamais pu se faire.

Une émotion particulière m'étreint lorsqu'elle se pose sur deux êtres très chers :

Mon père qui, bien que de condition obscure, veuf prématurément et miné par la maladie, s'est acquitté avec un admirable dévouement du soin de mon instruction ; sans son sacrifice les joies de l'enseignement et de la recherche me seraient à jamais restées interdites.

Mon épouse, dont la présence vigilante et l'aide empressée m'ont délivré du poids des lourdes solitudes, des sournoises inquiétudes et des sombres découragements. C'est grâce à sa chaleur affectueuse que ce travail de la longue patience, grand dévoreur de vacances qui ne reviendront jamais, a été mené jusqu'à son terme dans l'agrément et souvent dans la joie.

Mes sentiments d'affectueuse reconnaissance vont à Mlle O. TUZET, *professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, qui non seulement a bien voulu m'ouvrir toute grande la porte de son laboratoire, mais encore s'intéresser de très près à mes recherches. Je lui sais un gré infini de ses conseils et encouragements. J'apprécie par dessus tout l'entière confiance qu'elle a bien voulu m'accorder et souhaite ne jamais la décevoir.*

C'est avec une gratitude émue que je remercie ici deux maîtres dont l'affectueux intérêt a pesé lourd sur ma vocation et ma carrière : A M. G. CHALAUD, *professeur de Botanique honoraire à la Faculté des Sciences de Toulouse, je dois mes premières initiations de naturaliste dans la région toulousaine ; à M. le docteur* L. BOUISSET, *professeur à la Faculté de Pharmacie de Toulouse, mes premières chasses aux Carabes en Montagne Noire et aux Pyrénées, mes premiers émerveillements devant d'aussi éclatantes beautés. L'un et l'autre ont couvert de tant d'affection généreuse l'adolescent misérable d'alors que je les prie de bien vouloir me pardonner si je n'ai pas toujours su leur rendre leurs sentiments affectueux.*

Parmi tous mes maîtres de la Faculté de Toulouse, combien m'est agréable l'occasion ici offerte d'exprimer mon admiration reconnaissante à M. le professeur A. VANDEL, *membre de l'Institut, dont le talentueux enseignement a ouvert à mes yeux éblouis de jeune étudiant assoiffé de tout apprendre les horizons illimités de la biologie, ainsi qu'à M. le professeur* R. DESPAX, *hélas prématurément disparu, dont la discrétion cachait un large savoir et qui a entretenu et développé mon goût précoce de l'entomologie.*

Je suis aussi particulièrement heureux d'exprimer ma profonde reconnaissance :

A M. le professeur P. P. GRASSÉ, *membre de l'Institut, qui a bien voulu s'intéresser de près à mes recherches, m'encourager à les poursuivre et me faire bénéficier de ses plus précieux conseils.*

A Mlle le professeur G. COUSIN, *qui a bien voulu témoigner un intérêt soutenu à mes travaux, me prodiguer longuement ses vastes connaissances biologiques, me guider dans le domaine biométrique et accepter de participer au jury de ma thèse.*

A M. le professeur G. PETIT, *directeur du laboratoire Arago, qui a bien voulu me faire le grand honneur d'admettre mon travail parmi les suppléments de « Vie et Milieu ».*

A M. le professeur L. EUZET, *qui a bien voulu prendre place dans mon jury de thèse.*

A M. le professeur R. DELMAS, *pour sa façon toute amicale de m'accueillir dans son laboratoire, où mes visites se traduisent toujours par de longues et enrichissantes conversations entomologiques, fruit de l'intarissable savoir de ce maître d'une rare modestie.*

Mes remerciements vont encore à M. L. LAUBIER, *sous-directeur du laboratoire Arago, pour son accueil si cordial et son indulgence envers les imperfections matérielles de mon manuscrit ; à M.* R. ORMIÈRES, *pour son aide technique photographique aussi remarquable qu'empressée ; à Mme* S. OUSTEAU, *pour son apport histologique précieux ; à M.* G. COLAS, *pour avoir consenti à me communiquer deux photos d'hybrides des collections du Muséum de Paris.*

Ce travail aurait été très incomplet si des amis et collègues ne m'avaient facilité la tâche, soit en me procurant du matériel trop lointain, soit quelquefois, quand la nécessité d'un voyage d'approvisionnement l'exigeait, en venant surveiller mes élevages. Parmi eux, combien il m'est agréable de remercier chaleureusement MM. A. SIMON, P. MEYER *et* A. MOURGUES *qui, dès que j'en manifestais le désir, se mettaient en route par n'importe quel temps et parfois fort loin, simplement pour m'être agréables. Je remercie très vivement aussi MM.* A. BOURNIER, G. ISCHARD *et* A. RAMBIER

qui, avec sollicitude et succès, ont veillé sur mes plus rares insectes, ainsi que MM. M. STURANI, R. L'HOSTE, G. THÉBAULT, H. DE TOULGOËT *et* P. BONADONA *pour leurs envois de matériel.*

J'exprime enfin ma gratitude à tous ceux qui m'ont honoré de leur amitié agissante, adressé des encouragements, communiqué le fruit de leur propre expérience, suscité en moi de nouveaux élans.

Tous ces précieux réconforts m'étaient nécessaires. D'abord parce que si le chemin expérimental parcouru fut semé de quelques roses, il eut aussi ses épines. Ensuite et surtout pour m'inciter à persévérer encore. Car le sommet ici atteint n'est que le premier et modeste relief d'un vaste massif biologique dont chaque cime doit être conquise à son tour. Ainsi le point final devient-il simple point de suspension. L'arrêt, loin d'être définitif, n'est que halte provisoire sur l'exaltant trajet d'une vérité toujours plus reculée...

INTRODUCTION

Avec le début du vingtième siècle et la redécouverte des lois de Mendel, la génétique moderne prend son élan. Les entomologistes vont apporter une contribution incomparable à cette science. TOWER *(1906) ouvre le voie avec ses belles recherches sur* Leptinotarsa *(Coléoptères). Quelques années plus tard (1910) commence avec la Drosophile le règne de la génétique expérimentale. Sous l'impulsion de* H. MORGAN *et de son école, la petite mouche, ses mutants et ses chromosomes géants livrent peu à peu les secrets complexes de la localisation et de la transmission des facteurs héréditaires. Désormais d'autres Diptères et d'autres Ordres d'Insectes vont à leur tour entrer en scène, tandis qu'en même temps les croisements sans délaisser les combinaisons de mutants intraspécifiques, s'enrichissent de confrontations nouvelles interspécifiques et même intergénériques. Mais alors que certains Ordres n'apportent à la génétique qu'une contribution restreinte, d'autres au contraire lui fournissent d'amples moissons. Les Lépidoptères Hétérocères sont l'objet de nombreux travaux dont les plus marquants concernent les* Sphingidae, Bombycidae, Geometridae. Lymantriidae, Arctiidae, Saturnidae, Pyralidae*; les Orthoptères sont assez peu étudiés sous le rapport de la génétique, sauf les* Grillidae. *Mais ces derniers insectes fournissent à* G. COUSIN *un remarquable champ de recherches grâce auquel elle ouvre de vastes horizons biométriques à cette science. Chez les Coléoptères un petit nombre de travaux a jusqu'ici vu le jour. Après ceux de* TOWER *déjà cités, il convient de mentionner, parmi les plus importants, ceux relatifs à* Melanosoma *(*MAC CRACKEN, *1907),* Bruchus *(*BREITENBECHER, *1921-25),* Tenebrio *(*ARENDSEN-HEIN, *1924).* Phytodecta *(*ZULUETA, *1925-29),* Tribolium *(*PARK, *1937),* Chrysolina *(*JOLIVET, *1949),* Chilocorus *(*ST. SMITH, *1959-62),* Pissodes *(*MANNA *et* ST. SMITH, *1959-62). Les Carabiques sont parmi les Coléoptères qui ont le plus tenté les généticiens : c'est ainsi que* LINDROTH *(1946) a étudié le dimorphisme alaire de* Pterostichus anthracinus *Ill.; d'autres auteurs enfin se sont intéressés aux Carabes.*

L'HYBRIDATION CHEZ LES CARABES

ÉTAT DE LA QUESTION AVANT MES RECHERCHES

Si l'on en excepte l'expérience de RAYNAUD relative à un cas de métissage intersubspécifique chez *Chrysocarabus auronitens* nos connaissances concernant l'hybridation chez les Carabes relèvent toutes de combinaisons entre espèces différentes. De longue date on a en effet remarqué que certains Carabes naturels sortent par divers caractères du cadre spécifique et montrent un phénotype où se mêlent des traits de deux espèces sympatriques : on les a interprétés comme hybrides; mais la majorité d'entre eux sont restés jusqu'ici sans vérification expérimentale. Quelques-uns cependant ont été reproduits au laboratoire. Enfin ont été créés quelques hybrides purement expérimentaux.

A. INSECTES NATURELS INTERPRÉTÉS COMME HYBRIDES SANS PREUVES EXPÉRIMENTALES (1)

I. *HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES*

a. Entre *Eutelocarabus* Géhin

E. arvensis Herbst × *E. ullrichi* Germar
1 ex (*pacholei* Sok.) : Tanner-Moor.

b. Entre *Orinocarabus* Kraatz

1. *O. latreilleanus* Csi. × *O. cenisius heteromorphus* Dan.
2 ex : Col Arietta (Born).
2. *O. latreilleanus* Csi. × *O. concolor alpinus* Dej.
1 ex : Macugnaga (Born).

c. Entre *Hadrocarabus* Thoms.

H. macrocephalus Dej. × *H. problematicus navarrensis* Breun.
n ex (*urculoensis* Nic.) : Urculo.

---

(1) Une part très importante des listes qui suivent a été empruntée à la monumentale monographie systématique du genre *Carabus* de BREUNING.

d. Entre *Platycarabus* Mor.
1. *P. depressus heerianus* Géh. × *P. irregularis* Fabr.
n ex : Chur (Born-Jörger).
2. *P. depressus heerianus* Géh. × *P. fabricii* Pur.
n ex (*sustenensis* Born) : Sustenpass.
3. *P. depressus bonelli* Dej. × *P. fabricii koralpicus* Sok.
n ex (*meschniggi* Born) : Ankogel.
4. *P. depressus* Born. x *P. cychroides* Band.
n ex (Coll. Pécoud et Sturani).
5. *P. creutzeri* Fabr. × *P. irregularis ramanus Sok.*
n ex (*pseudonothus* Ganglb.) : Birnbaumer Wald.
6. *P. creutzeri* Fabr. *kircheri stellifera* Sem. × *P. irregularis* Fabr.
n ex (*konscheggi* Born) : Latschur.

e. Entre *Megodontus* Sol.
M. violaceus mehelyi Ganglb. × *M. planicollis verae* Csi.
n ex (*deubeli* Reitt.) : Alpes de Transylvanie.

f. Entre *Macrothorax* Desm.
M. morbillosus macilentus Lap. × *M. aumonti* Luc.
n ex (*cychrisans* lap.).

g. Entre *Chrysocarabus* Thoms.
1. *C. splendens* Oliv. × *C. punctatoauratus aurocostatus* lap.
n ex (*kricheldorffi* Le M. et *esquieryensis* Barthe) : Luchonnais.
2. *C. splendens* Oliv. × *C. punctatoauratus pseudofestivus* Barthe
n ex (*clarofemoratus* Nic.) : Forêt du Bosc, Ariège.

II. *HYBRIDES INTERSUBGÉNÉRIQUES*

a. *Morphocarabus monilis* Fabr. × *Carabus* (s. str.) *cancellatus carinatus* Charp.
2 ex (*helveticus* Born) : Guttanen, Herzogenbuchsee.

b. *Morphocarabus monilis* Fabr. × *Carabus* (s. str.) *cancellatus celticus* Lap.
n ex (*subshartowi* Lap.) : Luchon.

III. *HYBRIDES INTERGÉNÉRIQUES*

a. Entre *Eutelocarabus* Géhin et *Archicarabus* Reit.
E. obsoletus Strm. × *A. glabratus* Payk.
1 ex : Czerna hora — (Roubal).

b. Entre *Procrustes* Bon. et *Lamprostus* Motsch.
P. impressus carmelita Lap. × *L. hemprichi* Dej.
n ex : Syrie, Palestine (Pioch et Roe).

c. Entre *Megodontus* Sol. et *Chrysocarabus* Thoms.
1. *M. violaceus* L. × *C. auronitens* Fabr.
1 ex : Paskau (Kolbe). Cet insecte se trouvait au Musée de Berlin.
2. *M. violaceus* Neesi Hoppe. × *C. auronitens nigripes* Heyd.
1 ex : Davos (Lapouge). Cet insecte figurait, d'après de Lapouge, dans les collections du Muséum de Paris. Il en aurait disparu. On reviendra plus loin sur ces deux derniers hybrides.

B. INSECTES NATURELS INTERPRÉTÉS COMME HYBRIDES ET RÉALISÉS PAR LA SUITE EXPÉRIMENTALEMENT

I. *HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES*

Ils se rapportent tous à des combinaisons de *Chrysotribax* Reit. ou de *Chrysocarabus* Thoms. Simplement cités ci-après ils seront revus plus loin au cours de l'étude des divers croisements expérimentaux.

a. *Chrysocarabus* × *Chrysocarabus*
1. *C. splendens* Oliv. × *C. punctatoauratus boscensis* Nic.
2. *C. splendens* Oliv. × *C. punctatoauratus barthei* Lap.
3. *C. splendens* Oliv. × *C. lineatus* Dej.
4. *C. splendens pallens* Lap. × *C. lineatus* Dej.
5. *C. splendens lapurdanus* Lap. × *C. lineatus ursuius* Lap.
6. *C. splendens ammonius* Lap. × *C. auronitens festivus* Dej.

b. *Chrysotribax* × *Chrysotribax*
C. rutilans rutilans Dej. × *C. hispanus* Fabr.

II. *HYBRIDES INTERSUBGÉNÉRIQUES*

Megodontus violaceus L. × *Procrustes coriaceus* L.

Suivant de Lapouge cet hybride aurait été obtenu par Albrecht et d'autres expérimentateurs.

C. HYBRIDES PUREMENT EXPÉRIMENTAUX

I. *INTERSPÉCIFIQUES*

Ils concernent uniquement des *Chrysocarabus :*

a. *C. splendens* Oliv. × *C. auronitens* Fabr.

b. *C. splendens* Oliv. × *C. auronitens cupreonitens* Chevr.

c. *C. lineatus basilicus* Chevr. × *C. auronitens* Fabr.
On y reviendra plus loin.

II. *INTERSUBGÉNÉRIQUES*

a. Entre *Megodontus* Sol. et *Procrustes* Bon.
M. purpurascens Fabr. × *P. coriaceus* L.
2 ♀♀ (Fradois). Cet hybride sera un jour trouvé dans la nature, ses espèces parentes étant largement sympatriques.

b. Entre *Chrysotribax* Reit. et *Chrysocarabus* Thoms.
Chrysotribax hispanus Fabr. × *Chrysocarabus splendens* Oliv.
Cet hybride sera étudié plus loin.

III. *INTERGÉNÉRIQUES*

Megodontus violaceus L. × *Chrysocarabus splendens* Oliv.

Selon Fradois signalé par de Lapouge dans son *Genera Insectorum,* mais aucune mention de ce croisement n'a pu être retrouvée dans ce dernier ouvrage.

Ainsi on remarque qu'un nombre notable de Carabes embarrassants pour le taxonomiste ont été tenus pour hybrides par certains. Mais l'unanimité a été loin de se faire sous ce rapport parmi les entomologistes. Il en est en effet qui n'acceptent aucun hybride et considèrent aveuglément ces insectes mixtes comme des anomalies individuelles, des sous-espèces ou même des espèces. D'autres tombent dans l'exagération inverse et parlent de la fréquence d'hybrides naturels dans certaines régions. Il me semble que la vérité doit se tenir entre ces deux extrêmes. Dès qu'ils sont la résultante du franchissement de barrières spécifiques les hybrides naturels paraissent toujours rares. C'est ainsi qu'on n'a capturé jusqu'ici que quelques dizaines de bâtards *festivus* × *splendens* parmi des dizaines de milliers d'exemplaires des espèces parentes, qu'on ne connaît qu'un nombre encore bien plus réduit d'hybrides *rutilans* × *hispanus* et que les produits connus à ce jour du croisement *hispanus* × *festivus* se réduisent à deux. Comme on le verra plus loin l'expérience confirme les difficultés de mélange interspécifique de ces insectes.

Dans certains cas l'hypothèse de la nature hybride de certains Carabes naturels ne heurte pas la logique. Mais il est des interprétations de ce genre qui peuvent paraître fort aventureuses, tant est grande apparemment la distance systématique entre parents supposés. Il en est ainsi par exemple des soi-disant bâtards intergénériques de *Megodontus violaceus* × *Chrysocarabus auronitens*. En fait l'identification définitive des insectes naturels considérés comme hybrides restera douteuse et litigieuse tant qu'elle manquera d'assises expérimentales. Un vaste champ s'ouvre donc au biologiste désireux de contrôler par des croisements au laboratoire l'exactitude d'interprétations fondées sur la seule morphologie comparée. Mais déjà, on l'a vu, le défrichement de ce champ a commencé grâce à une poignée de chercheurs parmi lesquels Fradois et surtout Raynaud se signalent par l'importance relative de leur apport. Malheureusement, quelque mérite qu'elles puissent avoir, les recherches de ces auteurs restent incomplètes et superficielles. D'abord elles ne dépassent pas, sauf en une circonstance singulière (1), la génération F1. Ensuite elles manquent souvent de rigueur, presque toujours de figures, ignorent totalement biométrie et cytologie. Il est bien évident que la génétique ainsi conçue se trouve vidée d'une part importante de sa substance. A la décharge de ces chercheurs il convient de mettre l'accent sur les nombreuses difficultés de ce genre d'études. L'élevage des Carabes avec un bon rendement n'est pas chose aisée, surtout

(1) Une analyse critique des conditions expérimentales de ce croisement sera faite plus loin.

pour certaines espèces; ensuite ces insectes sont univoltins : si une expérience est manquée, il faut attendre l'année suivante pour la reprendre; comme d'autre part la spermathèque des ♀♀ peut garder une réserve de spermatozoïdes une année encore après la copulation il s'ensuit qu'il est nécessaire, si l'on veut être rigoureux, d'effectuer les croisements avec des ♀♀ vierges obtenues d'élevage ou tout au moins des ♀♀ naturelles maintenues longtemps à l'écart de ♂♂, solution qui l'une et l'autre étalent chaque croisement sur deux ans, avec tous les aléas d'une captivité prolongée et nécessitent en outre un vaste espace; ce n'est pas tout: les larves de Carabes ont une fâcheuse tendance au cannibalisme; sans être absolument intraitables pour leurs voisines, elles s'entre-dévorent très souvent; pour plus de sécurité leur isolement dès l'éclosion s'impose; mais il entraîne l'utilisation d'un matériel envahissant et absorbe un temps précieux en visites et soins supplémentaires; si l'on considère enfin que certains œufs de Carabes sont très sensibles aux manipulations et très réceptifs aux attaques de moisissures, on mesurera que le succès de l'entreprise exige beaucoup de temps et de patience.

Pas plus que mes devanciers je ne me suis laissé rebuter par toutes ces difficultés et je suis entré à mon tour, voici neuf ans, dans le cercle des chercheurs en me fixant un certain nombre d'objectifs essentiels :

— Limiter mes recherches aux deux seuls genres *Chrysocarabus* et *Chaetocarabus*, celui-ci n'ayant encore fait l'objet d'aucun travail, celui-là déjà partiellement étudié.

— A l'intérieur de ce cadre m'efforcer de réaliser un grand nombre de combinaisons de toutes sortes en soumettant à l'expérience, en plus de formes banales déjà utilisées par mes prédécesseurs, des formes rares complètement délaissées par eux. C'est ainsi qu'ont pu être éprouvées toutes les espèces de *Chrysocarabus* s. l. sauf une, *C. olympiae*, rarissime espèce relicte des Alpes italiennes.

— Essayer d'aller au-delà de la F1, en mettant dans chaque cas les aptitudes sexuelles des hybrides à l'épreuve.

— Aborder largement le problème génétique de la mélanisation, phénomène si remarquable chez les *Chrysocarabus*.

— Malgré le petit nombre d'hybrides obtenus et la parcimonie de certaines formes parentes faire appel aux données de la biométrie pour essayer d'exprimer numériquement certains caractères et de chiffrer les emprunts respectifs des hybrides à leurs espèces génitrices.

— Déterminer et comparer enfin les relations de toutes sortes, biologiques, cytogénétiques, taxonomiques et phylogénétiques, entre les espèces étudiées.

Happé par l'interminable série d'engrenages de ce programme dont je mesure aujourd'hui humblement l'ambition, j'ai été amené à tenter 64 croisements, à en réussir 22 (dont 16 inédits), parmi lesquels 7 intersubspécifiques, 10 interspécifiques et 5 intersubgénériques. 9 d'entre eux ont fourni des générations F2 et 2 des générations F3.

La masse de résultats nouveaux se rapportant à tous ces croisements s'avère en fin de compte très volumineuse. Si j'avais étudié chacun d'eux à fond l'épaisseur du présent ouvrage aurait par trop dépassé les limites traditionnelles. Le temps que j'aurais dû lui consacrer aurait été, lui aussi, trop largement transgressif. Aussi voudra-t-on bien, je l'espère, ne pas me faire grief d'avoir volontairement restreint l'étendue de cette étude, pour y apporter plus tard les compléments indispensables. C'est dans cet esprit qu'ont été très limités les développements concernant les caractères comparatifs de certains hybrides et que les études morphométriques n'ont été appliquées en détail qu'à trois croisements interspécifiques choisis en raison d'un dénominateur commun, l'espèce *splendens*.

Je ne me dissimule pas qu'ainsi aménagé ce travail souffre de déséquilibres et de lacunes : défauts découlant du désir d'embrasser le plus largement possible le comportement génétique au sein de l'ensemble *Chaetocarabus-Chrysocarabus* afin de m'amener à des conclusions d'une portée plus générale.

Mais je serais malgré tout satisfait de mes efforts si mes lecteurs partageaient l'impression que je ressens parfois devant le travail accompli de contribuer modestement à faire passer les Carabes du domaine de la collection et de la systématique à celui de la biologie.

PREMIÈRE PARTIE

EXPÉRIENCES PERSONNELLES

CROISEMENTS ENTREPRIS

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMÉTRIQUE DES HYBRIDES OBTENUS

CHAPITRE PREMIER

CADRE ET LIMITES DE CE TRAVAIL

A. LES ESPÈCES ÉTUDIÉES (Planches II-V) ET LEURS PRINCIPAUX CARACTÈRES

Elles appartiennent à deux genres : il m'a semblé intéressant en effet de confronter le genre unispécifique *Chaetocarabus* Thoms., considéré comme archaïque, avec le genre *Chrysocarabus* Thoms. plurispécifique, dont les espèces se situent à des paliers évolutifs différents. Mais la tribu des *Carabini* est taxonomiquement très complexe. Elle offre en effet une si riche prolifération de formes — et de noms — qu'elle semble avoir découragé beaucoup de biologistes. Le genre *Chrysocarabus* est particulièrement démonstratif à cet égard avec son fourmillement de variétés et d' « aberrations ». Aussi, à l'intérieur du cadre spécifique, me suis-je volontairement limité à quelques formes intéressantes (tableau 1) plutôt que de m'éparpiller sans profit sur un grand nombre.

I. *CARACTÈRES COMMUNS AUX GENRES* CHAETOCARABUS *ET* CHRYSOCARABUS.

Forme générale plus ou moins élancée; mandibules longues à bord externe convexe, sans excavation (scrobe) basale; pronotum à soies marginales; pattes longues; ailes membraneuses très réduites; ponte printanière (1); éclosion imaginale en été; larve de type rostrilabre à nasal (2) pourvu d'une seule dent médiane.

---

(1) De Lapouge (*Genera Insectorum*, III, p. 499) parle de ponte automnale chez *Chaetocarabus*. Elle doit être exceptionnelle.

(2) Partie antérieure de l'épistome.

TABLEAU I

DIVERSES FORMES DE CARABES ÉTUDIÉS

Genres	Sous-genres	Espèces	Sous-espèces	Autres formes infraspécifiques
Chaetocarabus Thoms.		*intricatus* L.	*intricatus*	
Chrysocarabus s. l. Thoms.	*Chrysocarabus* s. str.	*solieri* Dej.	*solieri* *liguranus* Breun. *clairi* Géh. *bonneti* Col.	
		auronitens Fabr.	*auronitens* *Cupreonitens* Chevr. *festivus* Dej.	*putzeisi* Mors. *violaceopurpureus* Barthe
		punctatoauratus Germar	*barthei* Lap. *pseudofestivus* Barthe	
		splendens Oliv.	*splendens*	
		lineatus Dej.	*lineatus* *lateralis* Chevr.	*fuliginosus* Puiss.
	Chrysotribax Reit.	*hispanus* Fabr.	*hispanus* *latissimus* Lap.	
		rutilans Dej.	*rutilans* *perignitus* Reit.	

II. *GENRE* CHAETOCARABUS.

Au premier abord, par ses proportions générales, son allure élégante, ses pattes longues, son corps déprimé, il rappelle certains *Chrysocarabus* du sous-genre *Chrysotribax*. Mais cette ressemblance est toute superficielle car *Chaetocarabus* s'éloigne de *Chrycarabus* par des caractères majeurs : palpes labiaux polychètes, palpes maxillaires à article terminal sillonné extérieurement, à avant-dernier article polychète (cas unique chez les Carabes); scape parfois dichète; apophyse prosternale fortement bombée; sculpture élytrale grossière; sac interne de l'organe copulateur ♂ muni d'une dent ventrale évaginable dont la pointe apparaît dans l'orifice génital. L'aile membraneuse est effilée.

L'unique espèce, *Ch. intricatus* L. (Planche V, k), de taille moyenne ou grande (24-44 mm) étend son aire depuis la Scandinavie jusqu'à la Grèce et la Sicile, englobant toute l'Europe moyenne, dont la France, Pyrénées exceptées (fig. 23). Elle se subdivise en plusieurs races géographiques. Dans notre pays elle est représentée par la sous-espèce typique, bleu foncé, bleu verdâtre ou violacé, la seule étudiée ici.

III. *GENRE* CHRYSOCARABUS.

Palpes labiaux dichètes, dernier article des palpes maxillaires non sillonné extérieurement, apophyse prosternale peu bombée; sculpture élytrale, forme et dimensions de l'aile membraneuse variables suivant les espèces; sac interne de l'organe copulateur sans dent évaginable; coloration presque toujours métallique.

Deux sous-genres :

a. CHRYSOCARABUS s. str.

Taille variable suivant les espèces et même les sous-espèces; pas de soies gulaires; pas de grosses fossettes pilifères sur les primaires, ceux-ci intacts ou piqués de petites ponctuations; secondaires et tertiaires rugueux ou lisses; les quatre premiers articles des protarses des ♂♂ feutrés (1) sauf une exception; aile membraneuse variable suivant les espèces; pointe pénienne de longueur variable, émoussée ou aiguë. Les colorations des formes ayant participé à l'étude du problème de la mélanisation seront étudiées plus loin.

1. *Cc. Solieri* Dej. (Planche III, g)

Taille moyenne ou grande (22-34 mm); dernier article des palpes labiaux court et élargi au sommet; articles antennaires 7-8 des ♂♂ non échancrés; front, occiput et pronotum ridés, non ponctués; pronotum transverse, ses fossettes basales allongées, ses lobes postérieurs arrondis et assez larges, ses gouttières latérales moyennes; trois *pulvilli* (2); élytres assez convexes, à fortes côtes primaires; secondaires et tertiaires granuleux; gouttières élytrales moyennes, assez finement craquelées-rugueuses; pattes relativement courtes; aile membraneuse effilée; des sillons transversaux ventraux; pointe pénienne très courte, non aiguë; coloration dorsale variable; côtes primaires et appendices toujours noirs. Endémique des Alpes méridionales franco-italiennes jusqu'à l'Esterel (fig. 23).

Quatre sous-espèces étudiées :

---

(1) *Pulvilli* de certains auteurs.
(2) Certains ♂♂ portent quelques soies sur le quatrième article.

Non mélanisantes :

* *subsp. solieri*

Taille : 22-30 mm. Alpes méridionales.

* *subsp. liguranus*

Taille plus grande : 28-34 mm. Alpes liguriennes (1).

Mélanisantes :

* *subsp. clairi.* Alpes Maritimes.

* *subsp. bonneti*

Plus grande et plus épaisse que la précédente, avec les intervalles secondaires et tertiaires plus vigoureux et subcostulés. Var et Alpes-Maritimes.

2. *Cc. Auronitens*

Taille : 19-28 mm; dernier article des palpes labiaux (♂♂) moyennement élargi au sommet; articles antennaires 7-8 des ♂♂ non échancrés; front et occiput ponctués; pronotum ridé-craquelé et ponctué, son disque faiblement transverse, cordiforme, à gouttières latérales assez profondes, à lobes postérieurs courts, larges, arrondis, peu inclinés; élytres assez bombés, ovalaires, leur plus grande largeur sensiblement submédiane, à côtes primaires de développement variable; intervalles secondaires et tertiaires rugueux-ponctués; gouttières élytrales moyennes, modérément craquelées; aile membraneuse très courte, en triangle non aigu; pointe pénienne longue et effilée; rufinisation des appendices plus ou moins poussée, mais scapes et cuisses toujours rougeâtres.

Espèce largement répandue de la France aux Carpathes (fig. 23).

Sous-espèces étudiées :

Tibias noirs

* *subsp. festivus* (Planches II, j; III, h; IV, e).

Taille petite : 19-26 mm; pronotum bien rétréci postérieurement, à bords latéraux fortement arqués, sa plus grande largeur très sensiblement en avant du milieu, ses sinuosités latérales faibles ou très réduites; côtes primaires élytrales médiocres, parfois même absentes (♂♂), remplacées alors par des lignes sombres; ces côtes sont bordées et souvent entamées sur leur bord interne par des fossettes; ces dernières coupent toutefois rarement la côte; pattes relativement un peu courtes.

On érige parfois en sous-espèce distincte (*costellatus* Géh.) les *festivus* des régions au nord de la Montagne Noire; morphologiquement ils ne semblent différer de la sous-espèce typique que par la sculpture élytrale plus saillante, en particulier les côtes primaires, et par des caractères chromatiques sur lesquels on reviendra. Certains de ces insectes ont participé à mes expériences.

Tibias rougeâtres

* *subsp. auronitens*

Diffère surtout de la précédente par sa taille plus grande, ses côtes primaires bien marquées, saillantes, ses intervalles plus rugueux. Bassin Parisien, Vosges, Jura, Alpes, etc.

---

(1) Seule une étude biométrique précise pourra nous dire si la forme *vesubiensis* Ponc. et Reym. mérite d'être maintenue.

* *subsp. cupreonitens*
Mélanisant d'*auronitens*. Normandie.
* forme *putzeisi*
Autre mélanisant *d'auronitens*. Belgique et Normandie.

3. *Cc. punctatoroauratus*

Morphologiquement voisin d'*auronitens*; taille très variable : 18-34 mm; dernier article des palpes labiaux (♂♂) peu élargi au sommet; articles antennaires 7-8 des ♂♂ échancrés; front et occiput très ponctués; pronotum transverse, fortement ridé-craquelé et ponctué, à gouttières latérales bien marquées, à lobes postérieurs moyennement développés et arrondis; élytres médiocrement bombés, ovalaires, assez allongés, à courbure latérale régulière, à plus grande largeur sensiblement submédiane, à côtes primaires bien dessinées, souvent bordées du côté interne par des points dorés qui peuvent les fragmenter; intermédiaires finement ponctués-rugueux; gouttières élytrales assez larges et assez profondes; aile membraneuse très courte, voisine de celle d'*auronitens*; pointe pénienne longue, un peu moins aiguë que celle d'*auronitens*; coloration dorsale le plus souvent verte ou cuivrée, celle des appendices variable, mais les tibias toujours bruns ou rougeâtres.

Endémique pyrénéen (fig. 23-24).

Deux sous-espèces étudiées :

Scapes et cuisses noirs

* *subsp. barthei* (Planches III,b; IV, h).

Très remarquable par sa taille grande ou très grande (25-34 mm) et sa forme assez allongée; pronotum modérément transverse, côtes fines souvent peu marquées (♂♂); intermédiaires peu rugueux; gouttières élytrales étroites, peu craquelées; coloration brillante, verte ou vert doré. Pays de Sault.

Scapes et cuisses rougeâtres

* *Subsp. pseudofestivus* (Planche II, g).

Taille petite (20-25 mm); pronotum bien transverse à tendance cordiforme, à partie postérieure nettement rétrécie, sa plus grande largeur très sensiblement en avant du milieu, ses courbures latérales bien prononcées; sculpture élytrale plus forte que celle de *barthei*; gouttières élytrales assez larges et assez profondes, modérément craquelées; couleur très variable allant du vert au pourpre lie de vin. Saint-Gironnais.

4. *Cc. splendens* (Panches II, a, f, i; V, b, h)

Taille moyenne ou grande (22-34 mm); allure svelte et élancée; dernier article des palpes labiaux (♂♂) peu élargi au sommet; articles antennaires 7-8 des ♂♂ fortement échancrés; tête ridée non ou très peu ponctuée; pronotum à peine transverse, finement ridé-craquelé, non ou très peu ponctué, à gouttières latérales moyennes, à fossettes bien marquées, à lobes postérieurs étroits et assez longs; élytres convexes assez étroits, allongés, effacés aux épaules et élargis postérieurement, normalement lisses, parfois avec quelques ponctuations très clairsemées et de faibles granulations sans côtes primaires, celles-ci pouvant être

représentées par des lignes foncées peu en relief; gouttières élytrales plutôt étroites, finement granulo-rugueuses; aile membraneuse courte, mais effilée; pointe pénienne longue et aiguë; coloration variable, du vert au pourpre; appendices noirs. Pyrénées, une partie de la Chaîne Cantabrique, Corbières, Montagne Noire, Grésigne, Aveyron (fig. 24).

Espèce homogène, malaisée à morceler. La distinction d'une sous-espèce *ammonius*, propre à ces trois dernières régions, me paraît discutable en l'absence de tout critère biométrique. Je ne la retiendrai pas dans ce travail.

5. *Cc. lineatus* (Planches II, b; III, a; IV,a)

Taille : 19-35 mm; dernier article des palpes labiaux (♂♂) élargi au sommet; articles antennaires 7-8 des ♂♂ normalement sans échancrures, parfois à peine échancrés; tête ridée, non ponctuée; pronotum transverse, non ponctué, ridé assez grossièrement, parfois craquelé, à gouttières latérales élargies, à fossettes bien caractérisées, à lobes postérieurs larges et arrondis, élytres peu convexes, généralement larges, à épaules bien marquées, à bords latéraux assez parallèles, le plus souvent avec des côtes primaires plus ou moins saillantes, remplacées parfois par des lignes sombres; intermédiaires plus ou moins rugueux-ponctués; gouttières élytrales moyennes, craquelées; pattes relativement courtes; ailes membraneuses très particulières, longuement filamenteuses; pointe pénienne généralement courte et obtuse, mais variable suivant les races; appendices noirs. Pyrénées occidentales, Chaîne Cantabrique, Galice et jusqu'au Portugal (fig. 23).

Les diverses sous-espèces, à répartition géographique encore mal délimitée, passent comme le remarque Breuning, progressivement les unes aux autres. Deux ont été étudiées :

subsp. lineatus

Côtes primaires normales; intermédiaires modérément granuleuxs pointe pénienne courte et obtuse. Surtout caractéristique dans les région; occidentales et méridionales de la Chaîne Cantabrique.

subsp. lateralis

Sculpture plus forte, pointe pénienne plus longue et plus aiguë. Galice et Portugal.

b. CHRYSOTRIBAX

Insectes de grande taille, peu convexes; normalement deux soies gulaires; dernier article des palpes labiaux (♂♂) très élargi au sommet; trois *pulvilli*; de fortes fossettes pilifères à cheval sur les primaires; intermédiaires rugueux, granuleux ou lisses; aile membraneuse en lame de couteau ou légèrement falciforme, assez variable dans le détail; pointe pénienne de longueur moyenne, non aiguë; appendices noirs.

Deux espèces :

1. *Ct. hispanus* (Planches III, d; IV, b, d, g; V, a)

Taille : 24-38 mm; articles antennaires 7-8 des ♂♂ fortement échancrés; tête et pronotum grossièrement ridés-chagrinés et très fortement ponctués; pronotum transverse à angles antérieurs très émoussés, à gouttières latérales très étroites et peu marquées, à fossettes faibles,

à lobes postérieurs petits, assez aigus et plus ou moins divergents; élytres peu convexes, à intervalles intermédiaires rugueux-ponctués à rugosités le plus souvent irrégulières; gouttières élytrales larges et bien craquelées; pointe pénienne assez longue, élargie, obtuse; toujours bicolore : tête et pronotum variant du bleu au vert, tandis que parallèlement les élytres vont du doré au rouge groseille, exceptionnellement au brun-pourpré, avec des bordures pourprées, violacées ou bleues. Presque exclusivement endémique du Massif Central français; quelques colonies cependant dans les Corbières méridionales et à l'est du Rhône (fig. 24).

Peu variable. Ses formes locales sont, comme le remarque Jeannel, peu tranchées; en l'absence d'étude biométrique je ne retiendrai ici que deux sous-espèces, toutes deux mises à l'épreuve :

subsp. hispanus

Taille moyenne; forme assez svelte; pronotum médiocrement transverse; surtout typique dans la Lozère, le Gard et l'Hérault.

subsp. latissimus

Taille grande ou très grande; forme large, pronotum fortement transverse. Montagne Noire, Grésigne, Corbières.

2. *Ct. rutilans*

Taille 25-40 mm; articles antennaires 7-8 des ♂♂ non ou peu échancrés; tête et pronotum ridés, non ou très faiblement ponctués; pronotum plus ou moins transverse, à angles antérieurs émoussés, à gouttières latérales étroites, à fossettes moyennes; élytres assez peu ou peu convexes, à fossettes primaires très marquées, larges et profondes, coupant des lignes primaires plus ou moins nettes; pointe pénienne un peu plus courte et moins obtuse; coloration, lobes postérieurs du pronotum, sculpture et gouttières élytrales variables suivant les régions. Endémique de la moitié orientale des Pyrénées; de petites colonies très étroitement localisées existent aussi dans les Corbières méridionales (fig. 24).

Sous-espèces étudiées :

concolore :

* *subsp. rutilans* (Planches III, e; V, i).

Lobes postérieurs du pronotum bien développés; fossettes primaires fortes; intermédiaires lisses ou peu granuleux; gouttières élytrales étroites; coloration dorsale entièrement cuivrée, allant jusqu'au cuivré-rougeâtre. Partie orientale des Albères.

bicolore :

* *subsp. perignitus.*

Lobes postérieurs du pronotum réduits; fossettes primaires moins accusées, surface élytrale plus rugueuse entre les primaires; gouttières élytrales plus larges; tête et pronotum variant du vert au bleu, les élytres du cuivré doré au rouge cuivré; sous le nom d'*opulentus* Oberth. on désigne les exemplaires à tête et pronotum bleus. Cette sous-espèce rappelle étrangement *hispanus*. Andorre, nord des provinces de Lerida et Huesca.

B. LES CARACTÈRES ÉTUDIÉS

Ils ne concernent que les imagos. En raison du petit nombre d'hybrides réussis il m'a semblé en effet préférable d'exploiter d'abord les adultes avant de sacrifier les larves. L'étude de ces dernières viendra plus tard.

En attendant le jour — qu'il faut souhaiter prochain — où tous les caractères anatomiques pourront se traduire par des chiffres, la part doit être faite entre caractères qualitatifs et quantitatifs.

I. *CARACTÈRES QUALITATIFS.*

Ce sont les seuls étudiés par mes prédécesseurs. Ils concernent la coloration ainsi que la forme de divers organes. Dans le présent travail tous les croisements relevant du problème de la mélanisation ont été naturellement étudiés sous cet angle purement morphologique. Il en a été de même, pour les raisons indiquées plus haut, vis-à-vis des hybrides de certaines combinaisons interspécifiques et des bâtards intersubgénériques. A la réflexion, j'ai volontairement laissé de côté certains caractères dont mes devanciers ont parfois fait état et qui, après examen minutieux, ne m'ont pas semblé assez significatifs en raison d'une part de leur faible valeur séparatrice, d'autre part d'une trop forte variabilité individuelle (morphologie du labre, de l'épistome, du labium par exemple). Par contre certains caractères qualitatifs se sont avérés hautement différentiels (forme des articles antennaires des ♂♂, du pronotum, de l'apex pénien, de l'aile membraneuse). L'extrémité du pénis est chez la majorité des espèces étudiées assez différente de l'une à l'autre et assez constante à l'intérieur de chacune pour fournir de bons critères taxonomiques. Il en est de même de l'aile membraneuse, sur laquelle j'insisterai particulièrement tout au long de ce mémoire, et dont on est étonné qu'elle ait été pareillement négligée par tous les systématiciens.

II. *CARACTÈRES QUANTITATIFS*

Certains caractères ont pu être exprimés numériquement. Grâce à ces données chiffrées deux objectifs nouveaux ont pu être atteints : d'une part la séparation morphologique traditionnelle entre espèces a pu se doubler d'une distinction morphométrique, d'autre part il a été possible d'évaluer quantitativement le degré de participation parentale à la réalisation d'hybrides F1.

a. — CARACTÈRES MESURÉS

1. *VALEURS STRUCTURALES DE BASE*

J'ai retenu comme particulièrement significatives :

LP : longueur du pronotum mesurée en son milieu
lP : largeur maxima du pronotum
lE : largeur maxima des élytres
LA : longueur de l'aile membraneuse gauche (ou, à défaut, droite)
LTi : longueur du tibia postérieur gauche (ou, à défaut, droit)

2. *INDICES CARACTÉRISTIQUES*

Ils résultent de la combinaison deux à deux des valeurs structurales de base. J'en ai étudié trois, dont un intragroupes : LP/lP et deux intergroupes lE/lP, LTi/LA. Ces indices trouvent leur expression graphique dans les tableaux de corrélation à double entrée et les histogrammes des fréquences.

3. *VALEURS STRUCTURALES RAPPORTÉES A UN CARACTÈRE RÉFÉRENCE*

Les valeurs structurales, pour être pleinement significatives, doivent être exprimées non en valeurs absolues mais par rapport à un caractère référence. J'ai hésité pour son choix. Je me suis arrêté en fin de compte tout simplement à la longueur totale LTo. Cette valeur structurale référence a été jugée aussi valable que la somme Σn de n valeurs structurales utilisée chez des insectes souples. En effet la dureté tégumentaire des Carabes à tête, pronotum et élytres fortement cuirassés confère à ce caractère référence une sécurité suffisante à condition — ce qui a été le cas pour mon matériel — que les insectes soient strictement préparés de la même manière, exactement dans la même position.

Ainsi ont été établis les rapports : LP/LTo, lP/LTo, lE/LTo, LTi/LTo, LA/LTo qui ont ensuite permis d'exprimer relativement à une espèce génitrice les valeurs structurales de l'autre ou celles de leurs hybrides F1 respectifs. Pour ces derniers, il m'a semblé utile, compte tenu de l'homogénéité théorique de cette génération, qui s'est dans l'ensemble révélée aussi dans la pratique, d'exprimer, en plus de leurs valeurs individuelles par rapport à l'espèce référence, leurs valeurs moyennes. Une telle pratique n'a évidemment plus de sens lorsqu'il s'agit d'étudier comparativement des hybrides F2P ou F3 qui doivent être envisagés strictement à titre individuel.

Ces valeurs structurales relatives à LTo ont pu servir de base à l'établissement de profils graphiques traduisant simplement les types structuraux de diverses espèces génitrices et de leurs hybrides F1.

b. MODALITÉS DES MENSURATIONS (fig. 1)

Elles ont été effectuées à la loupe binoculaire au 1/10 de mm. Pour réduire au minimum les risques d'erreurs, je les ai toutes faites personnellement à deux reprises, quitte à départager par un troisième test deux chiffres discordants. La longueur totale LTo a été prise depuis l'extrémité du labre (du lobe le plus antérieur, dans le cas où la tête est légèrement désaxée) jusqu'à l'extrémité suturale des élytres (du plus long dans les cas de dissymétrie) ; la mesure de LTo à partir de l'extrémité mandibulaire est à proscrire car cette valeur varie sensiblement suivant l'écartement des mandibules. Enfin la longueur du pronotum LP a été prise suivant sa ligne médiane antéro-postérieure (les lobes en sont donc exclus).

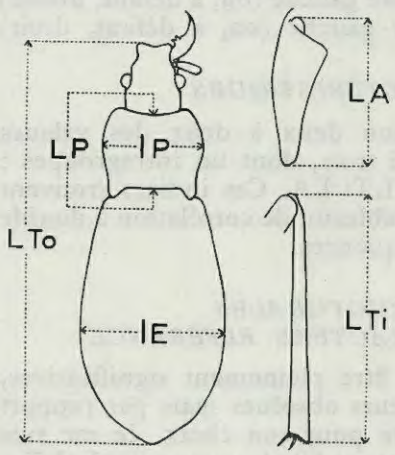


Fig. 1. — Caractères mesurés : modalités des mensurations (légende dans le texte).

En raison des exigences du temps et du matériel les recherches biométriques n'ont pas été appliquées uniformément à tous les croisements interspécifiques. Pour trois d'entre eux elles sont assez détaillées : *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus lineatus*; *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus*; *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus auronitens festivus*. Ces trois croisements ont été retenus en raison d'un dénominateur commun, l'espèce *splendens*. Plusieurs autres n'ont reçu que des données biométriques succinctes, limitées aux hybrides et à leurs géniteurs directs ainsi qu'à quelques indices et valeurs structurales jugés particulièrement caractéristiques. Enfin quelques croisements n'ont donné lieu à aucune étude biométrique, soit en raison des ressemblances morphométriques assez étroites entre espèces génitrices, envisagées ici davantage sous l'angle des relations spécifiques et particulièrement de la collaboration cytologique, soit parce que les F1, d'obtention récente, sont actuellement vivants et en cours d'expériences nouvelles.

Il est bon d'ajouter que certains insectes, hybrides ou géniteurs, n'ont pu être mesurés ou n'ont pu l'être qu'incomplètement, les uns par suite d'une regrettable évasion, les autres parce que retrouvés en pièces et plus ou moins complets dans leurs caisses d'élevage où j'avais tenu à les éprouver le plus longtemps possible. J'ai dû en particulier renoncer à mesurer l'aile de certains insectes très péniblement réparés.

CHAPITRE DEUXIÈME

CROISEMENTS INTERSUBSPÉCIFIQUES

ASPECTS GÉNÉTIQUES DU PROBLÈME DE LA MÉLANISATION CHEZ LES *CHRYSOCARABUS*

Le genre *Chrysocarabus* Thoms. doit son nom à la livrée métallique de la plupart de ses représentants. Verts, dorés, cuivrés, pourprés, violacés, rivalisant d'éclat, certains d'entre eux représentent de véritables joyaux. Rappelons, après H. GALIBERT, l'admiration de Ch. NODIER devant l'*auronitens* : « ... il reposait éblouissant et splendide comme une escarboucle tombée de l'aigrette du Mogol ». La nomenclature reflète cette richesse chromatique : *splendens*, *rutilans*, *festivus*, *holochrysus*, *ignipennis*, *ignifer*, *perignitus*, etc., autant d'étincelles évocatrices (1).

Pourtant chez certaines espèces de *Chrysocarabus* on rencontre des individus foncés marquant une tendance plus ou moins accusée au noircissement des régions métalliques. On englobe généralement tous ces insectes sombres sous le nom de *mélanisants* ou de *nigrinos*. J'ai distingué récemment une *holomélanisation*, assombrissement intéressant la totalité du dos (exemple : *auronitens cupreonitens* Chevr.) et une *hémimélanisation*, qui n'en touche qu'une partie (exemple : *auronitens putzeisi* Mors). L'*holomélanisation* peut se réaliser soit avec une intensité uniforme sur toute l'étendue de la tête, du pronotum et des élytres (exemple : *auronitens subfestivus*

(1) Ces colorations, de nature physique, sont expliquées par des phénomènes d'interférences lumineuses par les lames minces de chitine superficielle.

melas Oberth.) soit avec une différence d'intensité entre tête et pronotum d'une part, élytres de l'autre (exemple : *auronitens festivus violaceopurpureus* Barthe).

L'obscurcissement peut être atteint par des voies différentes. Chez certains *Chrysocarabus* il est le résultat d'un bleuissement plus ou moins marqué, le violet pouvant s'intercaler entre le bleu et le noir. Ce phénomène de « *cyanisation* » est très caractéristique par exemple chez *auronitens subfestivus* où il aboutit au noir total, ainsi que chez *solieri clairi* Géhin et *bonneti* Col. où il s'arrête en deçà. Chez d'autres espèces l'obscurcissement est atteint par les cuivrés purs (*punctatoauratus bigerrio* Lap., *lineatus* Dej.), les cuivrés pourprés et violacés (*auronitens festivus* Dej.,. *lineatus*), les verts (*punctatoauratus bigerrio*) et même par des couleurs conjuguées (*punctatoauratus bigerrio*).

Chez le sous-genre *Chrysotribax*, la tendance à la mélanisation est pratiquement nulle. Les exemplaires de *rutilans opulentus* Oberth., à tête et pronotum bleus violacés, ceux d'*hispanus* à élytres brun-rougeâtre (forme *castaneus* Lap.) ne peuvent être considérés comme des *nigrinos*. Le seul individu mélanisant de *Chrysotribax* qu'il m'ait été donné de voir jusqu'ici est un *hispanus* de Saint-Germain-de-Calberte (Lozère), de la collection A. Mourgues, que j'ai récemment décrit (*mourguesi* Puiss.). Il est remarquable par sa tête et son pronotum noirs à légers reflets verdâtres, bleuâtres ou violacés, ainsi que par ses élytres d'un brun cuivré sombre.

Mais si les *Chrysotribax* manquent pratiquement de *nigrinos*, les *Chrysocarabus* s. str. en sont, eux, bien pourvus. Il leur arrive toutefois rarement de réaliser la mélanisation absolue. Il n'existe qu'un infime pourcentage de *Chrysocarabus* tout à fait noirs. La plupart du temps le noircissement est incomplet et laisse subsister plus ou moins de traces de la couleur métallique normale.

L'assombrissement se réalise chez les *Chrysocarabus* tantôt sur une grande échelle, s'étendant alors à des populations entières d'une région déterminée (*auronitens* subsp. *cupreonitens* Chevr., *solieri* subsp. *bonneti* Col.) tantôt à titre d'individualités isolées et parfois très rares (*lineatus fuliginosus* Puiss.).

L'étude du déterminisme de cette mélanisation a été abordée par divers auteurs : Fradois et Bourgin l'étudiant chez *auronitens costellatus* Géhin du Plomb du Cantal l'expliquent par une érosion hivernale de la chitine d'insectes mal protégés du froid. Celui-ci écaillerait et enlèverait plus ou moins la couche superficielle, transparente et lamelleuse, génératrice des interférences et des couleurs métalliques physiques en ne respectant que la couche sous-jacente sombre. Iablokoff, revenant sur le travail des auteurs précédents, ne rejette, pour expliquer les écarts chromatiques de

ces insectes, ni des variations d'indice de réfraction ni des modifications d'épaisseur de la chitine, mais insiste particulièrement sur le rôle joué d'après lui dans le phénomène par le rapport protéines/chitines pouvant varier d'un individu à l'autre. JEANNEL met sur le compte d'une augmentation d'épaisseur des lames transparentes, consécutive à l'influence du milieu, les variations mélanisantes de Carabes orophiles. Il cite, après VON HEYDEN, une localité pyrénéenne, le Pic de Nère, remarquable par ses *nigrinos*. On reviendra plus loin sur cette montagne.

Il ressort, en définitive, de toutes ces explications, que le problème de la mélanisation de ces Carabes est difficile et que son déterminisme physico-chimique reste à découvrir.

L'aspect génétique de la question a peu intéressé les chercheurs. Dans ce domaine seules sont à citer les recherches de deux auteurs : G. COUSIN, après avoir essayé de réaliser en captivité le croisement : *auronitens auronitens* × *auronitens cupreonitens*, a cherché à l'obtenir dans la nature en dispersant des *cupreonitens* en certains points de la forêt de Marly, qui ne renferme qu'*auronitens auronitens*. L'expérience n'a malheureusement pu être suivie en raison de l'occupation allemande. RAYNAUD a expérimenté sur *lineatus*. Il a soumis à des variations de température et d'humidité des larves et des nymphes de cette espèce durant cinq générations successives. L'expérience, qui s'est accompagnée d'une forte mortalité, a vu apparaître un individu « violacé mordoré ». Mais l'auteur qui n'a donné aucune précision sur les conditions de son expérience ni sur la provenance de la souche étudiée, reconnaît lui-même objectivement que les causes de ce résultat restent douteuses. Il termine cependant son article en exprimant la conviction que « l'on aurait grandement tort de chercher dans l'influence du milieu, seul, la cause d'une variation de coloris » et qu'il faut la rechercher « dans des raisons plus profondes touchant la formation de l'être lui-même ».

Ainsi le problème génétique de la mélanisation était-il posé par ces deux auteurs.

Dans la mesure où me l'ont permis des insectes parfois très rares je me suis attaché à résoudre ce problème en expérimentant sur trois espèces de *Chrysocarabus* : *lineatus*, *solieri* et *auronitens*. Les croisements effectués ont mis en jeu, tantôt des insectes de même sous-espèce, ne différant morphologiquement que par le seul caractère de la couleur (monohybridisme), tantôt des insectes de sous-espèces différentes, séparées par plusieurs caractères (polyhybridisme). Mais de ce dernier type de croisement je ne retiendrai dans le présent travail que ce qui concerne la coloration.

A. MISE EN ÉVIDENCE EXPÉRIMENTALE DE MUTATIONS MÉLANISANTES CHEZ *CHRYSOCARABUS LINEATUS*

Cette espèce est le plus souvent vert doré ou vert cuivré sur les élytres, cuivré sur la tête, le pronotum et la bordure élytrale, parfois aussi entièrement cuivré doré ou cuivré rougeâtre. Mais sa tendance à la mélanisation est très faible.

Chez *lineatus* subsp. *lineatus* on n'avait signalé jusqu'à présent que de très rares exemplaires à pronotum et partie médiane des élytres noirs (ab. *obscurus* Le M.). On verra plus loin ce qu'il convient de penser de la mélanisation de ces insectes.

Mais la chance m'a permis de découvrir en Sierra de Andia (Espagne) une ♀ holomélanisante de cette espèce, forme nouvelle que j'ai décrite sous le nom de *fuliginosus*.

Chez *lineatus* subsp. *lateralis* Chevr. on n'avait séparé que deux formes un peu hémimélanisantes : ab. *stasseri* Lauf. : tête et pronotum cuivreux foncé, élytres bleu-vert foncé, à bords nettement violets; ab. *salmantinus* Bolivar : tête et pronotum cuivrés, élytres bleu-vert foncé à bords cuivrés.

Or un heureux hasard m'a fait découvrir en Sierra Arbolente (Galice) un holomélanisant nouveau presque entièrement violet (*subholoviolaceus* Puiss.) de cette dernière sous-espèce. Cet insecte très curieux, qui mime *auronitens cupreonitens*, a été pris en deux exemplaires ♂♂ identiques; en outre au même endroit ont été trouvés des débris d'un troisième individu semblable.

On voit donc que l'étude génétique du problème de la mélanisation chez *lineatus* ne pouvait se faire qu'à la suite de circonstances exceptionnellement favorables. Une chance persistante, aussi bien pour l'obtention de *nigrinos* que lors du déroulement des élevages, m'a permis de conduire à leur terme des expériences probantes.

I. *EXPÉRIENCES RELATIVES A* LINEATUS LINEATUS

a. FORMES COMBINÉES : *lineatus lineatus* (PAYS BASQUE); *lineatus fuliginosus* (SIERRA DE ANDIA).

b. PREMIÈRE COMBINAISON : *lineatus lineatus* × *lineatus fuliginosus*,

Sens du croisement : ♀ *f* × ♂ *l*

Conditions du croisement

La rigueur expérimentale nécessitait une ♀ vierge. Or, pour les raisons vues plus haut, sa découverte dans une logette d'hibernation ne garantissait pas cette virginité (1). Mais les ♀♀ âgées portent des traces de leur longue existence : mandibules et griffes sans tranchant ni acuité, surface dorsale terne, rabotée par les frottements, soies usées, appendices parfois amputés, etc... Or justement la ♀ découverte était intacte, luisante, avec des mandibules tranchantes, des griffes acérées, une chaetotaxie normale. Cet ensemble de caractère indiquait un insecte jeune, ayant les plus grandes chances d'être vierge. Cependant, pour mettre le maximum d'atouts dans le jeu, cette ♀ a été soustraite très tôt aux conditions d'hibernation, soumise à des températures favorables à une ponte très précoce et gardée seule jusqu'à fin mai. N'ayant à cette date pondu aucun œuf elle a été tenue pour non inséminée et placée en compagnie d'un ♂ typique.

Résultats du croisement (tabl. 2, fig. 2)

Le couple F1 : ♀ 619, ♂ 618 étant mort précocement n'a pu être utilisé pour la F2.

Caractères comparatifs des hybrides

* F1

Tous les F1 sont entièrement cuivrés rougeâtres avec le disque du pronotum un peu plus foncé. Trois individus sur quatre sont exactement semblables entre eux; le dernier (♀ 619) est très légèrement plus clair. La couleur des F1 est ainsi intermédiaire entre celles des parents : couleur de la génitrice *f* : entièrement bronzée noirâtre, un peu plus claire sur les côtés du pronotum et la bordure élytrale.

---

(1) Au contraire, les ♀♀ génitrices de tous les autres croisements ont été — sauf mention spéciale — des ♀♀ *vierges obtenues d'élevage*. Les origines indiquées sont celles de leurs géniteurs.

TABLEAU 2

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT *lineatus lineatus* (*l*) × *lineatus fuliginosus* (*f*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS								
		♀*f* × ♂*l*						♀*f* × ♂*f*		
		F1			F2 (♀F1 710 × ♂F1 709)			F1		
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos
Œufs pondus		9			14			1		
Œufs éclos		9	100 %		8	57 %		1	100 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge	2	55 %	55 %	1	36 %	71 %			
	au 2e âge	2			2					
	au 3e âge	1			2					
Imagos	♀	2			2			1		
	♂	2			1					
	Nombre total	4	45 %	45 %	3	21 %	29 %	1	100 %	100 %

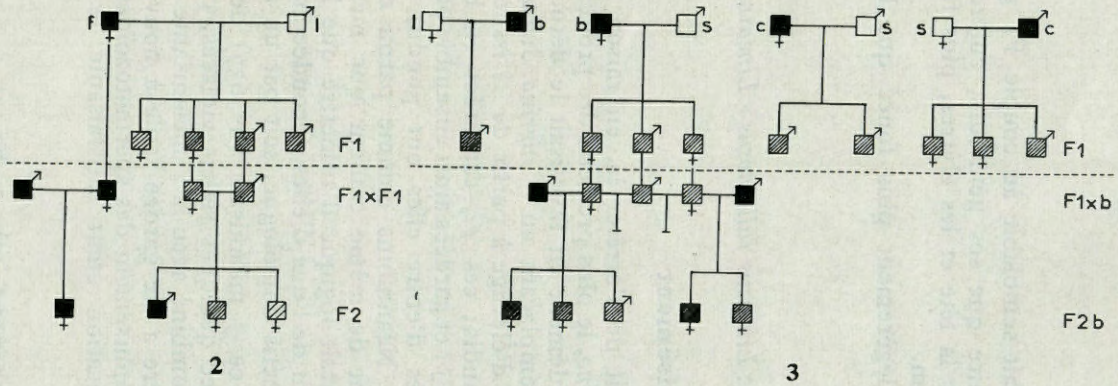


Fig. 2. — Croisement *C. lineatus lineatus* (l) × *C. lineatus fuliginosus* (f). Générations successives (imagos). Traits horizontaux : limite annuelle (représentation valable pour tous les croisements).

Fig. 3. — Croisements entre *C. solieri bonneti* (b), *solieri clairi* (c), *solieri liguranus* (l) et *solieri solieri* (s). Générations successives (imagos).

Couleur du géniteur *l* : tête verte, pronotum vert doré, avec bordures partiellement cuivrées, élytres verts dorés à bordures dorées.

* F2

♀ F2 A 1 : tout à fait semblable au couple F1 géniteur.

♀ F2 A 19 : plus claire que ses géniteurs, cuivré rougeâtre clair sur la tête et les élytres, plus foncé sur le pronotum.

♂ F2 A 16 : *nigrino* légèrement plus foncé que la génitrice des F1.

c. SECONDE COMBINAISON : *Lineatus fuliginosus* × *Lineatus fuliginosus*

Conditions du croisement

L'expérience risquait de s'arrêter là, en raison de la mort prématurée du ♂ F2 *nigrino*, le plus précieux des produits obtenus. Mais la chance qui décidément en favorisait le déroulement me permit de trouver un remplaçant au ♂ *nigrino* disparu. J'en ai en effet obtenu un autre d'élevage à partir de ♀♀ issues du même point de la Sierra de Andia; ces ♀♀, capturées en hibernation, ont été privées ensuite de ♂♂ et gardées ainsi ensemble pour d'autres expériences. Or certaines d'entre elles ont pondu, sans qu'on puisse savoir lesquelles. Néanmoins comme parmi elles il s'en trouvait deux exactement de même couleur que mes métis F1 expérimentaux, il me paraît logique d'admettre que le ♂ *nigrino* obtenu était le descendant de l'une d'elles, fécondée au printemps précédent, soit par un métis homologue, soit par un *nigrino*.

Quoi qu'il en soit ce ♂ mélanisant (n° 637) de coloration bronzée très noirâtre avec quelques reflets violacés, plus accusés sur le pronotum, a été combiné avec la ♀ mélanisante du premier croisement. Cette dernière a été gardée seule à nouveau jusqu'à fin mai pour éprouver l'épuisement des spermatozoïdes de l'année précédente. Cette vérification étant satisfaisante le couple fut réuni.

Résultats du croisement (tab. 2, fig. 2)

Les considérant, on ne peut que s'étonner et se réjouir du hasard providentiel qui a permis à l'unique œuf d'aboutir à un imago.

Caractères comparatifs du produit obtenu

Cette ♀ est mélanisante, d'un brun violacé noirâtre avec un peu de bleuâtre sur les bords du pronotum et les gouttières élytrales. Sa couleur n'est donc pas rigoureusement identique à celle de ses parents, mais elle en est extrêmement voisine.

II. *EXPÉRIENCE RELATIVE A* LINEATUS LATERALIS *CHEVR.*

L'un des deux ♂♂ capturés (l'autre ayant été gardé par mon compagnon de chasse) a été associé à une ♀ typique. Résultat négatif : aucun œuf pondu. L'expérience n'a malheureusement pu être reprise l'année suivante par suite de la mort du ♂ à l'automne de la première année.

III. *INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET APPLICATION AUX POPULATIONS NATURELLES.*

a. CHEZ *LINEATUS LINEATUS*

1. CARACTÈRE MUTATIONNEL DES MÉLANISANTS ÉTUDIÉS

Mes *nigrinos* expérimentaux ne peuvent pas être interprétés comme des somations répondant à des conditions particulières du milieu : en effet ils dérivent dans mes élevages d'œufs, de larves et de nymphes soumis exactement aux mêmes conditions de milieu et de nutrition que leurs homologues de la même ponte et de pontes parallèles, conditions certainement différentes des conditions naturelles. Bien au contraire les résultats ci-dessus établissent sans contestation la nature mutationnelle des mélanisants en obéissant aux lois mendéliennes classiques : homogénéité de la F1 (1); hétérogénéité avec disjonction de la F2; résurgence heureuse à cette F2 du type mélanisant, malgré le très petit nombre de produits. La coloration de ces *nigrinos* est donc héréditaire.

2. TRANSMISSION DU CARACTÈRE MÉLANISANT SUIVANT LE MODE ZEA

Elle s'effectue sans dominance ni nécessité marquées. La couleur des métis F1 apparaît assez équilibrée entre celles des parents.

---

(1) La très légère différence de couleur de la ♀ F1 619 sera expliquée plus loin.

3. *LOCALISATION DES MÉLANISANTS*

La souche des *nigrinos* de mon expérience se situe en un point bien déterminé de la Sierra; des chasses répétées et prolongées dans le reste de la montagne ne m'en ont procuré aucun autre. L'étroite localisation des mélanisants de cette région s'explique aisément non point par une variation des conditions du milieu — qui m'ont paru au contraire très uniformes sur toute l'étendue de ce massif forestier — mais par le lien familial. Au sein de la sous-espèce *lineatus lineatus* il y a des populations à mélanisants et d'autres qui en semblent totalement dépourvues.

4. *RARETÉ DES MÉLANISANTS*

Elle est extrême : à part les miens je n'en ai vu qu'un exemplaire au Muséum de Paris, en provenance du Col de Barceleco. Cependant leur coloration n'est pas récessive et, théoriquement, elle devrait s'imposer à armes égales. Pourquoi donc cette rareté? Elle est due à mon avis à trois raisons principales : d'abord à *un taux mutationnel excessivement bas.* Les chances d'implantation de ces mélanisants sont extrêmement faibles, submergés qu'ils sont par le nombre des individus typiques; ensuite à une *fécondité réduite* : la ♀ mélanisante n'a pondu que 10 œufs en deux ans, alors que des ♀♀ typiques en ont déposé plusieurs dizaines et l'une d'elles 180 en une seule saison; enfin à une *vitalité amoindrie* de ces mélanisants et peut-être aussi de leurs métis. Plaident en faveur d'une moindre résistance; l'absence de luxuriance des F1 dont un couple chétif n'a vécu que très peu de temps, la mort rapide de tous les mélanisants sauf de la première ♀, alors que des individus typiques ont duré plus de trois ans, l'importance, surtout à la F2, du déchet au stade larvaire dans le croisement $♀ f \times ♂ l$ (tab. 2).

b. CHEZ *LINEATUS LATERALIS*

Le nombre d'exemplaires de la Sierra Arbolente dont j'ai pu disposer (une soixantaine) est trop faible à mon avis pour donner une idée exacte des variations chromatiques de cette population et à plus forte raison pour comprendre leur génétique. Cependant de l'observation de ce petit nombre d'individus se dégage une intéressante remarque : aucun insecte de phénotype coloré intermédiaire entre mélanisant et typique ne figure parmi les insectes capturés. Est-ce un pur hasard? ou faut-il penser au contraire qu'à l'inverse de *lineatus lineatus* la sous-espèce *lineatus lateralis* présente une récessivité absolue de la coloration violette? Cette dernière hypothèse n'est pas à rejeter à *priori*

car on verra plus loin les deux types de dominance représentés chez la même espèce. L'obtention de *nigrinos* à partir de *lateralis* typiques aurait permis de lever le doute, mais l'élevage de cette sous-espèce atlantique sténotope a été un insuccès quasi total.

B. LES DEUX MODES DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DE LA MÉLANISATION

I. *ABSENCE DE DOMINANCE : F1 INTERMÉDIAIRE ENTRE LES PARENTS*

Outre *Chrysocarabus lineatus lineatus* déjà étudié entrent dans ce cadre : *Chrysocarabus solieri* et *auronitens festivus*.

a. Cas de *SOLIERI*

1. *FORMES COMBINÉES*

Quatre sous-espèces dont deux vert doré à bordures pourpres (*solieri solieri* et *solieri liguranus*) et deux *mélanisantes* (*solieri bonneti* et *solieri clairi*).

2. *PREMIER CROISEMENT*

solieri liguranus (Monte San Giorgio, Ligurie) × *solieri bonneti* (Tanneron)

Sens du croisement : ♀ *l* × ♂ *b*

Résultats du croisement (tabl. 3, fig. 3)

On remarque que le déchet est sévère. Cela me semble tenir à deux raisons : d'abord à la difficulté d'élever *solieri* avec un bon rendement; en captivité cette espèce s'est toujours montrée peu prolifique et souvent délicate; ensuite à une technique d'élevage encore mal mise au point. D'autre part la mort inattendue de l'unique F1 qui n'a vécu que quelques jours m'a empêché de l'engager dans une expérience de rétrocroisement.

Caractères comparatifs de l'hybride F1

Il est vert émeraude, sauf une partie du disque du pronotum, cuivrée dorée, et le bord externe des élytres, bleu d'acier passant progressivement au vert émeraude. La couleur de ce magnifique insecte est intermédiaire entre celles de ses parents (1) :

(1) Chez les *solieri* décrits il ne sera pas fait mention de la couleur des côtes élytrales primaires, toujours noires.

Géniteur ♀ *l* : vert doré, cuivré sur le disque du pronotum, les bords de celui-ci pourprés; marge élytrale pourpre un peu plus foncée, légèrement violacée.

Géniteur ♂ *b* : bleu foncé brillant tournant au vert bleuâtre sur les régions latéro-postérieures du pronotum, au noirâtre sur son disque, au violet sur sa bordure élytrale.

3. *SECOND CROISEMENT*

solieri bonneti (Tanneron) × *solieri solieri* (Turini)

Sens du croisement : ♀ *b* × ♂ *s*.

Résultats du croisement (tabl. 3, fig. 3).

Rien de particulier n'est à noter pour la F1, mais la combinaison manquée des F1 entre eux et le manque de *solieri solieri* ♂ au moment convenable m'ont contraint à me limiter au rétrocroisement avec *bonneti*. Le ♂ F1, bien qu'ayant manifesté un appétit sexuel apparemment normal, ne semble pas avoir réussi à s'accoupler, avec ses deux ♀♀ homologues, par suite d'un mauvais fonctionnement mécanique de son pénis. Je n'ai pu vérifier si cette impuissance se doublait de stérilité car sa mort inopinée m'a enlevé la possibilité de faire l'étude cytologique de ses gonades.

Caractères comparatifs des hybrides (planche VIII).

* F1.

La couleur est identique chez les trois F1 : vert émeraude doré brillant, pronotum à disque cuivré violacé, le reste vert brillant, ses côtés bordés en avant et en arrière d'une étroite marge pourpre rosée qui intéresse les lobes postérieurs; élytres un peu plus foncés que le pronotum, tournant au vert bleuâtre vers leur bord externe; apex élytral vert bleuté, bordure élytrale légèrement et étroitement rosée pourprée. La couleur est intermédiaire entre celles des parents : couleur du géniteur ♀ *b* : front, cou, côtés et arrière du pronotum vert émeraude foncé, sans trace de bleu, élytres vert émeraude foncé, un peu bleuté, à bordure bleu violacé. Couleur du géniteur ♂ *s* : très proche de celle de la ♀ *liguranus* du croisement précédent avec les élytres un peu plus verts et moins dorés et la bordure élytrale d'un pourpre un peu plus clair.

On remarquera que les métis F1 du croisement ♀ *bonneti* × ♂ *solieri* diffèrent quelque peu par la couleur du produit F1 du croisement ♀ *liguranus* × ♂ *bonneti*. Pourtant ces deux hybrides ont une race génitrice commune, *bonneti*; ensuite, il n'existe pas

TABLEAU 3

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DES CROISEMENTS

solieri solieri (*s*) × *solieri liguranus* (*l*), *solieri solieri* (*s*) × *solieri bonneti* (*b*), *solieri solieri*(*s*) × *solieri clairi* (*c*)

Produits obtenus	GÉNÉRATIONS																	
	♀*l* × ♂*b*			♀*b* × ♂*s*									*c* × *s*					
	F1			F1			F2 Rétrocroisement F1 × *b*						F1					
							♀ F1 16 × ♂ *b*			♀ F1 22 × ♂*b*			♀ *c* × ♂ *s*			♀ *s* × ♂ *c*		
	Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs	
		aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos
Œufs pondus	8			7			6			6			3			5		
Œufs abimés (manipulations)							1											
Œufs embryonnés non éclos							1											
Œufs éclos	5	62 %		3	43 %		3	50 %		5	83 %		3	100 %		5	100 %	
Larves mortes naturellement — au 2e âge	2	25 %	40 %					17 %	33 %		17 %	20 %		33 %	33 %		40 %	40 %
Larves mortes naturellement — au 3e âge							1			1			1			2		
Larves perdues accidentellement	2	25 %	40 %															
Nymphes non métamorphosées										1	17 %	20 %						
Imagos ♀				2			1			2						2		
Imagos ♂	1			1			1			1			2			1		
Imagos Nombre total	1	12 %	20 %	3	43 %	100 %	2	33 %	66 %	3	50 %	60 %	2	66 %	66 %	3	60 %	60 %

de différence sensible de couleur entre *solieri solieri* et *solieri liguranus*, autres races génitrices respectives de ces deux croisements. Il ne me semble pas qu'en la circonstance la différence de couleur entre les deux hybrides puisse être mise sur le compte du sens du croisement. On verra plus loin, en effet, des exemples d'analogie de coloration d'hybrides réciproques. Elle provient certainement des légères différences chromatiques entre les géniteurs des deux croisements; en particulier dans la combinaison ♀ *bonneti* × ♂ *solieri* la ♀ utilisée n'avait pas exactement la même couleur que le ♂ *bonneti* du croisement précédent; elle tirait en effet davantage sur le vert foncé que sur le bleu; il est normal dans ces conditions que les bâtards qu'elle a engendrés soient plus verts, moins bleutés que dans l'autre croisement. Il est normal aussi qu'ils manifestent un caractère recouvert dans le cas précédent : la légère coloration rosée pourprée des bords du pronotum et des élytres.

* F2 *b*

Couleurs des trois descendants F2 *b* du premier couple :

♂ 159 : Tête vert émeraude vif, pronotum identique avec quelques légers reflets dorés et le disque cuivré noirâtre ; élytres vert vif, un peu dorés, un peu plus foncés sur les flancs; bordure élytrale bleu verdâtre.

♀ 161 : Un peu plus foncée que les F1, avec la tête vert émeraude, le pronotum vert sauf le disque très largement noirâtre et les bords antérieurs bleus; élytres vert foncé à bordure bleue.

♀ 157 : Un peu plus foncée que la précédente dans toutes ses parties : tête verte à reflets bleus, pronotum à disque très largement noirâtre, le reste vert foncé et bleu, celui-ci plus largement distribué, élytres vert foncé, bleuâtres sur les bords et à l'apex, à bordure bleue.

Couleur des deux descendants F2 *b* du second couple :

♀ 219 : Un peu plus foncée que les F1 et très proche comme coloration de la ♀ 161, mais entièrement verte, sauf le disque du pronotum très largement noirâtre, une très légère trace de bleuâtre sur les bords antérieurs du pronotum et la bordure élytrale verte excepté aux épaules.

♀ 217 : Tête vert bleuâtre, pronotum bleu d'acier un peu verdâtre, sauf le disque très largement noirâtre, élytres bleus plus foncés sur les côtés, leur bordure bleu foncé. Les deux *bonneti* ♂♂ géniteurs de la F2 *b* étaient de couleur sensiblement identique à celle de la ♀ génétrice des F1. Toutefois la bordure élytrale du ♂ du premier couple était plus bleue que violette, alors que celle du ♂ du second couple était plus violette que bleue.

On constate donc que les cinq produits F2 *b* montrent des couleurs particulières, différentes de celles des F1, de *solieri solieri* et de *solieri bonneti*. Graduellement échelonnées d'un individu à l'autre elles sont intermédiaires entre celles des F1 et de *solieri bonneti*.

4. *TROISIÈME CROISEMENT :*

solieri clairi (Haute Tinée) × *solieri solieri* (Turini).

Sens du croisement : ♀ *c* × ♂ *s*; ♀ *s* × ♂ *c*.

Résultats du croisement (tabl. 3, fig. 3).

La F2 est en voie de réalisation.

Caractères comparatifs des F1.

La couleur est identique chez tous : tête verte avec quelques reflets cuivrés; pronotum vert sauf le disque violacé noirâtre, la bordure latérale qui passe du vert doré dans sa moitié antérieure au doré et au cuivré doré dans sa moitié postérieure, avec même du cuivré franc sur les lobes postérieurs; élytres verts, tournant au vert émeraude près de la gouttière, celle-ci vert bleuâtre. La couleur des F1 est ainsi intermédiaire entre celles des géniteurs :

Couleur des géniteurs *clairi*; tête bleu-verdâtre, pronotum mêlé : bordures latérales largement bleues et violacées en avant, vert bleuâtre en arrière jusque dans les lobes, disque largement noirâtre; élytres vert foncé, par places à reflets bleus, à bordure violette.

Couleur des géniteurs *solieri* : tête et pronotum verts dorés, ce dernier cuivré sur le disque, pourpré latéralement jusque dans les lobes postérieurs; élytres dorés à reflets verts et cuivrés marge élytrale pourprée.

5. *INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET APPLICATION AUX POPULATIONS NATURELLES*

Comme chez *Chrysocarabus lineatus* et pour les mêmes raisons la mélanisation de *Chrysocarabus solieri* est de nature germinale et ici encore la transmission du caractère se fait suivant le mode *Zea*, avec des hybrides F1 de coloration intermédiaire entre celles des parents et indépendante du sens du croisement.

Mais si l'on considère le problème de la mélanisation chez *Chrysocarabus solieri* sous l'angle de la localisation et du pourcentage des mélanisants, on remarque entre *solieri* et *lineatus* des différences profondes, car la mélanisation prend une place très

importante chez le premier du fait du nombre et de l'extension géographique de ses représentants, plusieurs de ses sous-espèces étant caractérisées en premier lieu par leur couleur sombre. Parmi elles, *clairi* mérite une attention particulière : créée par Géhin qui ne la distingue de la sous-espèce typique que par sa couleur bleue violacée : : *ater, prothorace postice et lateribus elytrisque loete coeruleoviolaceis, costis et sutura exceptis* », elle pose au généticien un problème chromatique plus complexe que celui de *bonneti* et de *bonadonai* (1). Car si dans certaines régions (Haut-Boréon, Madone des Fenêtres, Haute Tinée) elle existe seule à l'exclusion d'exemplaires verts dorés et si en tous ces lieux elle a la valeur d'une véritable sous-espèce géographique isolée au même titre que *bonneti* et *bonadonai*, en d'autres endroits, au contraire, elle se rencontre mêlée à des individus verts dorés. C'est le cas des environs immédiats de Saint-Martin-Vésubie (Col Saint-Martin, Valdeblore, etc...). Je dois dire que malgré plusieurs chasses en ces points je n'ai pu y capturer personnellement d'exemplaires bleus typiquement *clairi*. Mais ce dernier est cité de ces localités par divers auteurs et d'autre part j'ai pu voir quelques exemplaires de cette provenance au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Mais de plus, fait remarquable, dans les localités de cohabitation vit une population de *solieri* chromatiquement diverse où se rencontrent des individus à couleurs intermédiaires entre celles des deux formes mêlées. C'est là en particulier et là seulement semble-t-il que se trouvent des exemplaires nommés var. *cyaneoviridis* Carret « dessus vert clair, lavé de bleuâtre, à bordure violacée » et var. *louveti* Clerm. « dessus d'un beau vert franc uniforme, à l'exception des marges du pronotum et des élytres très légèrement bordés de rouge pourpré ». A la lumière de mes expériences qui, quelles que soient les sous-espèces de *solieri* combinées, montrent toujours une hérédité de type intermédiaire, il est tout à fait naturel de considérer *louveti* et *cyaneoviridis* comme des métis de *clairi*, et de la forme verte. La couleur de *louveti* correspond à peu près exactement à celle des trois F1 de mon croisement ♀ *bonneti* × ♂ *solieri*; de même celle de *cyaneoviridis* est très proche de celle de la ♀ F2 *b* A 217. J'ai capturé à Valdeblore des insectes exactement semblables à mes hybrides expérimentaux *clairi* × *solieri*. Il est bien évident que le brassage en tous sens des divers hybrides entre eux et avec les types parentaux (eux-mêmes susceptibles de légères variations individuelles) aboutit à des populations chromatiquement hétérogènes dont l'étude est rendue très difficile par la rareté de *solieri*.

(1) Une étude génétique de cette dernière forme a été entreprise. Il est très probable qu'elle aboutira aux mêmes résultats qu'avec *bonneti*.

b. Cas d'*AURONITENS FESTIVUS*

1. *FORMES COMBINÉES :* FESTIVUS FESTIVUS (*MONTAGNE NOIRE*), FESTIVUS VIOLACEOPURPUREUS (*MONTAGNE NOIRE*).

2. *PREMIÈRE COMBINAISON :* FESTIVUS FESTIVUS × FESTIVUS VIOLACEOPURPUREUS.

Sens du croisement : ♀ *f* × ♂ *v*.

Résultats du croisement (tabl. 4, fig. 4).

Il est bon de remarquer que si la réalisation de la F1 n'a pas posé de problème particulier, il n'en a pas été de même de la F2 : en effet l'absence de ♂ F1 lors de mon croisement expérimental m'a obligé à le remplacer par un ♂ naturel de la Montagne Noire de phénotype aussi semblable que possible, mais de génotype incertain.

Caractères comparatifs des hybrides.

* F1

♀ Y1 : tête cuivrée un peu rougeâtre; pronotum pourpré, un peu violacé sur le disque; élytres cuivrés.

♀ Y4 : tête cuivrée rougeâtre; pronotum pourpré, mais plus largement et plus intensément violacé sur le disque par rapport à Y1; élytres cuivrés un peu rougeâtres.

♀ Y3 : couleur intermédiaire entre celles des deux précédentes.

La couleur des F1 est intermédiaire entre celles de leurs parents :

Couleur du géniteur ♀ : tête et pronotum rouges, disque du pronotum pourpré très légèrement violacé, élytres verts dorés à légers reflets cuivrés.

Couleur du géniteur ♂ : tête bronzée noirâtre à reflets violacés, pronotum noir à peine violacé, élytres rouge pourpré.

On remarque en outre entre les F1 une très légère diversité chromatique. On y reviendra plus loin.

* F2.

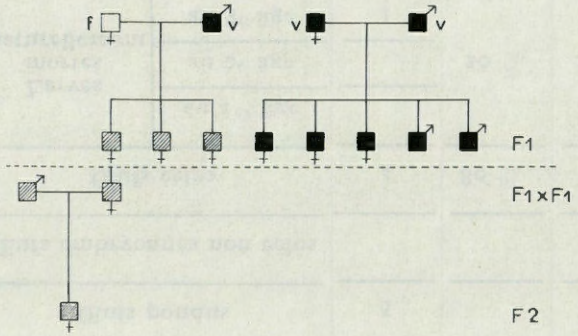
♀ F2 Z2 : tête violacée pourprée, pronotum violet sauf les bords prouprés violacés et le disque largement violet noirâtre, élytres cuivrés rougeâtres.

On voit donc que cette ♀ est un peu plus foncée que ses deux géniteurs F1 quant à son pronotum, identique quant à sa tête et ses élytres et qu'elle se situe par sa couleur générale entre les parents de la F1, un peu plus proche cependant du *nigrino*.

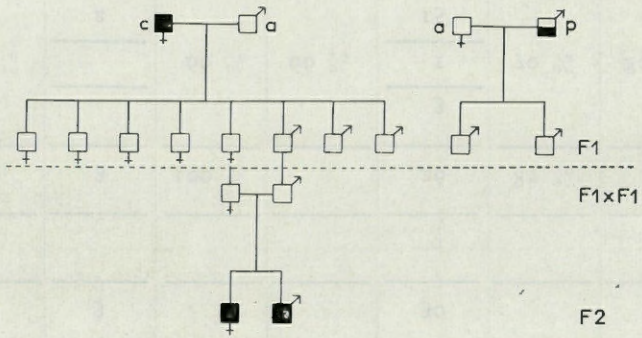
TABLEAU 4

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT *festivus festivus* (*f*) × *festivus violaceopurpureus* (*v*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS								
		♀*f* × ♂*v*						♀*v* × ♂*v*		
		F1			F2 (♀F1 Y 4 × ♂F1 ?)			F1		
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos
Œufs pondus		5			3			30		
Œufs embryonnés non éclos								1		
Œufs éclos		4	80 %		3	100 %		26	87 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge		20 %	25 %		66 %	66 %	3	70 %	80 %
	au 2e âge							1		
	au 3e âge	1			2			15		
Nymphes non métamorphosées								2		
Imagos	♀	3			1			3		
	♂							2		
	Nombre total	3	60 %	75 %	1	33 %	33 %	5	17 %	20 %



4



5

Fig. 4. — Croisement *C. auronitens festivus* (f) × *C. auronitens festivus violaceopurpureus* (v). Générations successives (imagos).

Fig. 5. — Croisements entre *C. auronitens auronitens* (a), *C. auronitens cupreonitens* (c) et *auronitens putzeisi* (p). Générations successives (imagos).

3. *SECONDE COMBINAISON :* FESTIVUS VIOLACEO-PURPUREUS × FESTIVUS VIOLACEOPURPUREUS

Résultats du croisement (tabl. 4, fig. 4).

La génération F1 a seule été obtenue jusqu'ici, non sans difficultés car plusieurs couples sont restés stériles malgré des copulations apparemment normales. On reviendra plus loin sur la seule ♀ fertile.

Caractères comparatifs des F1.

Tête violet foncé chez tous; pronotum entièrement noir violacé ou noirâtre à bordures et fossettes légèrement violacées; élytres rouge pourpré ou pourpré violacé. Cette génération particulièrement sombre et assez homogène ressemble donc de très près à ses parents et surtout à son père :

Géniteur ♀ : tête violet pourpré foncé; pronotum violet à disque largement noirâtre et à bords pourpré foncé; élytres rouge pourpré.

Géniteur ♂ : tête bronzé violacé foncé; pronotum noir violacé à bordure à peine plus claire; élytres rouge pourpré.

4. *INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET APPLICATION AUX POPULATIONS NATURELLES*

Les expériences réalisées sur *auronitens festivus* aboutissent donc à des conclusions identiques à celles tirées de *solieri* et *lineatus* : caractère germinal de la mélanisation, transmission de la couleur avec absence de dominance. Mais les analogies entre *festivus* et *lineatus lineatus* sont plus nombreuses qu'entre *festivus* et *solieri* et ceci pour deux raisons principales :

Les gammes colorées sont plus voisines entre *festivus* et *lineatus lineatus* qu'entre *festivus* et *solieri.*

Les mélanisants de *solieri* constituent des sous-espèces alors qu'ils ne représentent chez *festivus* et *lineatus* que des exceptions.

Les mélanisants de *festivus,* tout comme ceux de *lineatus lineatus* sont d'une fécondité réduite (tabl. 4). Le nombre d'œufs pondus par la génitrice des F1 et la ♀ F1 est très faible; la mortalité larvaire ou nymphale est élevée dans le croisement F1 × F1, très forte pour ♀ *v* × ♂ *v.* A titre comparatif indiquons que dans la descendance d'un couple typique placé exactement dans les mêmes conditions d'élevage, le pourcentage d'imagos par rapport

aux larves a atteint 83 % soit 4 fois plus que chez les *nigrinos* et 2,5 fois plus que chez les F1. On peut donc parler d'une semi-létalité larvaire chez les *festivus nigrinos*.

De plus, comme chez *lineatus lineatus* la vitalité des imagos mélanisants est dans l'ensemble moindre que celle des individus typiques. Car sur cinq *nigrinos* obtenus (♀ *v* × ♂ *v*) l'un est mort sur place dans la logette nymphale, trois autres n'ont duré que quelques semaines; seule la ♀ Z11 a résisté jusqu'à présent.

Nantis de tous ces résultats expérimentaux, il ne nous est pas difficile d'expliquer la polychromie des populations naturelles de *festivus* en Montagne Noire. C'est en effet dans cette dernière région que cette sous-espèce, très stable de couleur dans la majeure partie de son aire (tête cuivrée, pronotum cuivré rougeâtre, élytres verts) est au contraire fort variable. Par exemple, en un point déterminé de la Forêt de Ramondens j'ai trouvé :

— une majorité d'individus typiques (63 %)
une très faible proportion de *violaceopurpureus* (2 %)

— un pourcentage notable d'intermédiaires (35 %) réalisant divers phénotypes de plus en plus foncés :

ph. 1 : tête cuivrée, pronotum cuivré rougeâtre, élytres verts dorés à bordure dorée.

ph. 2 : tête cuivrée légèrement rougeâtre, pronotum rouge, élytres dorés à bordure dorée cuivrée.

ph. 3 : tête cuivrée rougeâtre, pronotum rouge pourpré, élytres dorés cuivrés, bordure cuivrée.

ph. 4 : tête cuivrée rougeâtre, pronotum rouge plus pourpré, élytres cuivrés, bordure cuivrée.

ph. 5 : tête rouge, pronotum pourpré à disque pourpré violacé, élytres cuivrés plus foncés, bordure cuivrée.

ph. 6 : tête rouge pourprée, pronotum violacé pourpré, élytres cuivrés rougeâtres, bordure cuivrée rougeâtre.

Certaines de ces formes intermédiaires ont reçu des noms : *purpureorutilans* Barthe correspond au 5 et *holochrysus* Barthe au 6. Tous ces insectes intermédiaires s'expliquent facilement si on admet qu'ils représentent des produits de multiples combinaisons d'hétérozygotes F1, F2, Fn entre eux et avec les formes parentes. Les trois métis F1 de mon premier croisement (♀ Y1, Y3 et Y4) sont, à de très petites intensités chromatiques près, des *purpureorutilans*; le produit ♀ F2 Z2 ne diffère guère d'un *holochrysus*.

Il est évidemment très regrettable que le croisement qui a fourni cette dernière ♀ n'ait produit qu'un seul imago F2. Une plus nombreuse descendance aurait sûrement abouti, grâce

au jeu des disjonctions des facteurs de coloration, à plusieurs phénotypes différents, reproduisant et expliquant autant de phénotypes naturels. Ce dernier croisement devra donc être repris. Mais l'expérience sera sans doute rendue ingrate par la fertilité réduite de la F1. Cette réduction de fertilité des métis par rapport aux insectes typiques est à mon sens responsable de la large prédominance numérique de ces derniers dans les populations naturelles. Plus tard encore la mise en expérience de métis F2, Fn, montrera probablement que leur fécondité diminue d'autant plus qu'ils ressemblent davantage au mutant *violaceopurpureus*.

Cette série de métis qui, avec les *nigrinos*, donne leur originalité aux *festivus* de la Montagne Noire présente un grand intérêt génétique : elle confirme d'abord sur le terrain mes résultats de laboratoire; elle permet ensuite, grâce aux accouplements entre bâtards assez nombreux, de faire réapparaître au fil des générations quelques rares *nigrinos* qui ne pourraient sans doute pas se maintenir directement entre eux en raison de leur sublétalité héréditaire. Nous verrons enfin plus loin que la multiplicité des phénotypes colorés permet d'apporter des arguments favorables au caractère polyfactoriel de la coloration.

5. *APERÇU DU PROBLÈME DE LA MÉLANISATION CHEZ* CHRYSOCARABUS AURONITENS *SUBSP.* SUBFESTIVUS *OBERTH.*

Subfestivus est la sous-espèce d'*auronitens* du Massif Armoricain. Très voisine de *festivus* avec lequel elle partage les tibias noirs, elle se distingue assez mal, comme le note Jeannel avec raison, des *festivus quittardi* Lap. d'Auvergne qui, pour Barthe, constituent le passage entre les deux sous-espèces.

La variation chromatique chez *subfestivus* n'est pas moins grande que chez *festivus* et comme ce dernier la forme armoricaine possède des mélanisants. Mais bien que la distinction entre *festivus* et *subfestivus* ne repose que sur quelques petits caractères morphologiques, leur éventail coloré diffère : alors que chez *festivus* les formes foncées tournent autour du rouge pourpre violacé, jamais autour du bleu, et que dans les cas les plus extrêmes le noir ne s'établit que sur le pronotum et la tête, au contraire, chez *subfestivus*, les formes foncées du Finistère, des Côtes du Nord et de l'Ille-et-Vilaine se tiennent autour du bleu violacé (ab. *purpureus* Oberth.) et le noir peut tout occuper (ab. *melas* Oberth.). On a signalé en outre des individus d'un bleu intense (ab. *coeruleus* Lap.); d'autres à tête et pronotum indigo brunâtre, avec le centre parfois bronzé, à élytres vert sombre passant au bleuâtre et au violacé (ab. *viridipennis* Bleuse); d'autres à tête et pronotum noirs avec un léger reflet brunâtre et à élytres vert foncé à reflet cuivreux (ab. *mesmini* le M.). Des termes de passage s'observent entre formes foncées

et *subfestivus* typiques : sous le nom de *cupreicolle* Le M. ont été décrits des insectes à tête et pronotum cuivreux sur le disque et à légère bordure indigo, à élytres verdâtres à reflets dorés.

Une pareille floraison de formes comprises dans les gammes des verts, des bleus, des violets plus ou moins foncés fait songer, en plus complexe, aux jeux chromatiques de *solieri clairi* dans la région de Saint-Martin-Vésubie. Il existe entre les deux espèces des convergences chromatiques remarquables, certains *solieri* du Col Saint-Martin ressemblant tout à fait à certains *subfestivus* bretons. Ces similitudes de couleur reposent-elles sur une communauté d'aptitudes et de comportement génétiques entre les deux espèces? L'expérience nous l'apprendra.

II. *RÉCESSIVITÉ COMPLÈTE : F1 RESSEMBLANT AU PARENT NON MÉLANISANT.*

Ce second mode de transmission de la mélanisation a été établi d'après l'étude de deux formes de *Chrysocarabus auronitens* Fabr., l'une holomélanisante, l'autre hémimélanisante.

a. HOLOMÉLANISATION.

1. *FORMES COMBINÉES :* AURONITENS AURONITENS (*NORMANDIE*), AURONITENS CUPREONITENS (*FORÊT DE CERISY*)

2. *SENS DU CROISEMENT :* ♀ *c* × ♂ *a*

3. *CONDITIONS DU CROISEMENT*

Il a été très difficile à réussir. Il ne m'a pas fallu moins de six années d'efforts avant d'obtenir une ♀ vierge. Il était affligeant de constater que des accouplements répétés et prolongés, apparamment normaux et valables, entre insectes dont santé et vigueur semblaient normales, restaient toujours sans résultat. Cette carence est certainement due à une intolérance vis-à-vis de quelque facteur climatique encore indéterminé. Cette sous-espèce normande s'est ainsi comportée comme une « atlantique » intransigeante.

4. *RÉSULTATS DU CROISEMENT* (tabl. 5, fig. 5)

Bien que ceux de la F1 aient été assez satisfaisants, l'espoir que j'avais de constituer trois couples de métis F1 s'envola vite car il ne me resta au printemps suivant que trois individus vivants,

TABLEAU 5

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DES CROISEMENTS
auronitens auronitens (*a*) × *auronitens cupreonitens* (*c*) ET *auronitens auronitens* (*a*) × *auronitens putzeisi* (*p*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS								
		Holomélanisation						Hémimélanisation		
		♀*c* × ♂*a*						♀*a* × ♂*p*		
		F1			F2 (♀F1 *y* 93 × ♂F1 *y* 105)			F1		
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos
Œufs pondus		24			5			4		
Œufs éclos		19	79 %		5	100 %		4	100 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge	4	46 %	58 %	2	60 %	60 %		50 %	50 %
	au 2e âge	7			1					
	au 3e âge							1		
Nymphes non métamosphosées								1		
Imagos	♀	5			1					
	♂	3			1			2		
	Nombre total	8	33 %	42 %	2	40 %	40 %	2	50 %	50 %

deux ♀ (Y90 et Y93) et un ♂ (Y 105). Afin de tirer le maximum de parti de ce dernier il fut associé tour à tour avec chacune des ♀ isolées. Mais seule la ♀ Y93 s'est montrée fertile (1).

5. *CARACTÈRES COMPARATIFS DES HYBRIDES* (Planche VIII)

F1.

Tous les F1 sont semblables entre eux et à leur père : la couleur sombre est donc entièrement récessive.

F2.

Alors qu'on pouvait s'attendre à voir plutôt réapparaître le phénotype *auronitens* dominant, il n'en a rien été et les deux F2 sont de phénotype *cupreonitens* : le ♂ ressemble tout à fait à la génitrice des F1, mais la ♀ en diffère par le mélange au bleu foncé et au violet de cuivré et de bronzé obscurs : tête cuivrée violacée, avec un reflet verdâtre au milieu du cou, pronotum bronzé violacé, avec du verdâtre aux bordures latérales et aux fossettes; élytres bronzés violacés. La coloration de ce dernier insecte, conforme à celle de certains *cupreonitens* de Cerisy, s'explique aisément par l'hétérozygotie chromatique de la ♀ *cupreonitens* initiale du croisement. Je reviendrai plus loin sur cette question.

6. *REMARQUES SUR LES* CUPREONITENS *NATURELS ET QUELQUES FORMES VOISINES*

Cupreonitens n'est connu que de quelques localités :

Dans l'une seulement (Forêt de Cerisy, Calvados) il existe seul à l'exclusion de la sous-espèce typique. Il y constitue donc une véritable race géographique ayant valeur de sous-espèce.

Dans toutes les autres il cohabite avec elle et est extrêmement rare :

Forêt d'Écouves (Orne) : on y a signalé quelques individus semblables à ceux de Cerisy, abusivement rebaptisés *cauvini* Sirguey.

Forêt de Lyons (Eure) où selon Lebis des exemplaires bleu-indigo auraient été pris.

Forêt de Bellême (Orne et Sarthe) où un individu entièrement bleu vert au nom superflu (ab. *coeruleomicans* Leb.) a été découvert.

Petite forêt de Gouffern (Orne) où un autre *coeruleomicans* isolé a également été trouvé.

---

(1) Au moment d'écrire ces lignes deux nouvelles combinaisons en cours commencent à être productives : rétrocroisement ♀ F1 × ♂ *c* (11 imagos, 5 de phénotype *auronitens*, 6 de phénotype *cupreonitens* — proportions normales —) et ♀ F2 × ♂ F2 (3 imagos de phénotype *cupreonitens*). La couleur de ces mélanisants sera étudiée plus loin.

Si l'hybride de *cupreonitens* × *auronitens* ne peut exister à Cerisy par suite de l'absence d'individus verts dorés, il ne peut manquer au contraire de se réaliser dans les quatre autres forêts où des croisements doivent inévitablement se produire entre *nigrinos* et individus typiques. Mais si la couleur foncée est partout comme à Cerisy entièrement récessive, il est impossible par la simple observation de distinguer les hybrides des insectes typiques. C'est pourquoi il serait intéressant de soumettre à des expériences de génétique des insectes de ces autres forêts afin de déterminer si leurs *cupreonitens* sont des mutants, ce qui est probable, et s'ils se comportent comme ceux de Cerisy; malheureusement ces insectes sont très rares et très recherchés par les collectionneurs et d'autre part le problème se complique dans la plupart des cas de la présence à leurs côtés d'autres formes chromatiques de caractère probablement mutationnel :

ab. *ignifer* Haury (Forêt d'Écouves) : entièrement rougeâtre.

ab. *gervaisi* Le M. (Forêt de Lyons) et ab. *charlottae* Venet (Forêt de Bellême) : enfumés.

ab. *putzeisi* Mors (= *letacqui* Ant.) Forêts d'Écouves et de Lyons) : hémimélanisant étudié plus loin.

Hélas pour le généticien ces insectes s'accouplent au hasard sans choisir leurs partenaires ce qui en définitive aboutit dans ces forêts à des populations particulièrement hétérozygotes.

Par ailleurs dans d'autres régions de l'aire d'*auronitens auronitens* on rencontre isolément des mélanisants (*nigrinos* de Suisse et de Savoie connus sous le nom d'*atratus* Heer.). Enfin on doit rapprocher de tous les cas précédents celui des mélanisants (ab. *opacus* Haury = *funestus* Csiki) correspondant à la sous-espèce *auronitens escheri* Pall. qui peuple les Carpath s.

b. HÉMIMÉLANISATION.

1. *FORMES COMBINÉES :*
AURONITENS AURONITENS (*NORMANDIE*),
AURONITENS PUTZEISI *MORS* (= LETACQUI *ANT.*)

Sous le nom de *putzeisi* Mors a été décrite en 1863 de la Forêt de Soignes (Belgique) une forme hémimélanisante d'*auronitens* à élytres bleus violets ou noirs, parfois avec des reflets verdâtres, alors que la tête et le pronotum restent dorés ou rouge feu. Cette forme n'est pas très rare puisque LELEUP en a noté une proportion allant jusqu'à 8 %. En 1919, ANTOINE a nommé *letacqui* des individus de même couleur qui se rencontrent, très rarement, dans certaines forêts normandes (Écouves, Perseigne,

Bellême, Senonches, Lyons). D'accord avec BREUNING, je crois souhaitable de mettre *putzeisi* et *letacqui* en synonymie car ces formes apparaissent identiques par leurs caractères morphologiques. Les expériences vont montrer des aspects de leur comportement génétique.

2. *EXPÉRIENCES DE* RAYNAUD

Il opère avec des insectes de Soignes. Sans s'astreindre à n'utiliser que des ♀ vierges, il constitue trois séries d'insectes en vrac :

1e série : ♀ et ♂ de phénotype *auronitens auronitens*
2e série : ♀ et ♂ *putzeisi*
3e série : ♀ de phénotype *auronitens auronitens*, ♂ *putzeisi.*

Malgré le manque de rigueur de cette expérience chanceuse il arrive à deux résultats intéressants :

Apparition, parmi les 32 descendants de la série 1, de 2 *putzeisi.*

Apparition exclusive de *putzeisi* dans la descendance de la série 2.

Il en tire logiquement la conclusion du caractère mutationnel de *putzeisi* et de la récessivité de sa coloration élytrale.

3. *EXPÉRIENCES PERSONNELLES*

Elles ont été faites avec des géniteurs normands : *auronitens auronitens* : Forêt de Conches; *putzeisi* : Forêt de Bellême (1).

Sens du croisement : ♀ *a* × ♂ *p.*

Résultats du croisement (tabl. 5, fig. 5).

La mort prématurée des deux ♂ F1 (l'un âgé d'une semaine, l'autre de sept mois) ne m'a pas permis de poursuivre cette expérience qui n'aurait pu d'ailleurs, faute de ♀ F1, continuer que sous forme de rétrocroisements.

Caractères comparatifs des F1.

Les deux métis F1 sont semblables entre eux et à leur mère, c'est-à-dire à la forme typique. Comme elle, ils ont la tête et le pronotum rouges un peu pourprés, les élytres verts dorés; alors que le père porte des élytres violacés noirâtres avec par places

(1) Je remercie tout spécialement mon ami A. SIMON de m'avoir procuré ce dernier insecte d'un grand prix pour les collectionneurs.

quelques légers reflets vert foncé, tandis que sa tête est vert cuivré, et son pronotum mêlé de vert doré, de doré et de cuivré rougeâtre avec le disque violacé. La coloration élytrale sombre est donc récessive.

4. *EXISTENCE DE CET HYBRIDE DANS LA NATURE*

Cet hybride peut se réaliser naturellement dans les forêts où cohabitent les formes parentes, mais du fait de son phénotype identique à celui d'*auronitens auronitens* il doit passer inaperçu.

En conclusion on constate donc chez les deux hémimélanisants *putzeisi* et *letacqui* une identité génétique doublant l'identité morphologique. Raison de plus pour les confondre. Aussi bien en Belgique qu'en Normandie s'est déclanché un processus mutationnel identique de coloration (1).

5. *APERÇU DU PROBLÈME DE L'HÉMIMÉLANISATION CHEZ* CHRYSOCARABUS AURONITENS *SUBSP.* SUBFESTIVUS *OBERTH.*

Une hémimélanisation parallèle intéresse la sous-espèce *auronitens subfestivus*. Dans certaines localités armoricaines (Forêt de Lorges) on trouve en effet de très rares hémimélanisants à tête et pronotum rouge pourpré doré et à élytres bleu noir ou vert noirâtre foncé (ab. *bleusei* Oberth.).

Il serait intéressant de déterminer expérimentalement si l'hémimélanisation de *bleusei* est mutationnelle — il est logique de le supposer — et si elle obéit au même déterminisme génétique que celle de *putzeisi*. Dans la nature le problème du métissage de *bleusei* est rendu particulièrement complexe par la coexistence de cette forme, non seulement avec *subfestivus* typique, mais encore avec les holomélanisants de ce dernier. Le brassage en tous sens de tous ces insectes aboutit à des populations particulièrement hétérozygotes avec nombreux intermédiaires parfois très particuliers. C'est ainsi que l'ab. *cupreicolle* Le M. fait la transition entre *bleusei* et *viridipennis* pour la tête et le pronotum, entre *bleusei* et *subfestivus* typique pour les élytres.

---

(1) Le parallélisme génétique entre *putzeisi* et *letacqui* se traduit encore, dans leurs forêts respectives, par des formes de couleurs intermédiaires avec celles de la forme typique. L'interprétation en sera donnée plus loin.

C. DÉTERMINISME POLYFACTORIEL DE LA COLORATION

I. *MISE EN ÉVIDENCE EXPÉRIMENTALE.*

Elle ressort ostensiblement des expériences décrites plus haut sur *lineatus*, *solieri* et *auronitens festivus*. Rappelons l'apparition à la F2, chez ces trois espèces, de couleurs nouvelles différentes de celles de la F1 et des géniteurs de cette dernière :

Parmi la F2 du croisement : ♀ *lineatus fuliginosus* × ♂ *lineatus lineatus* se trouve un individu (♀ A19) situé par sa couleur entre ses parents F1 et le ♂ géniteur vert de ces derniers ainsi qu'un individu *nigrino* (♂ A16) légèrement plus foncé que la génitrice *nigrino* des F1.

La F2 *b* du croisement : ♀ *solieri bonneti* × ♂ *solieri solieri* montre cinq produits à couleurs graduellement étalées entre celles des F1 et de *solieri bonneti*.

A la F2 du croisement : ♀ *festivus festivus* × ♂ *festivus violaceopurpureus* le seul métis obtenu (♀ Z2) n'est exactement conforme ni à la F1 ni aux géniteurs de la F1 (1).

Ces couleurs nouvelles ne peuvent relever d'une action du milieu durant l'expérience. J'ai déjà insisté en effet sur sa constance respectivement pour les œufs, les larves et les nymphes appartenant à une même ponte et à des pontes parallèles. La variation chromatique a donc une origine germinale. Elle est la marque de l'intervention de plusieurs facteurs. La multiplicité factorielle rend compte des cas de légère hétérogénéité chromatique de certains produits F1 (croisements : ♀ *lineatus fuliginosus* × ♂ *lineatus lineatus*, ♀ *lineatus fuliginosus* × ♂ *lineatus fuliginosus*). Elle explique également les gammes colorées de ces insectes et le nombre important d'individus hétérozygotes dans certaines populations naturelles. Cette hétérozygotie, particulièrement caractérisée et diverse chez certains holomélanisants (*solieri clairi*, *auronitens festivus*) intéresse aussi les hémimélanisants (*cf.* intermédiaires entre *auronitens auronitens* et *auronitens putzeisi*). Elle peut compliquer la tâche dans certains croisements en empêchant de disposer de géniteurs absolument purs. C'est ainsi que la ♀ utilisée dans la combinaison : ♀ *festivus* × ♂ *violaceopurpureus* était certainement

---

(1) Les *cupreonitens* du croisement : *auronitens* × *cupreonitens* obtenus tout récemment (♀F1 × ♂ *c* et ♀F2 × ♂ F2) sont également dans ce cas : La plupart de ces produits en effet ont une couleur d'ensemble vert foncé, différente de celle de leurs géniteurs directs.

un peu hétérozygote en raison de sa couleur générale un peu plus foncée que celle de la forme typique, hétérozygotie en accord avec une légère diversité chromatique de la F1 engendrée (1).

II. *NATURE ET NOMBRE DES FACTEURS DE COLORATION.*

L'étude de cette délicate question est en cours. Je me contenterai donc de l'effleurer ici. Deux ensembles essentiels de facteurs sont à considérer :

a. FACTEURS ADDITIFS (= CUMULATIFS).

Leur intervention rend le mieux compte de l'échelonnement des couleurs dans les populations polychromes en particulier chez *solieri*, *festivus* et *subfestivus*.

b. FACTEURS QUALITATIFS.

Aux graduations d'une même couleur s'ajoutent des jeux d'allèles multiples. Le meilleur exemple m'en semble fourni par l'ensemble *auronitens cupreonitens*, ce dernier avec toutes ses variantes chromatiques, allant du bronzé-doré au noir absolu en passant par les violets, bleus et verts foncés. Cette gamme colorée correspond à une série d'allèles dont le terme supérieur (*auronitens*) est dominant sur tous les autres. Quant aux dominances réciproques des allèles mineurs de *cupreonitens* il est impossible de se prononcer fermement sur elles avec si peu de résultats. Cependant l'apparition de descendants vert foncé à partir d'un géniteur bleu et d'un autre bronzé incline à penser que ces deux allèles parentaux doivent plus ou moins s'équilibrer.

L'allèle bronzé ne manque pas chez les autres *Chrysocarabus*. Il se rencontre parfois chez festivus (tête + pronotum), chez *solieri solieri* (*fusco-aeneus* Clerm.). Les *splendens* de divers points des Basses-Pyrénées l'expriment avec une certaine fréquence (*pallens* Lap.). Il est intéressant de rappeler qu'il s'est extériorisé dans un produit d'élevage du croisement *splendens* × *lineatus*, bien que les géniteurs initiaux appartiennent à des populations à individus généralement non bronzés.

---

(1) Mon intention était évidemment d'utiliser pour ce croisement les formes colorées les plus extrêmes, à coup sûr les moins hétérozygotes. Mais si j'ai pu y parvenir pour le ♂ de Ramondens les aléas de l'élevage ne me l'ont pas permis complètement pour la ♀.

c. NOMBRE DES FACTEURS EN ACTION.

Il est variable avec les espèces, sous-espèces, populations comme en témoigne dans chaque cas le nombre de phénotypes colorés. C'est ainsi par exemple que chez *festivus* de l'Aveyron le déterminisme de la couleur peut s'expliquer par la simple intervention d'un seul couple d'allèles équilibrés, tandis que la polychromie des *festivus* de la Montagne Noire doit reposer sur l'interférence d'au moins trois allèles et trois facteurs additifs.

D. MÉLANISATION ET MILIEU NATUREL

On a vu que la mélanisation des *Chrysocarabus* étudiés était indépendante des conditions expérimentales de milieu. Mais d'autre part certaines espèces présentent des aires de stabilité chromatique avec seulement les colorations métalliques typiques et des régions d'instabilité où s'établissent des foyers de mélanisation plus ou moins puissants et étendus. Ces foyers, nombreux et dispersés, correspondent-ils à des conditions écologiques particulières ? Envisageons successivement pour répondre à cette question, quatre facteurs essentiels : altitude, humidité, nature du sous-sol, nature du tapis végétal.

I. *ALTITUDE.*

Nous constatons l'échelonnement des mélanisants depuis les très bas niveaux jusqu'aux étages subalpin et même alpin et ceci parfois chez la même espèce : c'est ainsi que *solieri bonneti* vit entre 50 m et 600 m et *solieri clairi* entre 1200 m et plus de 2000 m. Certains mélanisants sont cantonnés aux basses altitudes (*auronitens* normands et bretons) d'autres aux moyennes (*festivus* de la Montagne Noire, *solieri bonadonai*) tandis que d'autres enfin sont de purs orophiles (*punctatoauratus bigerrio lugubris*).

II. *HUMIDITÉ.*

NICOLAS étudiant les *punctatoauratus bigerrio lugubris* du Pic de Nère (Hautes-Pyrénées) a prétendu que ces *nigrinos* se trouvaient seulement entre 2100 m et 2200 m sur des pentes particulièrement humides et marécageuses. J'ai étudié à plusieurs reprises cette montagne et les montagnes voisines. J'ai pu constater ainsi que ces *nigrinos* — dont le caractère germinal demanderait d'ailleurs à être expérimentalement établi — se trouvent dispersés entre 1850 m et 2350 m et ne sont aucunement liés aux endroits

humides et marécageux du reste bien peu étendus, représentés seulement par quelques petites mouillères isolées. Par contre je n'ai pas trouvé un seul mélanisant de *bigerrio* sur les gradins sud du Lac Bleu qui sont par larges places bien plus humides que les pentes du Pic de Nère.

Certains assurent que la Forêt de Cerisy est particulièrement humide et rendent cette humidité — que LEBIS ne trouve pas plus élevée que celle d'autres forêts normandes et bretonnes — responsable de la mélanisation de *cupreonitens*. Mais à l'opposé *solieri bonadonai* à Aiguines et *lineatus fuliginosus* à Andia sont liés à des biotopes particulièrement secs.

III. *NATURE DU SOUS-SOL.*

On trouve *lineatus fuliginosus* sur la dolomie de la Sierra de Andia, *lineatus lateralis subholoviolaceus* sur les grès siliceux de la Sierra Arbolente, *auronitens festivus violaceopurpureus* sur les schistes cristallins de la Montagne Noire et la même espèce peut montrer un grand éclectisme pétrographique : *solieri bonneti* s'est établi sur les gneiss du Tanneron et les rhyolites de l'Esterel, *solieri bonadonai* sur les calcaires de la Chens et du Verdon, *solieri clairi* sur les grès siliceux et les marnes de la Haute Tinée ainsi que sur les granites et gneiss du Boréon et de la Madone des Fenêtres.

IV. *NATURE DU TAPIS VÉGÉTAL.*

Les mélanisants occasionnels mêlés aux individus typiques fréquentent les mêmes forêts que ces derniers, la plupart du temps des hêtraies. Ils ne manifestent apparemment aucune propension à s'isoler parmi des tapis végétaux particuliers; quant aux sous-espèces mélanisantes leur indifférence vis-à-vis des essences forestières favorables est manifeste : *solieri bonadonai* vit dans la hêtraie d'Aiguines et dans la sapinière de la Chens, *solieri clairi* se trouve dans des sapinières et *solieri bonneti* dans des châtaigneraies.

La diversité même des lieux où vivent les mélanisants nous montre que ces insectes *ne semblent pas avoir de dénominateur écologique commun.* A la lumière des expériences de laboratoire et des observations des biotopes naturels doit-on dès lors conclure que le milieu n'a aucune action sur le phénomène? Il convient de considérer au contraire les différences sensibles entre l'influence d'un milieu expérimental toujours artificiel se manifestant sur un nombre très réduit de générations et celle d'un milieu naturel embrassant des millénaires. Je pense qu'à l'origine les poussées mutationnelles de mélanisation se sont effectuées au hasard.

Aux aptitudes intrinsèques des mutants nouveaux (longévité, fécondité, etc...) les divers facteurs du milieu ont ajouté leurs potentialités sélectives. Ils ont ainsi participé et participent toujours à la correction des erreurs génétiques en permettant l'élimination des ratés ou au contraire l'épanouissement des réussites. Ainsi s'explique le succès de certaines formes mélanisantes compétitives (*auronitens cupreonitens*, *solieri bonneti*, etc...) tandis que d'autres moins favorisées vivotent actuellement dans la précarité (*lineatus fuliginosus*).

E. MÉLANISANTS GERMINAUX ET SOMATIONS MÉLANISANTES

La possibilité de phénocopies mélanisantes non héréditaires chez ces Carabes ne doit pas être systématiquement exclue; on sait en effet qu'à la suite d'actions définies de certains facteurs (chocs thermiques par exemple) s'exerçant à des stades particuliers (périodes sensibles) du développement, des insectes montrent un parallélisme entre mutations naturelles et somations expérimentales : *Drosophila* (GOLDSCHMIDT), *Papilio* (STANDFUSS), *Lasiocampa* (PICTET), etc... Chez les Coléoptères TOWER a obtenu justement ainsi une somation mélanisante de *Leptinotarsa* mimant la mutation parallèle *melanica*. BOURGIN, expérimentant sur des Cétoines, a suscité des insectes plus sombres à certaines températures.

Beaucoup reste à faire dans ce domaine chez les Carabes (1).

F. MÉLANISANTS GERMINAUX ET MÉLANISANTS D'ÉROSION

Outre les mélanisants germinaux on trouve aussi parfois des mélanisants d'érosion consécutifs à l'usure de la couche superficielle transparente de chitine. Cette usure est évidente chez les vieux insectes à la suite de leurs nombreux frottements contre les pierres. Elle intéresse en premier lieu les régions les plus saillantes (parties médianes du pronotum et des élytres).

---

(1) M. STURANI, par des modifications de température et d'humidité appliquées à la nymphe ou au jeune imago, a obtenu chez diverses espèces (*Cc. olympiae* et *Carabus* s. str. *cancellatus* Illig.) quelques somations chromatiques, mais bien en deçà de la mélanisation totale.

Elle s'accompagne d'une usure des mandibules, des griffes et des soies. L'avenir montrera que bon nombre de mélanisants décrits n'ont pas d'autre cause. L'aberration *obscurus* Le M. de *lineatus* a été très probablement établie sur un de ces insectes. Il est en effet significatif de constater la localisation de son noircissement sur ses parties les plus saillantes, en particulier sur l'aire médiane de ses élytres. De même, les *solieri solieri* assombris de haute montagne relèvent probablement de la mélanisation d'érosion. Par contre le *lineatus* mélanisant du Col de Barceleco est certainement un *nigrino* germinal. L'expérience pourra confirmer peut-être le coup de râpe microclimatique invoqué par FRADOIS et BOURGIN pour expliquer ces insectes plus sombres. On peut signaler enfin pour mémoire qu'une usure chimique par l'action de certaines substances corrosives aboutit à des résultats analogues.

Tous ces mélanisants d'érosion ont bien moins d'intérêt pour les savants que pour les collectionneurs et surtout les marchands. Leurs noms sont superflus et doivent à mon sens disparaître.

En conclusion, le genre *Chrysocarabus* est donc traversé par un courant de mélanisation, tantôt récessive, tantôt équilibrée, dont les modalités varient selon les espèces et parfois au sein de la même espèce. Suivant les cas ce courant connaît des fortunes diverses : ici il noie les populations de régions entières et crée des sous-espèces, là il n'entraîne qu'un petit nombre de représentants mais affecte cependant la coloration d'une fraction notable de la population, là encore il ne se manifeste que comme une petite infiltration sans incidence appréciable sur l'ensemble des individus, là enfin il passe en dehors de l'espèce (1).

La mélanisation n'est d'ailleurs pas l'apanage exclusif des *Chrysocarabus* parmi les *Carabidae* : on la retrouve en effet dans d'autres genres de Carabes (*Carabus* du Mont Ventoux, d'Europe Centrale, *Coptolabrus* d'Extrême-Orient, etc.) et hors des *Carabini* chez des Calosomes et des Céroglosses.

---

(1) Un second courant chromatique traverse les *Chrysocarabus* : il s'agit de l'*érythrisme* (= *rufinisation*) des appendices. Il ne fera pas ici l'objet d'une étude génétique particulière, mais il en sera cependant question plus loin.

CHAPITRE TROISIÈME

CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES

A. COMBINAISON DE *CHRYSOCARABUS* ENTRE EUX

I. *CHRYSOCARABUS SPLENDENS* × *CHRYSOCARABUS LINEATUS.*

Ce croisement a été réalisé expérimentalement jusqu'à la F1 par HOCHSTETTER qui a combiné *splendens* avec *lineatus ursuius* du Pays Basque français et par RAYNAUD qui en a fait autant avec des insectes de Navarre espagnole. J'ai repris ce croisement afin de le conduire bien plus loin.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 6, fig. 6).

1. *F1*

Obtenue dans les deux sens : ♀ *s* (Aveyron) × ♂ *l* (Sierra Mencilla) : 5 F1 (3 ♀♀, 2 ♂♂) — ♀ *l* (Sierra Palombera) × ♂ *s* (Bélesta) : 5 F1 (1 ♀, 4 ♂♂).

2. *F2*

Elle n'a pu être réalisée jusqu'ici qu'avec des dérivés du croisement : ♀ *s* × ♂ *l*, les F1 réciproques étant d'obtention trop récente et en cours d'épreuve.

F1 × F1

La confrontation de deux couples est restée stérile, malgré des accouplements et une ponte de 7 œufs.

Rétrocroisements.

Par contre les rétrocroisements entre ♀♀F1 et ♂♂ des deux espèces parentes ont été positifs :

* ♀ F1 × ♂ *s* (Bélesta) : 6 F2 *s* (2 ♀♀, 4 ♂♂)
* ♀ F1 × ♂ *l* (Sierra Mencilla) : 9 F2 *l* (6 ♀♀, 3 ♂♂)

3. *F3*

Produits de rétrocroisement entre eux.

Les six produits F2 *s* ont été confrontés avec des fortunes diverses. Un couple seulement s'est montré fertile : 5 F3 (2 ♀♀, 3 ♂♂).

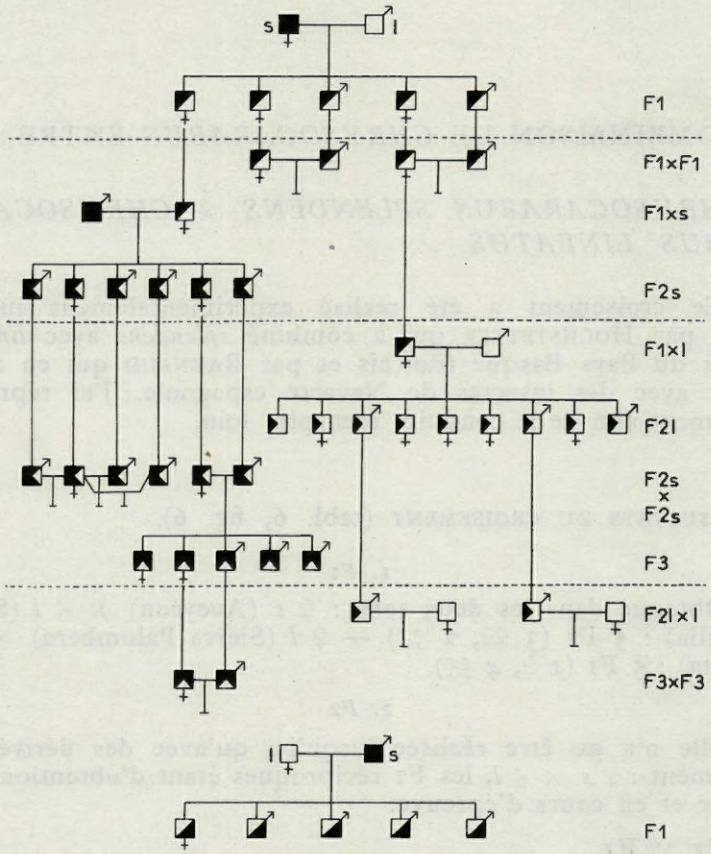


Fig. 6. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. lineatus* (l). Générations successives (imagos).

TABLEAU 6

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT
Chrysocarabus splendens (*s*) × *Chrysocarabus lineatus* (*l*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS																					
		F1						F2								F3						F4		
								F1 × F1		Rétrocroisements						F2 *s* × F2 *s*				*l* × F2 *l*		F3 × F3		
										F2 *s*			F2 *l*											
		♀*s* × ♂*l*			♀*l* × ♂*s*			♀ 120 × ♂ 114	♀ 115 × ♂ 121	♀ F1 116 × ♂*s*			♀ F1 120 × ♂*l*			♀ 76 × ♂ 75 ♂ 116 ♂ 117	♀ F1 114 × ♂ 113			♀*l* × ♂ F2 *l* 657	♀*l* × ♂ F2 *l* 658	♀ 705 × ♂ 610		
		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs	
			aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos				aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos			aux œufs pondus	aux œufs éclos				aux œufs pondus	aux œufs éclos
Œufs pondus		7			20			0	7	9			15			3	10			15	23	4		
Œufs abîmés (manipulations)		2																						
Œufs éclos		5	71 %		13	65 %			0	9	100 %		13	87 %		0	10	100 %		0	0	1	25 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge				3																			
	au 2e âge				1	40 %	62 %			2	33 %	33 %		26 %	31 %		2	50 %	50 %				25 %	100 %
	au 3e âge				4					1			4				3					1		
Imagos	♀	3			1					2			6				2							
	♂	2			4					4			3				3							
	Nombre total	5	71 %	100 %	5	25 %	38 %			6	67 %	67 %	9	60 %	69 %		5	50 %	50 %					

Produits de rétrocroisement combinés aux espèces parentes.

Aucun des 38 œufs pondus par des ♀♀ *l* des Sierras de Andia et Palombera combinées avec deux ♂♂ F2 *l* n'a montré d'indice de développement embryonnaire.

4. *F4*

La mort prématurée de trois produits F3 sur cinq m'a contraint à n'éprouver qu'un couple qui n'a pas donné d'adulte.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES (Planche II, *a-e*).

En ce qui concerne les F1, elle se rapporte seulement aux produits ♀ *s* × ♂ *l*, les hybrides réciproques, actuellement vivants, étant engagés dans d'autres expériences et n'ayant pu encore faire l'objet d'études précises.

Dès le premier regard on constate l'opposition entre l'uniformité de la F1 et la diversité plus ou moins accusée des générations ultérieures, reflet de la dispersion des caractères spécifiques par la ségrégation.

1. *COULEUR*

F1.

Elle est semblable chez tous : cuivrée rougeâtre, avec de légers reflets cuivrés dorés sur les flancs des élytres; bordure élytrale un peu plus dorée. Elle diffère de celle des géniteurs :

♀ *s* : Tête et pronotum cuivrés pourprés, élytres rouges cuivrés à bordures cuivrées rougeâtres.

♂ *l* : Tête et pronotum cuivrés dorés à reflets verts, élytres verts dorés à marges cuivrées dorées.

La F1 se montre donc homogène pour ce caractère; sa couleur traduit une forte dominance de *splendens*.

F2 *s*.

Sur les six produits on trouve :

Deux individus presque conformes au type F1, l'un (♀ 114) un peu plus foncé, l'autre (♀ 76) un peu plus pourpre dans l'ensemble;

Deux individus (♂♂ 113 et 116) cuivrés avec des reflets verdâtres sur les bords du pronotum et des élytres, donc intermédiaires entre les F1 et le père des F2 *s*, ce dernier ayant une tête cuivrée, un pronotum cuivré à reflets pourprés, des élytres dorés à reflets verts et cuivrés ;

Deux individus enfin (♂♂ 75 et 117) plus clairs que tous les géniteurs successifs du croisement : ♂ 75 cuivré, plus clair que 113 et 116; ♂ 117 vert doré, cuivré doré sur le disque du pronotum et la surface élytrale.

L'intervention comme géniteur ♂ de la F2 *s* d'un *splendens* de Bélesta, issu d'une population où les couleurs vertes sont fréquentes, explique la coloration particulière de ces deux derniers F2 *s*.

F2 *l*.

Deux individus ressemblent de très près aux F1, l'un (♀ 663) un peu plus foncé dans l'ensemble, l'autre (♀ 661) avec seulement le disque du pronotum un peu plus sombre.

Cinq autres (♀♀ 544, 546, 666; ♂♂ 657, 664) sont à peine un peu plus clairs que les F1. Un autre (♂ 658) a la couleur de son père : Tête cuivrée, pronotum cuivré pourpré, élytres dorés à reflets verts et cuivrés. Le dernier enfin (♀ 545) est un peu plus clair que son père : Tête et pronotum cuivrés clairs, ce dernier à bordures dorées verdâtres, à disque étroitement pourpré violacé, élytres dorés à reflets verts et cuivrés, à bordure cuivré clair.

F3.

Un individu (♀ 609) identique aux F1;

Un autre (♂ 612) plus foncé, d'un rouge tirant sur le pourpré;

Un troisième (♂ 611) plus clair que les F1, entièrement cuivré, presque exactement semblable au ♂ F2 *s* 113, les élytres à peine un peu plus sombres que ceux de ce dernier;

Enfin la ♀ 705 est très particulière par sa couleur générale bronzée foncée, mais avec des régions assombries (disque du pronotum bronzé noirâtre) ou éclaircies (moitié antérieure de la tête, bordures du pronotum et moitié postérieure des bordures élytrales toutes cuivrées rougeâtres, dos des élytres à reflets dorés cuivrés.

Cette F3, remarquable par sa coloration, marque une tendance à l'assombrissement chez deux individus (♂ 612 et ♀ 705) dont par ailleurs les couleurs ne correspondent ni à celles des F2 P, ni à celles des F1 ni à celles des géniteurs respectifs de ces deux générations d'hybrides. L'explication de ces faits sera donnée plus loin.

2. *TAILLE* (tabl. 7, fig. 7)

F1.

Cette génération se caractérise par sa grande homogénéité et par sa grande taille d'ensemble. Par leur longueur les F1 se situent à la limite supérieure extrême des longueurs de *lineatus* et en dehors même de celles-ci, mais ils sont entièrement compris dans les limites de *splendens* et concordent ou voisinent avec

la classe modale de ce dernier. Malgré sa taille avantageuse, qui traduit une forte dominance de *splendens*, la F1 ne présente pas de luxuriance pour ce caractère.

F2 *s*.

Génération assez homogène et de taille conséquente, quoique inférieure dans l'ensemble à celle de la F1. L'intervention dans le croisement d'un ♂ *splendens* de Bélesta, produit d'une population

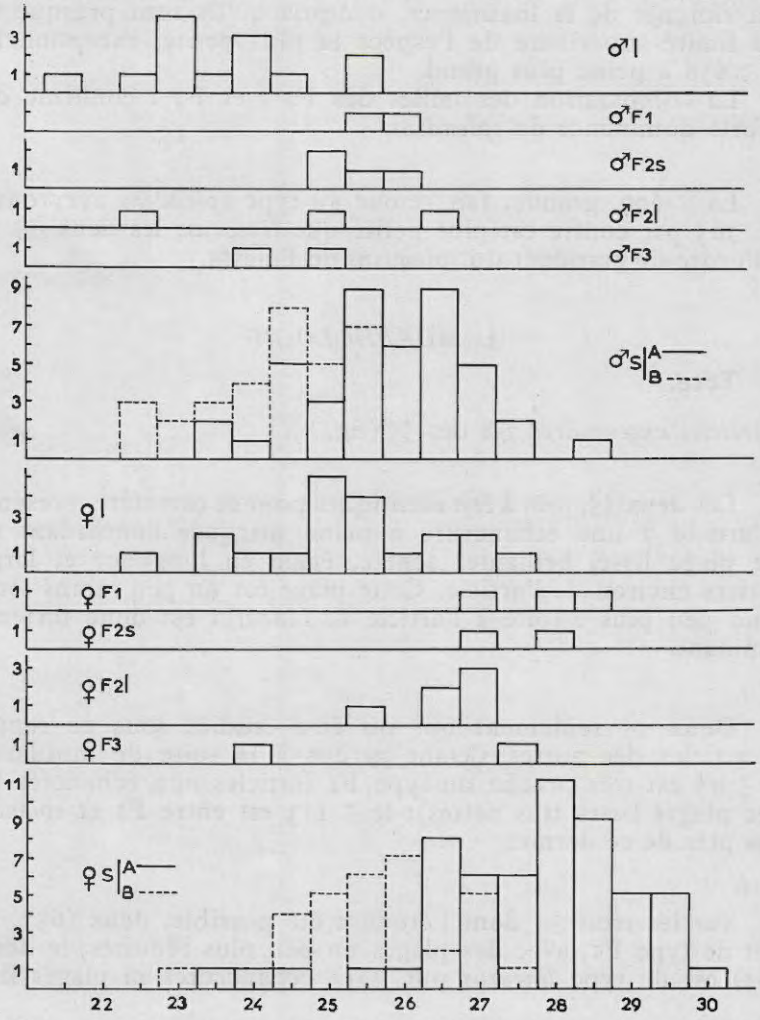


Fig. 7. — Croisement *C. splendens* (sA : Aveyron, sB : Bélesta) × *C. lineatus* (l). LTo : Histogrammes des fréquences. Abscisses : LTo en mm. Ordonnées : Nombre d'individus (représentation valable pour tous les histogrammes de LTo des divers croisements).

de taille réduite par rapport à celle de l'Aveyron, est responsable de cette diminution. Les deux plus grands individus F2 *s*, luxuriants par rapport au *splendens* de Bélesta ne le sont plus vis-à-vis du *splendens* aveyronnais.

F2 *l.*

Cette génération est d'abord hétérogène pour les ♂♂, fortement dispersés dans les histogrammes; ensuite ses représentants sont éloignés de la luxuriance, compris qu'ils sont presque tous à la limite supérieure de l'espèce la plus petite, exception faite du ♂ 658 à peine plus grand.

La comparaison des tailles des F2 *s* et F2 *l* confirme donc la forte dominance de *splendens.*

F3.

La ♀ 609, grande, fait retour au type *splendens* aveyronnais, la ♀ 705 par contre est plus petite que *lineatus*; les deux ♂♂ sont de l'ordre de grandeur du *splendens* de Bélesta.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Articles antennaires* 7-8 des ♂♂ (fig. 8).

F1.

Les deux ♂♂, tout à fait identiques pour ce caractère, présentent à l'article 7 une échancrure à peine marquée concordant avec une plage lisse, brillante, achète, égale en longueur et largeur au tiers environ de l'article. Cette plage est un peu moins longue et un peu plus étroite à l'article 8. *Lineatus* est donc fortement dominant.

F2 *s.*

Deux ♂♂ seulement ont pu être étudiés sous ce rapport, les articles des autres s'étant perdus à la suite de mutilations. Le ♂ 75 est très proche du type F1 (articles non échancrés mais avec plages lisses très nettes); le ♂ 113 est entre F1 et *splendens*, plus près de ce dernier.

F2 *l.*

Sur les trois ♂♂ dont l'étude a été possible, deux (657, 658) sont de type F1, avec des plages un peu plus réduites, le dernier (664) est de type *lineatus* pur, sans échancrures ni plages lisses.

F3.

Chez 612 les deux articles rappellent ceux de certains F2 *l*, chez 611 leurs échancrures sont presque aussi profondes que chez *splendens.*

TABLEAU 7

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus lineatus* : HYBRIDES F1, F2 *s* ET F2 *l*

VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Hybrides			Valeurs structurales réelles en mm						Valeurs structurales relatives à LTo					Indices caractéristiques		
			LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	LP/LTo	lP/LTo	lE/LTo	LA/LTo	LTi/LTo	LP/lP	lE/lP	LTi/LA
F1	♀	115	5,5	6,7	10,1	6,7	9,5	28,6	0,1923	0,2342	p,3531	0,2342	0,3321	0,8208	1,5074	1,4179
		116	5,1	6,5	10	6,9	9,3	27,2	0,1875	0,2389	0,3676	0,2536	0,3419	0,7846	1,5384	1,3478
		120	5,4	6,6	10,1	6,2	9,6	27,9	0,1935	0,2365	0,3620	0,2222	0,3440	0,8181	1,5303	1,5483
	♂	114	5,1	6,4	9,7	6,8	9,5	26,2	0,1946	0,2442	0,3702	0,2595	0,3625	0,7968	1,5156	1,3970
		121	4,9	6	9	4,2	9,4	25,7	0,1906	0,2334	0,3501	0,1634	0,3657	0,8166	1,5000	2,2380
F2 *s*	♀	76	5	5,7	9,6	3,8	9,4	27,8	0,1798	0,2050	0,3453	0,1366	0,3381	0,8741	1,6842	2,4736
		114	5,1	5,9	9,9	6,4	9,4	27	0,1888	0,2185	0,3666	0,2370	0,3481	0,8644	1,6779	1,4687
	♂	75	5	5,8	9,4	—	9,8	25,8	0,1937	0,2247	0,3643	—	0,3798	0,8620	1,6206	—
		113	4,9	5,5	8,7	6,1	9,3	24,9	0,1967	0,2208	0,3493	0,2449	0,3734	0,8909	1,5818	1,5245
		116	4,9	5,7	9,1	—	9,1	24,8	0,1975	0,2298	0,3669	—	0,3669	0,8596	1,5964	—
		117	5	5,6	9,3	—	9,2	25,6	0,1953	0,2187	0,3632	—	0,3593	0,8928	1,6607	—
F2 *l*	♀	544	4,9	6,4	9,8	10,3	8,9	26,9	1,1821	0,2379	0,3643	0,3828	0,3308	0,7656	1,5312	0,8640
		545	5	6,4	9,7	9,1	8,7	26,5	0,1886	0,2415	0,3660	0,3433	0,3283	0,7812	1,5156	0,9560
		546	4,8	6,5	9,5	9,5	8,3	25,7	0,1867	0,2529	0,3696	0,3696	0,3229	0,7384	1,4615	0,8736
		661	5,1	6,7	9,9	9,9	8,8	27,1	0,1881	0,2472	0,3653	0,3653	0,3247	0,7611	1,4776	0,8888
		663	5	6,6	9,8	10,2	8,6	26,8	0,1865	0,2462	0,3656	0,3805	0,3208	0,7575	1,4848	0,8431
		666	4,8	6,2	9,6	9,8	8,4	26,4	0,1818	0,2348	0,3636	0,3712	0,3181	0,7741	1,5483	0,8571
	♂	657	4,6	6,1	9	—	8,7	25	0,1840	0,2440	0,3600	—	0,3480	0,7540	1,4754	—
		658	5	6,4	9	9,2	9,5	26,3	0,1901	0,2433	0,3422	0,3498	0,3612	0,7812	1,4062	1,0326
		664	4,1	5,3	8,2	7,4	7,9	22,7	0,1806	0,2334	0,3611	0,3259	0,3480	0,7735	1,5471	1,0675

TABLEAU 8

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus lineatus* : HYBRIDES F3, GÉNITEURS SUCCESSIFS ET ESPÈCES GÉNITRICES
VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Hybrides et géniteurs				Valeurs structurales et indices													
				Valeurs structurales											Indices caractéristiques		
				réelles en mm						relatives à LTo							
				LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{LP}{LTo}$	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{lE}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
F3		♀	609	5,3	6,4	10,1	7,4	9,4	27,7	0,1913	0,2310	0,3646	0,2672	0,3393	0,8281	1,5781	1,2702
			705	4,7	5,4	8	7,4	8,4	24,2	0,1942	0,2231	0,3305	0,3057	0,3471	0,8703	1,4814	1,1351
		♂	611	4,7	5,8	9	8	8,4	24	0,1958	0,2416	0,3750	0,3333	0,3500	0,8103	1,5517	1,0500
			612	4,8	6,1	9,1	7,5	9,3	24,9	0,1927	0,2449	0,3654	0,3012	0,3734	0,7868	1,4918	1,2400
			610	4,7	5,9	9,5	4,3	8,7	—	—	—	—	—	—	0,7966	1,6101	2,0232
Géniteurs successifs du croisement	des F1	*splendens* Aveyron	♀	5,1	5,8	9,8	2,8	9	26,6	0,1954	0,2180	0,3684	0,1052	0,3383	0,8791	1,6896	3,2142
		lineatus Sa Mencilla	♂	4,2	5,8	8,1	8	8,2	22,7	0,1850	0,2555	0,3568	0,3524	0,3612	0,7241	1,3965	1,0250
	des F2 *s*	F1	♀ 116	5,1	6,5	10	6,9	9,3	27,2	0,1875	0,2389	0,3676	0,2536	0,3419	0,7846	1,5384	1,3478
		splendens Bélesta	♂	5	5,7	8,8	2,7	9,4	25,5	0,1960	0,2235	0,3451	0,1058	0,3686	0,8789	1,5438	3,4814
	des F2 *l*	F1	♀ 120	5,4	6,6	10,1	6,2	9,6	27,9	0,1935	0,2365	0,3620	0,2222	0,3440	0,8181	1,5303	1,5483
		lineatus Sa Mencilla	♂	4,1	5,7	8,2	8,4	8,3	23,4	0,1752	0,2435	0,3504	0,3589	0,3547	0,7192	1,4385	0,9880
	des F3	F2 *s*	♀ 114	5,1	5,9	9,9	6,4	9,4	27	0,1888	0,2185	0,3666	0,2370	0,3481	0,8644	1,6779	1,4687
		F2 *s*	♂ 113	4,9	5,5	8,7	6,1	9,3	24,9	0,1967	0,2208	0,3493	0,2449	0,3734	0,8909	1,5818	1,5245
Moyennes générales des espèces génitrices	*splendens*	Aveyron	56 ♀	5,30	6,06	10	3,49	9,48	27,86	0,1902	0,2175	0,3587	0,1252	0,3402	0,8745	1,6501	2,7163
			43 ♂	5,15	5,80	9,01	3,29	9,38	25,18	0,1996	0,2248	0,3492	0,1275	0,3635	0,8879	1,5534	2,8510
		Aveyron + Bélesta	88 ♀	5,09	5,93	9,62	3,43	9,11	26,77	0,1902	0,2215	0,3593	0,1280	0,3401	0,8583	1,6220	2,6559
			77 ♂	4,94	5,70	8,76	3,39	9,11	25,01	0,1971	0,2276	0,3497	0,1354	0,3636	0,8666	1,5368	2,6873
	lineatus Sa Mencilla		20 ♀	4,59	6,38	9,42	9,24	8,21	25,33	0,1812	0,2518	0,3718	0,3647	0,3241	0,7194	1,4764	0,8913
			13 ♂	4,31	5,95	8,64	8,41	8,19	23,61	0,1824	0,2519	0,3657	0,3559	0,3467	0,7243	1,4521	0,9761

TABLEAU 9

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus lineatus* :
VALEURS STRUCTURALES (RELATIVES A LTo) RAPPORTÉES (%) A *splendens*

Autre espèce génitrice et hybrides				VALEURS STRUCTURALES									
				LP		lP		lE		LA		LTi	
				Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.
lineatus	♀				95,2		115,5		103,6		291,2		95,3
	♂				91,3		112		104,7		279,1		95,3
F1	♀	115	par rapport à *splendens* Aveyron	101	100,6	107,3	108,5	98,4	100,6	187,2	189,3	97,6	99,7
		116		98,9		109,6		102,4		203,2		100,5	
		120		102,1		108,7		100,9		177,5		101,1	
	♂	114		97,4	96,4	108,6	106,2	106	103,1	203,5	165,8	99,7	100,2
		121		95,4		103,8		100,2		128,1		100,6	
F2 *l*	♀	544		95,7		109,1		101,5		306,4		97,3	
		545		99,4		111		102		277,4		96,4	
		546		98,4		116		103		296		95	
		661		98,9		113,3		101,8		292		95,5	
		663		98,4		112,8		101,9		304,8		94,4	
	♂	666		95,7		107,7		101,3		296,8		93,5	
		657		92,1		108,5		103		—		95,7	
		658		95,2		108,2		97,9		274		♀99,3	
		664		90,4		103,8		103,4		255		95,7	
lineatus	♀				95,2		113,6		103,5		284,9		95,3
	♂				92,5		110,6		104,5		262,8		95,3
F2 *s*	♀	76	par rapport à *splendens* Aveyron + Belesta	94,7		92,5		96,1		106,9		99,4	
		114		99,4		98,6		102		185,1		100,2	
	♂	75		98,2		98,7		104,1		—		104,4	
		113		99,7		97		99,8		180,8		102,6	
		116		100,2		100,9		104,9		—		100,9	
		117		99		96		103,8		—		98,3	
F3	♀	609		100,5		104,5		101,5		108,5		99,7	
		705		102,1		100,4		92		239		102	
	♂	611		99,3		106,1		107,2		246,1		96,2	
		612		97,7		107,6		104,4		222,4		102,6	

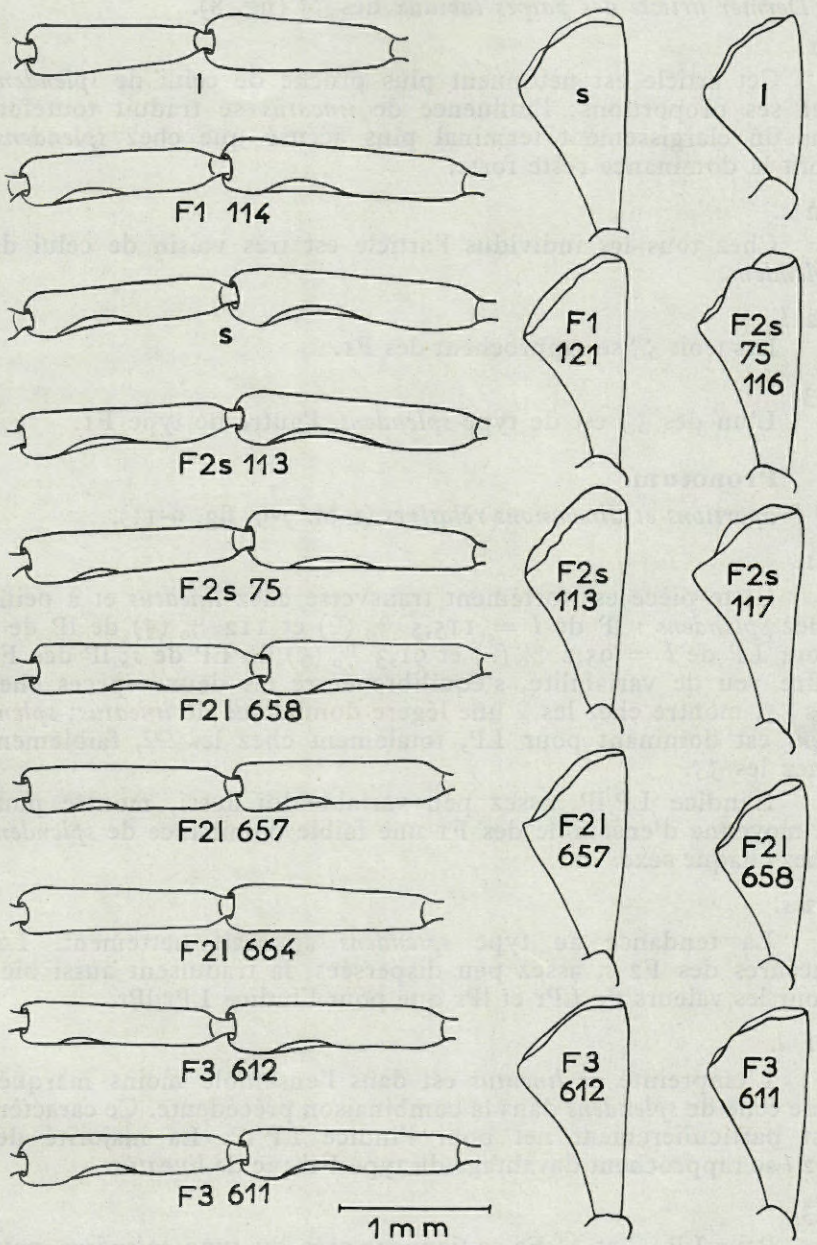


Fig. 8. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. lineatus* (l). Articles antennaires 7-8 et dernier article des palpes labiaux (♂). Pilosité antennaire non représentée.

* *Dernier article des palpes labiaux* des ♂♂ (fig. 8).

F1.

Cet article est nettement plus proche de celui de *splendens* par ses proportions; l'influence de *lineatus* se traduit toutefois par un élargissement terminal plus accusé que chez *splendens*, dont la dominance reste forte.

F2 *s*.

Chez tous les individus l'article est très voisin de celui de *splendens*.

F2 *l*.

Les trois ♂♂ se rapprochent des F1.

F3.

L'un des ♂♂ est de type *splendens*, l'autre de type F1.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 7-9, fig. 9-11).

F1.

Cette pièce est fortement transverse chez *lineatus* et à peine chez *splendens* : lP de *l* = 115,5 % (♀) et 112 % (♂) de lP de *s* pour LP de *l* = 95,2 % (♀) et 91,3 % (♂) de LP de *s*; lP des F1 offre peu de variabilité, s'équilibre entre les deux espèces chez les ♂♂, montre chez les ♀ une légère dominance de *lineatus*; *splendens* est dominant pour LP, totalement chez les ♀♀, faiblement chez les ♂♂.

L'indice LP/lP, assez peu variable lui aussi, montre pour la moyenne d'ensemble des F1 une faible dominance de *splendens* chez chaque sexe.

F2 *s*.

La tendance au type *splendens* apparaît nettement. Les mesures des F2 *s*, assez peu dispersées, la traduisent aussi bien pour les valeurs de LPr et lPr que pour l'indice LPr/lPr.

F2 *l*.

L'empreinte de *lineatus* est dans l'ensemble moins marquée que celle de *splendens* dans la combinaison précédente. Ce caractère est particulièrement net pour l'indice LP/lP. La majorité des F2 *l* se rapprochent davantage du type F1 que de *lineatus*.

F3.

Pour LP ♀♀ et ♂♂ F3 se tiennent près du type *splendens*, pour lP les ♀♀ ressemblent davantage à *splendens* que les ♂♂ qui se

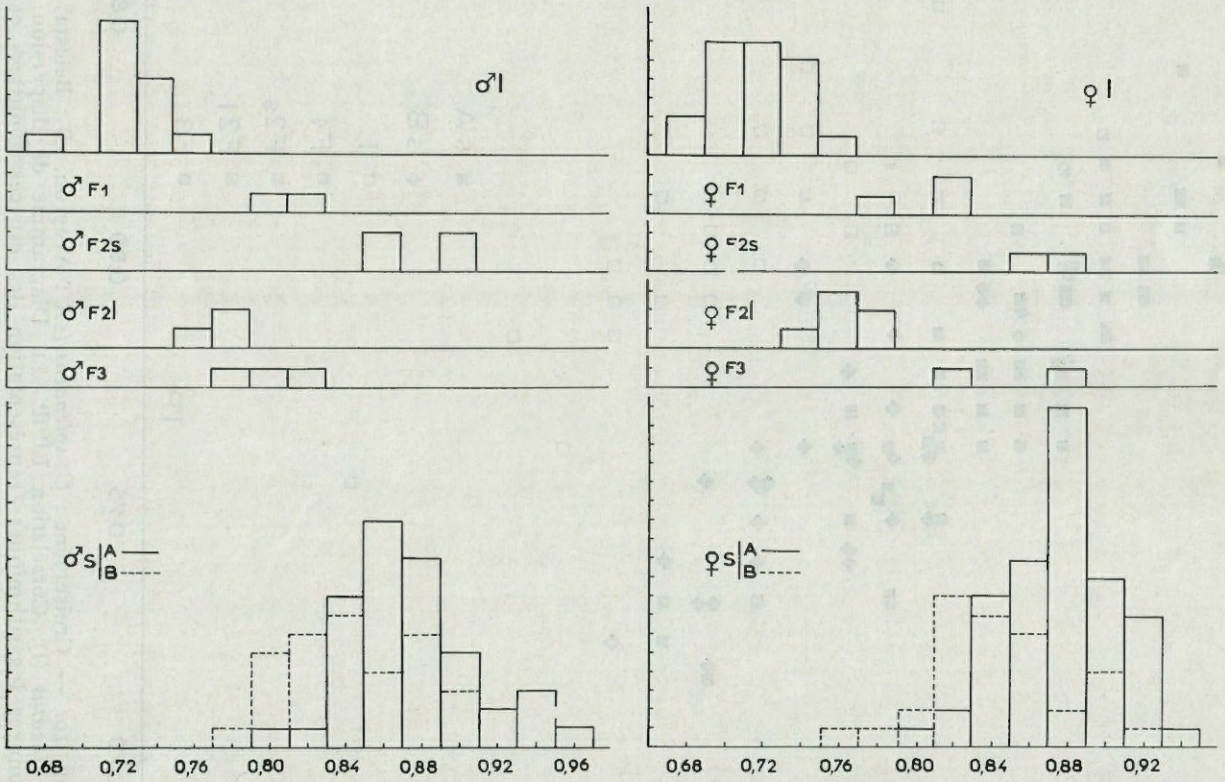


Fig. 9. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Indice morphométrique LP/lP. Histogrammes des fréquences. Abscisses : valeurs de l'indice. Ordonnées : nombre d'individus (représentation valable pour tous les histogrammes d'indices des divers croisements).

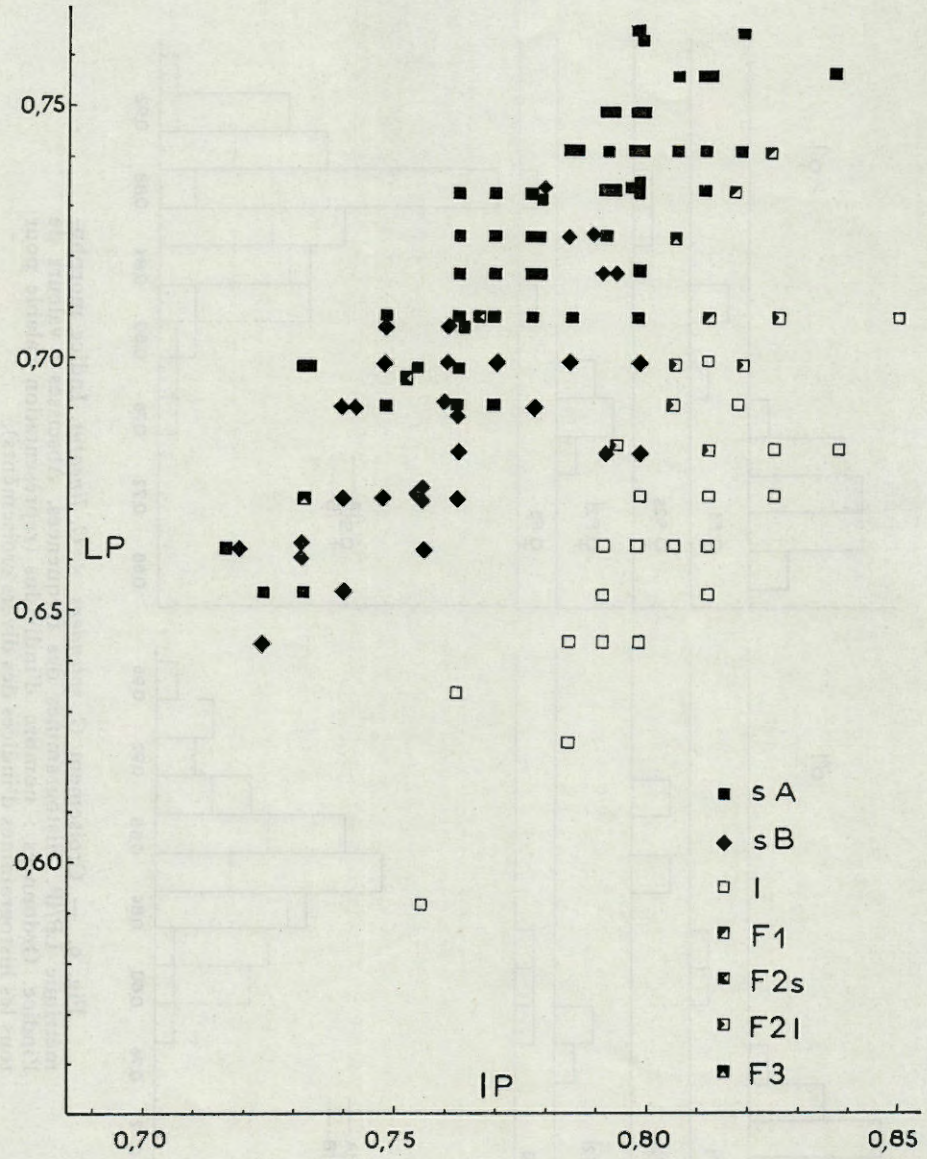


Fig. 10. — Croisement : *C. splendens* (sA : Aveyron, sB : Bélesta) × *C. lineatus* (l). Corrélation LP/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques (représentation des espèces génitrices et des divers hybrides valable pour tous les diagrammes de ce croisement).

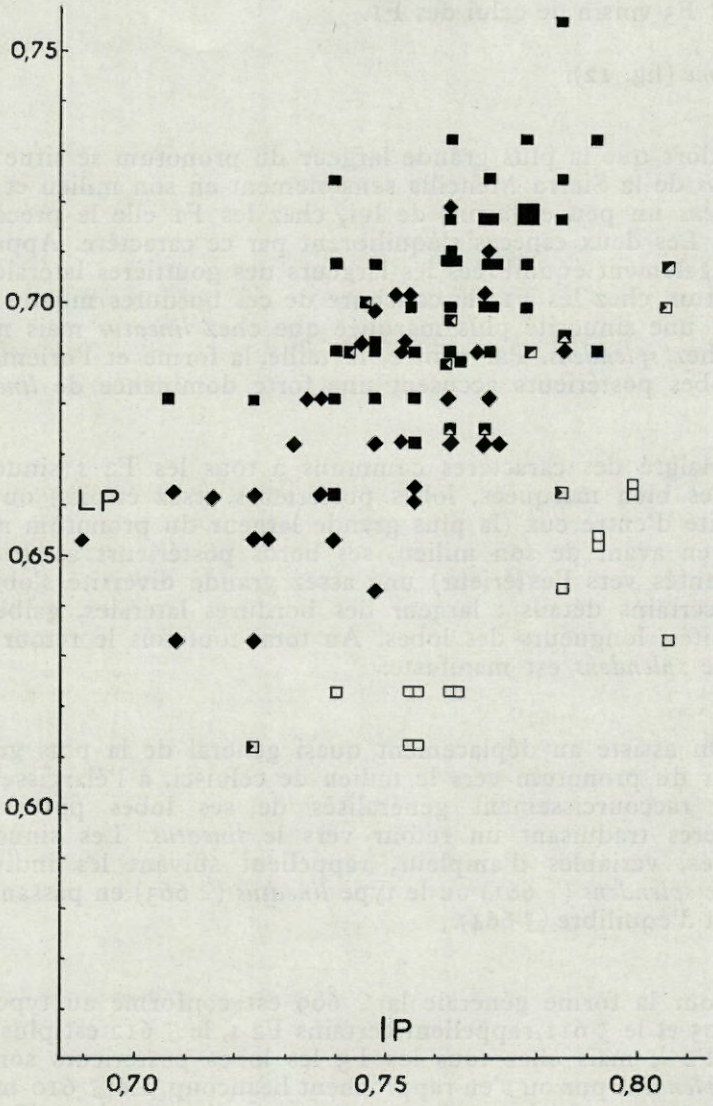


Fig. 11. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Corrélation LP/lP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

placent entre F1 et *lineatus* et plus près de F1. L'indice LP/lP des ♀♀ F3 est de type *splendens*, surtout celui de la ♀ 705, celui des ♂♂ F3 voisin de celui des F1.

* *Forme* (fig. 12).

F1.

Alors que la plus grande largeur du pronotum se situe chez *lineatus* de la Sierra Mencilla sensiblement en son milieu et chez *splendens* un peu en avant de lui, chez les F1 elle le précède à peine. Les deux espèces s'équilibrent par ce caractère. Apparaissent également équilibrées les largeurs des gouttières latérales du pronotum chez les F1; la courbure de ces bordures montre chez les F1 une sinuosité plus marquée que chez *lineatus* mais moins que chez *splendens*. Par contre, la taille, la forme et l'orientation des lobes postérieurs accusent une forte dominance de *lineatus*.

F2 *s*.

Malgré des caractères communs à tous les F2 *s* (sinuosités latérales bien marquées, lobes postérieurs assez étroits) ou à la majorité d'entre eux (la plus grande largeur du pronotum nettement en avant de son milieu, ses bords postérieurs assez aigus et orientés vers l'extérieur) une assez grande diversité s'observe dans certains détails : largeur des bordures latérales, galbe des sinuosités, longueurs des lobes. Au total toutefois le retour vers le type *splendens* est manifeste.

F2 *l*.

On assiste au déplacement quasi général de la plus grande largeur du pronotum vers le milieu de celui-ci, à l'élargissement et au raccourcissement généralisés de ses lobes postérieurs, caractères traduisant un retour vers le *lineatus*. Les sinuosités latérales, variables d'ampleur, rappellent suivant les individus le type *splendens* (♀ 661) ou le type *lineatus* (♀ 663) en passant par un état d'équilibre (♂ 664).

F3.

Pour la forme générale la ♀ 609 est conforme au type F1, la ♀ 705 et le ♂ 611 rappellent certains F2 *s*, le ♂ 612 est plus près d'un F2 *l*, mais chez tous les F3 les lobes postérieurs sont de type *splendens* pur ou s'en rapprochent beaucoup. Le ♂ 610 mérite une mention spéciale pour son pronotum dissymétrique (fig. 69) de type F2 *l* à gauche, F2 *s* à droite. On y reviendra plus loin.

---

(1) Le pronotum du ♂ 75 est porteur d'une anomalie symétrique sous forme d'un épaississement en avant des lobes postérieurs (fig. 12).

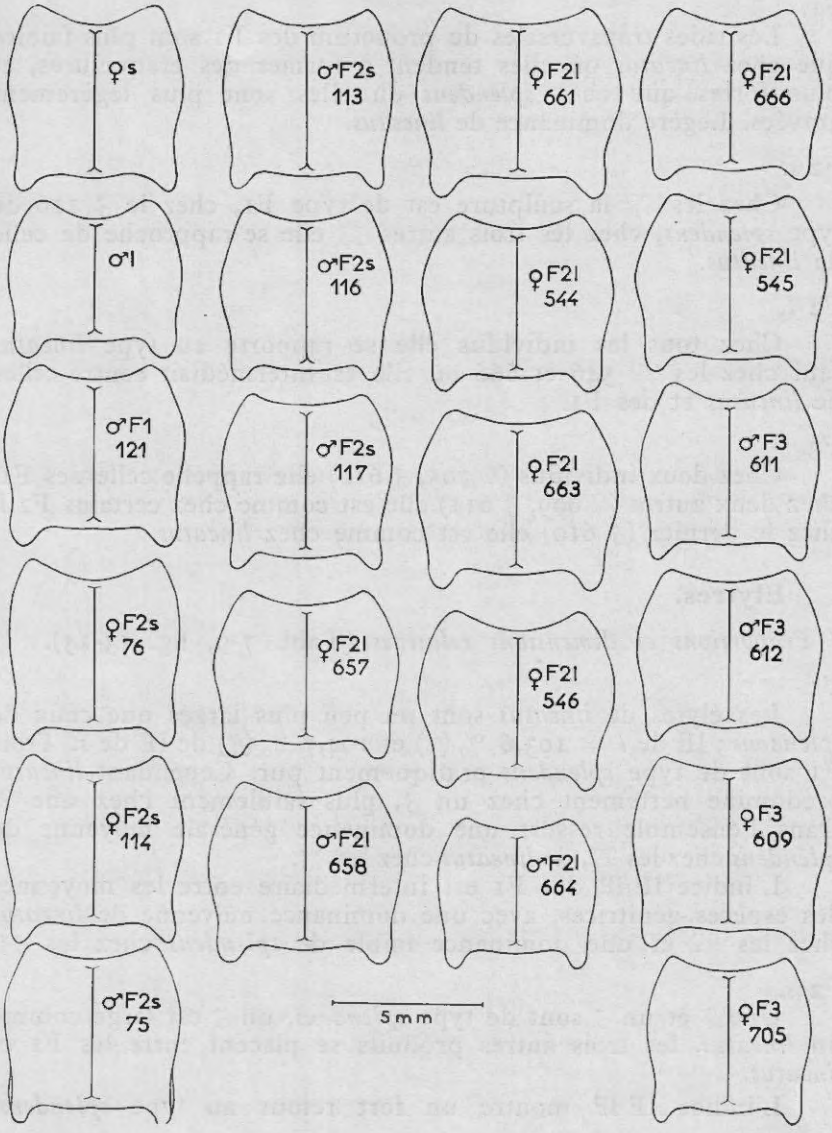


Fig. 12. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Forme du pronotum. En haut à gauche, géniteurs (♀ s, ♂ l) des F1.

* *Sculpture.*

F1.

Les rides transversales du pronotum des F1 sont plus faibles que chez *lineatus* où elles tendent à former des craquelures, et plus fortes que chez *splendens* où elles sont plus légèrement gravées. Légère dominance de *lineatus*.

F2 *s.*

Chez les ♀♀ la sculpture est de type F1, chez le ♂ 116 de type *splendens*, chez les trois autres ♂♂ elle se rapproche de celle de *lineatus*.

F2 *l.*

Chez tous les individus elle se rapporte au type *lineatus* sauf chez les ♀♀ 546 et 666 où elle est intermédiair eentre celles de *lineatus* et des F1.

F3.

Chez deux individus (♀ 705, ♂ 612) elle rappelle celle des F1, chez deux autres (♀ 609, ♂ 611) elle est comme chez certains F2 *l*, chez le dernier (♂ 610) elle est comme chez *lineatus*.

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (Tabl. 7-9, fig. 13-15).

F1.

Les élytes de *lineatus* sont un peu plus larges que ceux de *splendens* ; lE de *l* = 103,6 % (♀) et 104,7 % (♂) de lE de *s*. Trois F1 sont de type *splendens* pratiquement pur. Cependant *lineatus* prédomine nettement chez un ♂, plus faiblement chez une ♀. Dans l'ensemble ressort une dominance générale moyenne de *splendens* chez les ♀♀, de *lineatus* chez les ♂♂.

L'indice lE/lP des F1 est intermédiaire entre les moyennes des espèces génitrices, avec une dominance moyenne de *lineatus* chez les ♀♀ et une dominance faible de *splendens* chez les ♂♂.

F2 *s.*

Une ♀ et un ♂ sont de type *splendens*, un ♂ est large comme un *lineatus*, les trois autres produits se placent entre les F1 et *lineatus*.

L'indice lE/lP montre un fort retour au type *splendens*.

F2 *l.*

Les élytres des six ♀♀ F2 *l* se placent quant à leur largeur entre ceux des F1 et de *lineatus*, ceux de deux ♂♂ correspondent à des F1 ; le ♂ 618 les a plus étroits que *splendens*.

L'indice lE/lP étale plus largement ses valeurs que chez la F2 *s* : Certains F2 *l*, en particulier le ♂ 658, présentent un décalage vers *lineatus*, d'autres se situent au niveau des F1; le ♂ 654 se place dans la région moyenne des histogrammes de *splendens*.

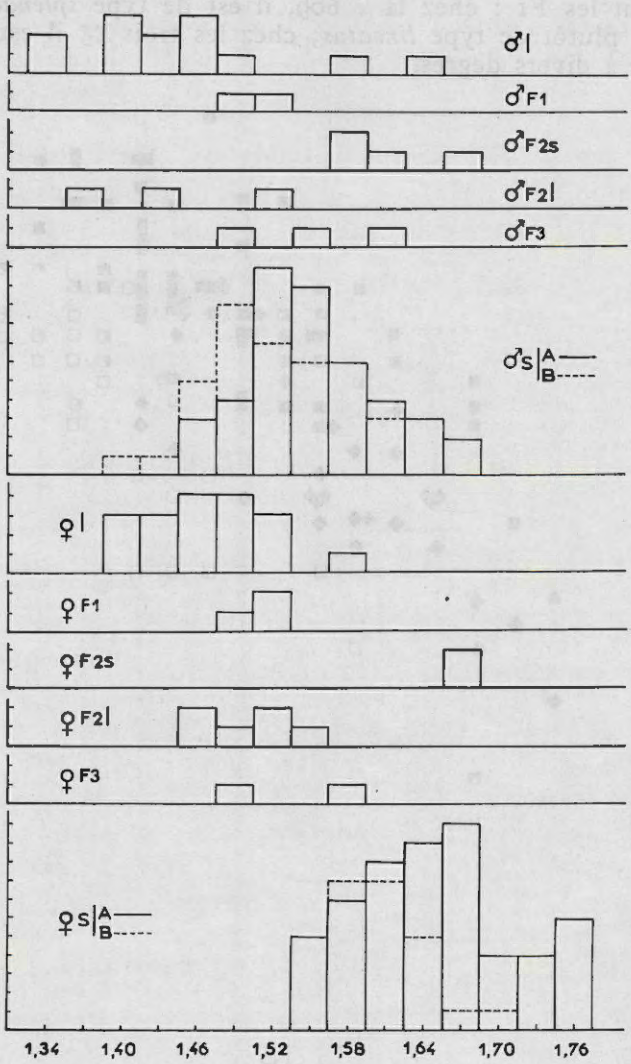


Fig. 13. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Indice morphométrique lE/lP. Histogrammes des fréquences.

F3.

La tendance vers le type *lineatus* est nette : Chez les ♂♂, lE est de l'ordre de lE de *lineatus*, chez la ♀ 609 cette valeur la met plus près des F1. Seule la ♀ 705 est anormalement étroite.

L'indice lE/lP montre aussi plus de variabilité chez les F2 *s* et surtout les F1 : chez la ♀ 609, il est de type *splendens*, chez la ♀ 705 plutôt de type *lineatus*; chez les trois ♂♂ il est de type *splendens* à divers degrés.

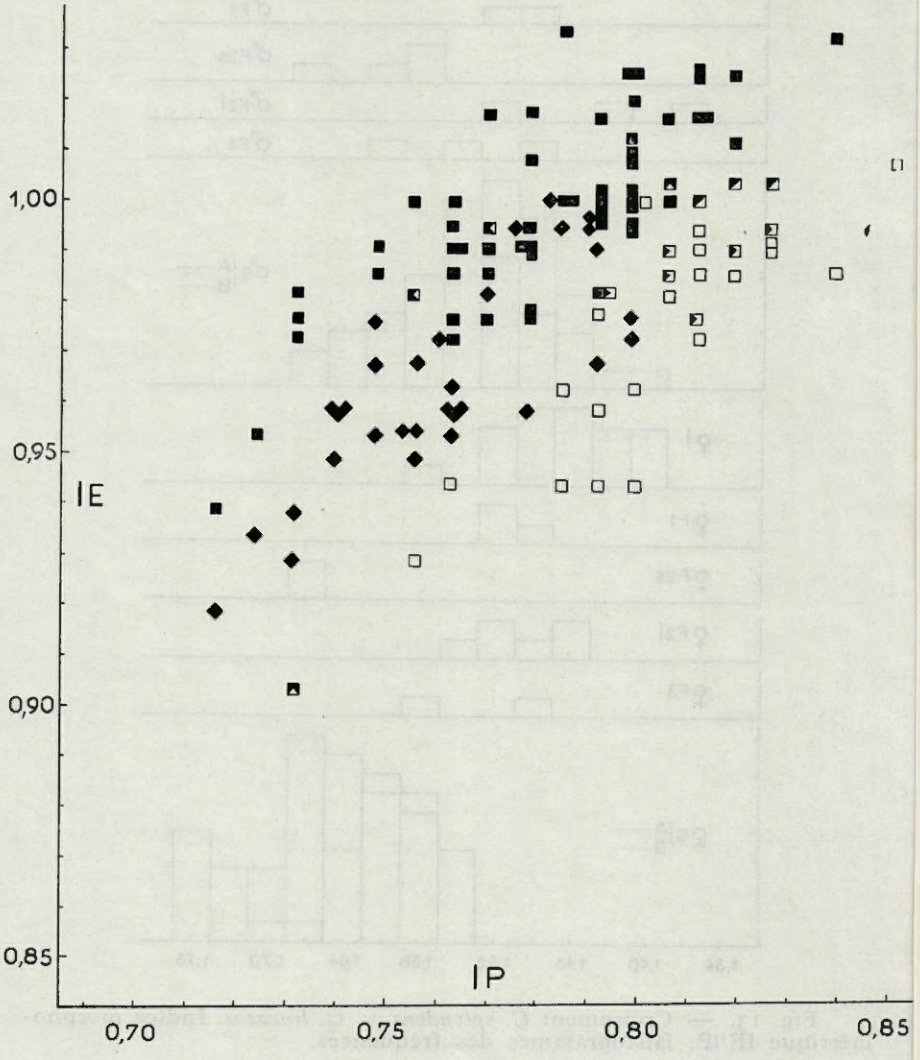


Fig. 14. — Croisement : *C. splendens* × *C. lineatus*. Corrélation lE/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

* *Forme.*

F1.

Élytres des F1 bombés : chez trois d'entre eux ils le sont presque autant que chez *splendens*, chez les deux autres la dominance de ce dernier est un peu atténuée; épaules des F1 un peu plus saillantes que celles de *splendens*, mais moins carrées que celles de *lineatus*; bord élytral moins régulièrement arqué que chez *splendens*, mais moins rectiligne que chez *lineatus* dans sa région antérieure. Ainsi sauf pour la voussure élytrale, les F1 sont porteurs de caractères élytraux plutôt équilibrés.

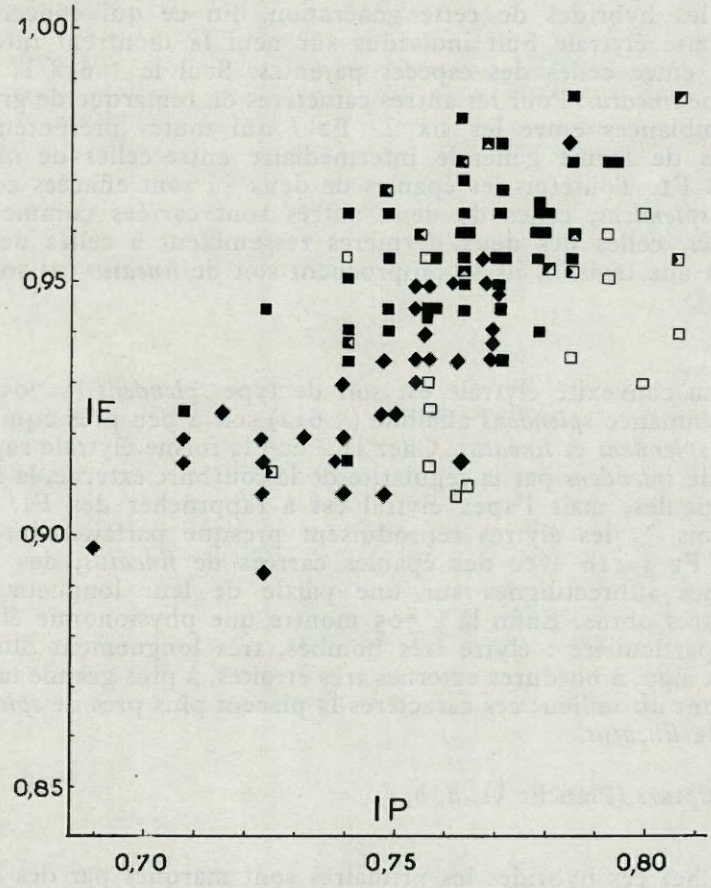


Fig. 15. — Croisement : *C. splendens* × *C. lineatus*. Corrélation IE/IP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

F2 *s*.

Quant à la voussure élytrale, trois F2 *s* sont de type *splendens* pratiquement pur, un autre montre une dominance seulement moyenne de cette espèce, les deux derniers sont intermédiaires entre *splendens* et *lineatus*; pour les autres caractères la ♀ 76 et le ♂ 113 ont les élytres comme *splendens*, tandis qu'ils sont de type F1 chez la ♀ 114 et les ♂♂ 75, 116 et 117, en particulier pour les épaules; chez ces trois derniers ♂♂ l'apex élytral est particulièrement obtus et la plus grande largeur élytrale très postérieure.

F2 *l*.

Une grande unité morphologique d'ensemble s'observe chez les hybrides de cette génération. En ce qui concerne la convexité élytrale huit individus sur neuf la montrent intermédiaire entre celles des espèces parentes. Seul le ♂ 658 la porte de type *lineatus*. Pour les autres caractères on remarque de grandes ressemblances entre les six ♀♀ F2 *l* qui toutes présentent des élytres de forme générale intermédiaire entre celles de *lineatus* et des F1. Toutefois les épaules de deux ♀♀ sont effacées comme chez *splendens*, celles de deux autres sont carrées comme chez *lineatus*, celles des deux dernières ressemblent à celles des F1. Quant aux trois ♂♂ ils se rapprochent soit de *lineatus* (2) soit des F1 (1).

F3.

La convexité élytrale est soit de type *splendens* (♀ 705) soit de dominance *splendens* affaiblie (♂ 612) soit à peu près équilibrée entre *splendens* et *lineatus*. Chez la ♀ 609 la forme élytrale rappelle celle de *splendens* par la régularité de la courbure externe, la forme des épaules, mais l'apex élytral est à rapprocher des F1. Chez les trois ♂♂ les élytres reproduisent presque parfaitement ceux du ♂ F2 *s* 116 avec des épaules carrées de *lineatus*, des bords externes subrectilignes sur une partie de leur longueur, leur apex très obtus. Enfin la ♀ 705 montre une physionomie élytrale bien particulière : élytre très bombés, très longuement oblongs, à apex aigu, à bordures externes très étroites, à plus grande largeur en avant du milieu; ces caractères la placent plus près de *splendens* que de *lineatus*.

* *Sculpture* (Planche VI, *a*, *b*, *i*).

F1.

Chez ces hybrides les primaires sont marqués par des lignes noirâtres très légèrement en relief mais sans former de véritables côtes; intervalles entre les primaires presque lisses comme chez

splendens, mais ponctués comme chez *lineatus*, moins densément toutefois. Dans l'ensemble la sculpture élytrale est donc de type équilibré.

F2 *s*

Trois individus (♀ 114, ♂ 113. ♂ 116) reproduisent de près le type F1; la ♀ 76 est intermédiaire entre F1 et *splendens* par l'atténuation des lignes primaires devenues concolores; enfin les ♂♂ 75 et 117 sont très près de *splendens* par l'effacement des lignes primaires, mais le ♂ s'en rapproche davantage par sa ponctuation très éparse et à peine gravée.

F2 *l*.

La ♀ 546 et le ♂ 657 sont conformes au type *lineatus*; six individus F2 *l*, tout en gardant des intervalles de type *lineatus* n'offrent plus au niveau des primaires que des lignes noires et non des côtes; ils sont intermédiaires entre *lineatus* et F1; enfin le ♂ 658 se rapproche de *splendens* par certains caractères : primaires presque indiscernables, concolores, sans relief, intervalles entre les primaires non rugueux, mais il concorde avec les F1 par la nette ponctuation de ces intervalles.

F3.

Elle est tout à fait remarquable par le brassage des caractères : la ♀ 609 ressemble à un F2 *l* par ses côtes noires à faible relief, mais les craquelures et les ponctuations des intervalles entre les primaires sont de type F1; les ♂♂ 610 et 611 rappellent un F2 *s* par leurs primaires formés de lignes concolores peu marquées, *lineatus* par leurs rugosités intercalaires appuyées et F1 par la modération de leur ponctuation; le ♂ 612 est identique aux précédents pour ses primaires, mais il est de type F2 *s* par ses intervalles bien moins rugueux et de type *splendens* par l'absence presque totale de ponctuations. Quant à la ♀ 705 elle est de type *splendens* pur, aussi bien pour la discrétion de ses primaires formés de lignes concolores que pour ses intervalles sans rugosités ni ponctuations.

Tibia postérieur (tabl. 7-9).

F1.

Cet article est proportionnellement plus court chez *lineatus* que chez *splendens* dans les deux sexes « LTi de *l* = 95,3 % (♀ et ♂) de LTi de *s*. Chez les F1 le tibia postérieur est très proche par sa longueur de celui de *splendens* qui montre ici une très forte dominance d'ensemble.

F2 *s*.

La très forte dominance de *splendens* trouve bien entendu un prolongement dans cette génération : à des degrés divers tous les produits F2 *s* font retour au type *splendens*.

F2 *l*.

Chez sept hybrides LTi est de l'ordre de celle de *lineatus*, chez deux autres (♀ 544 et ♂ 658) elle est comprise entre celles des espèces parentes.

F3.

Les ♀♀ 609 et 705, le ♂ 612 ont un tibia de type *splendens*, mais il est de type *lineatus* chez le ♂ 611.

Aile membraneuse.

Son étude présente ici un intérêt majeur car elle constitue le critère spécifique différentiel le plus remarquable et le plus sûr entre les deux espèces, aussi bien pour sa taille que pour sa forme.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 7-9, fig. 16-19).

F1.

L'aile de *lineatus* est bien plus longue que celle de *splendens* : LA de *l* = 291,2 % (♀♀) et 279,1 % (♂♂) de LA de *s*. La F1 montre une très faible dominance d'ensemble de *splendens* chez les ♀♀ ; chez les deux ♂♂ F1 les valeurs de LA divergent fortement : si le ♂ 114 accuse une faible dominance de *lineatus*, son frère 121, au contraire, obéit à une forte dominance de *splendens*.

L'indice LTi/LA se place plus près de *lineatus* (dominance moyenne chez les ♀♀, forte chez le ♂ 114) mais le ♂ 121 s'écarte de ses frères et sœurs (dominance moyenne de *splendens*).

F2 *s*.

Trois individus seulement de cette génération ont pu être étudiés pour ce caractère. Chez eux LA est du même ordre de grandeur que chez les F1. Une hétérogénéité curieuse se manifeste unilatéralement chez la ♀ 76, affectée d'une inégalité remarquable entre ses moignons : celui de gauche est court (106,9 % de *s*), celui de droite long (177,3 % de *s*).

L'indice LTi/LA est également voisin de ceux des F1, sauf naturellement pour l'aile gauche de la ♀ 76 (indice 2,4736 contre 1,4920 pour la droite).

F2 *l.*

Chez les huit individus mesurés LA est égale à celle de *lineatus* ou en est très voisine, sans hétérogénéité marquée pour cette génération.

L'indice LTi/LA est d'autre part tout à fait concordant avec les classes modales de *lineatus*.

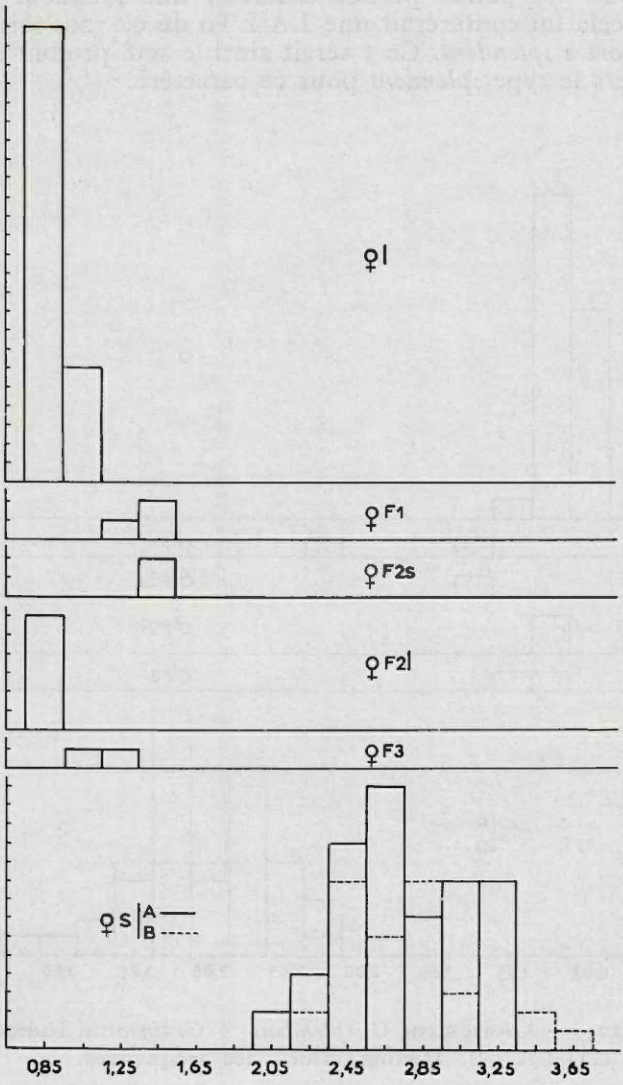


Fig. 16. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Indice morphométrique LTi/LA (♀). Histogrammes des fréquences.

F3.

Quatre hybrides sur cinq présentent une LA située entre celles des F1 et de *lineatus*, les ♂♂ F3 se rapprochent un peu plus de ce dernier que les ♀♀ F3. Quant au cinquième F3 (♂ 610), en pièces, une seule de ses ailes, la droite, a pu être retrouvée et mesurée (4,3 mm). En supposant pour ce ♂, compte tenu des dimensions des autres parties étudiées, une longueur totale de 25 mm, cela lui conférerait une LA/LTo de 0,1720, soit 132,8 % par rapport à *splendens*. Ce ♂ serait ainsi le seul produit F3 à faire retour vers le type *splendens* pour ce caractère.

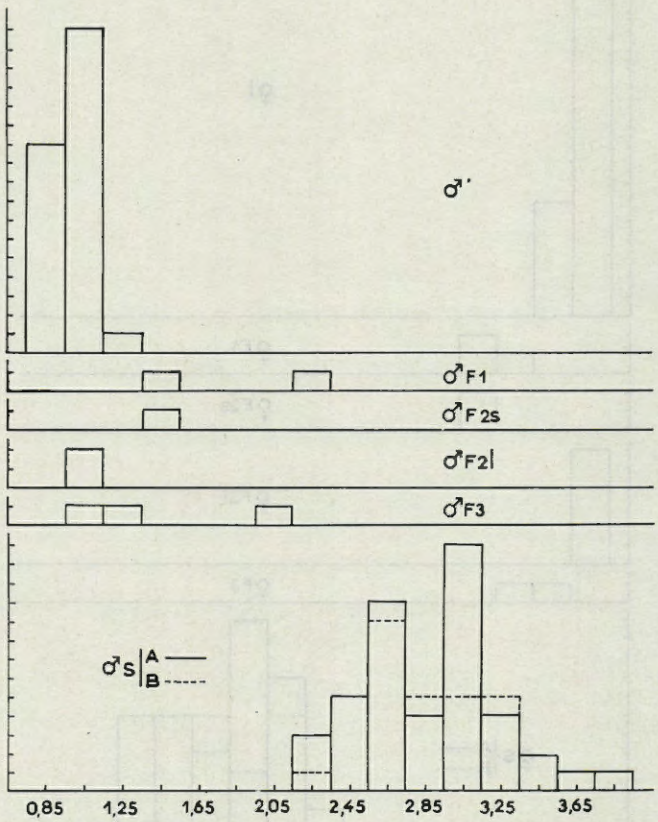


Fig. 17. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Indice morphométrique LTi/LA (♂). Histogrammes des fréquences.

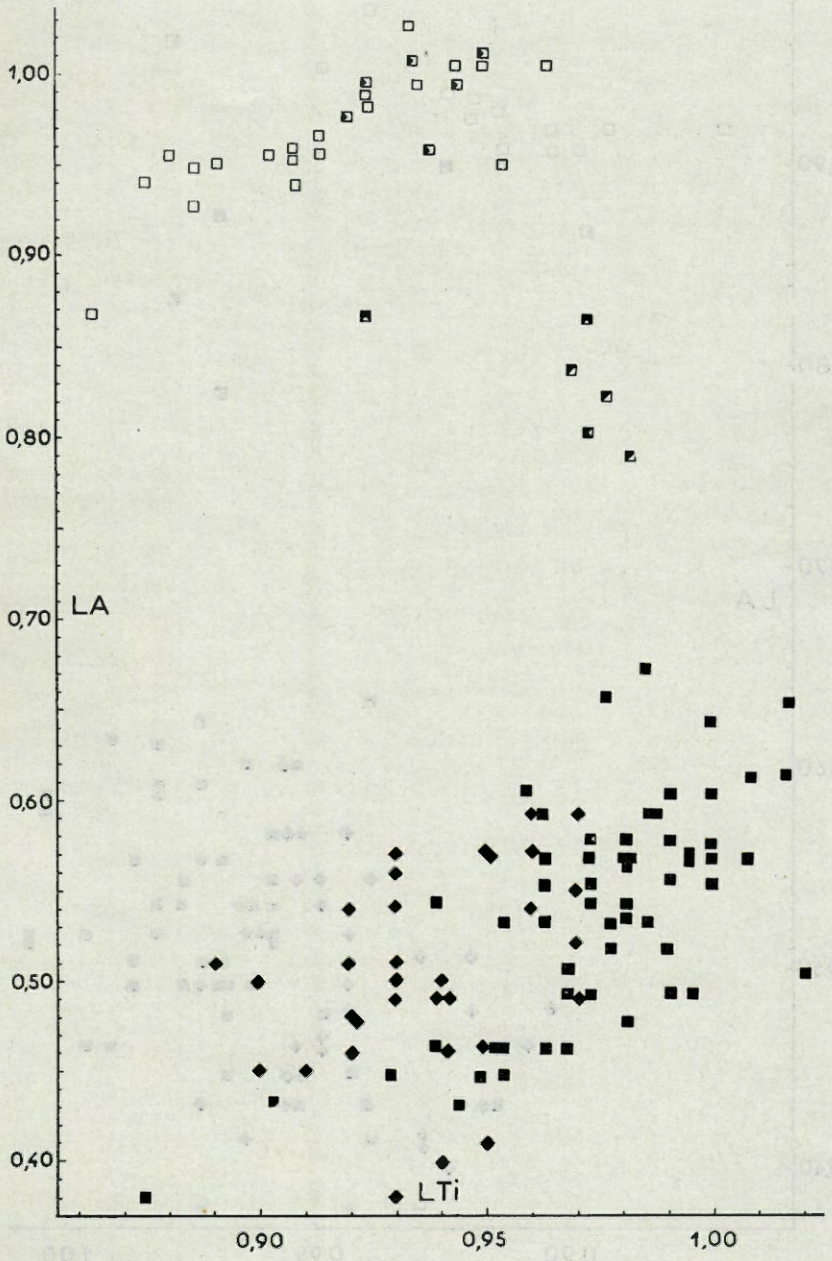


Fig. 18. — Croisement : *C. splendens* × *C. lineatus*. Corrélation LTi/LA (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

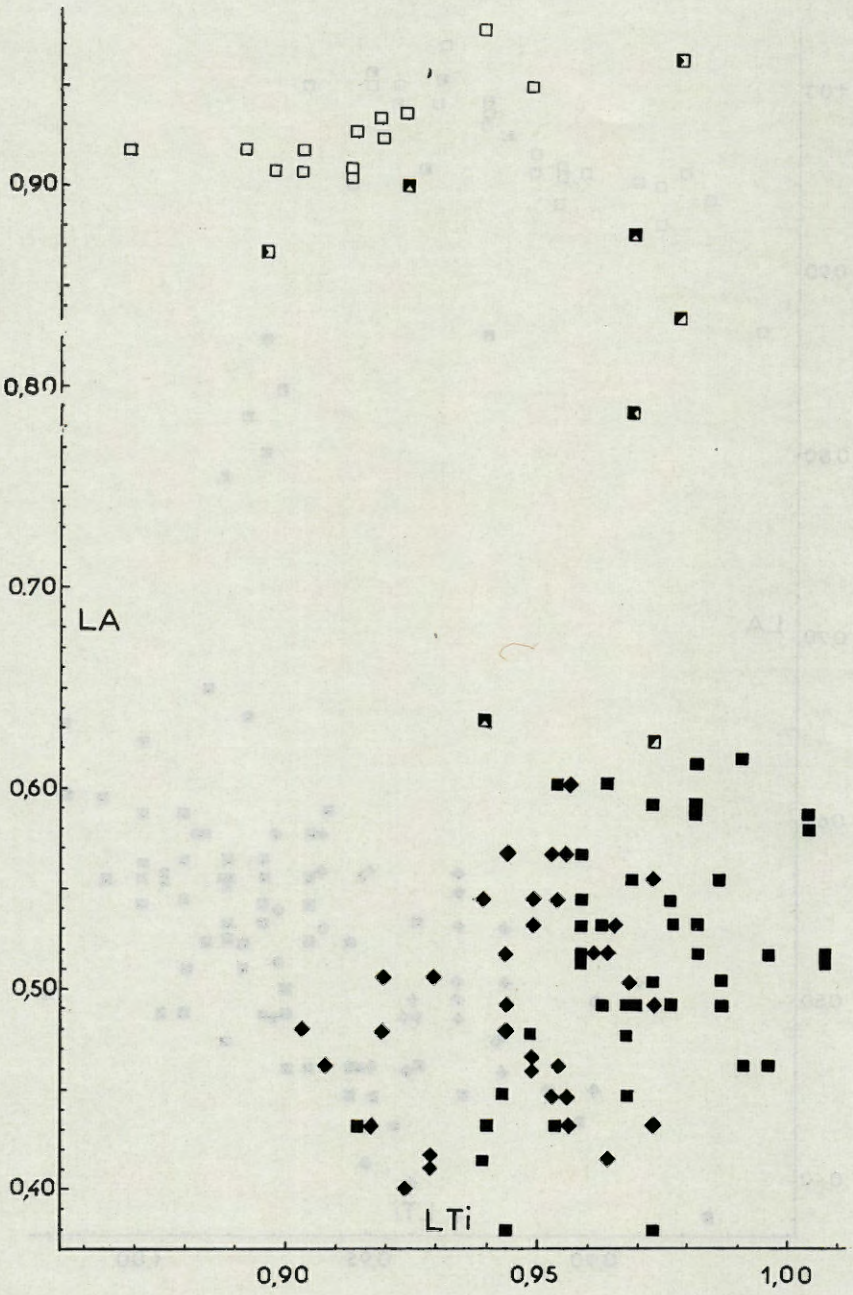


Fig. 19. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Corrélation LTi/LA (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

Parallèlement, les valeurs de l'indice LTi/LA se tiennent aussi entre celles des F1 et de *lineatus*, sauf celle du ♂ 610 un peu plus proche de *splendens*.

Ainsi la F3 marque-t-elle une tendance presque générale vers le type *lineatus*.

* *Forme* (fig. 20-21).

F1.

L'aile des F1 se rapproche davantage de celle de *lineatus* par sa longue et étroite lame; mais cette dernière est chez tous les F1 sans exception plus large que la fine pointe terminale de l'aileron de *lineatus*. Quelques petites différences morphologiques distinguent parfois aile droite et aile gauche d'un même F1. Elles intéressent la lame, plus ou moins sinueuse. Enfin le ♂ F1 114 montre du côté interne dans les régions basales de ses ailes deux courts diverticules presque parfaitement symétriques qui n'existent pas chez les parents. De telles anomalies alaires sont assez fréquentes chez *lineatus*, bien plus rares chez *splendens*.

On remarque enfin que tous les F1 sans exception ont l'aile droite plus longue que la gauche :

Longueur des ailes en mm	GÉNÉRATIONS						
	F1					Géniteurs	
	♀			♂		♀	♂
	115	116	120	114	121	*s*	*l*
Aile droite	7,5	7,4	8,6	7,2	4,4	3,4	8,1
Aile gauche	6,7	6,9	6,2	6,8	4,2	2,8	8

Il est possible que cette inégalité générale soit consécutive à l'inégalité homologue chez les parents, en particulier chez la génitrice.

En résumé l'aile des F1 manque d'homogénéité, montre dans l'ensemble une forte dominance de *lineatus*, mais le ♂ 121 est plus près de *splendens*.

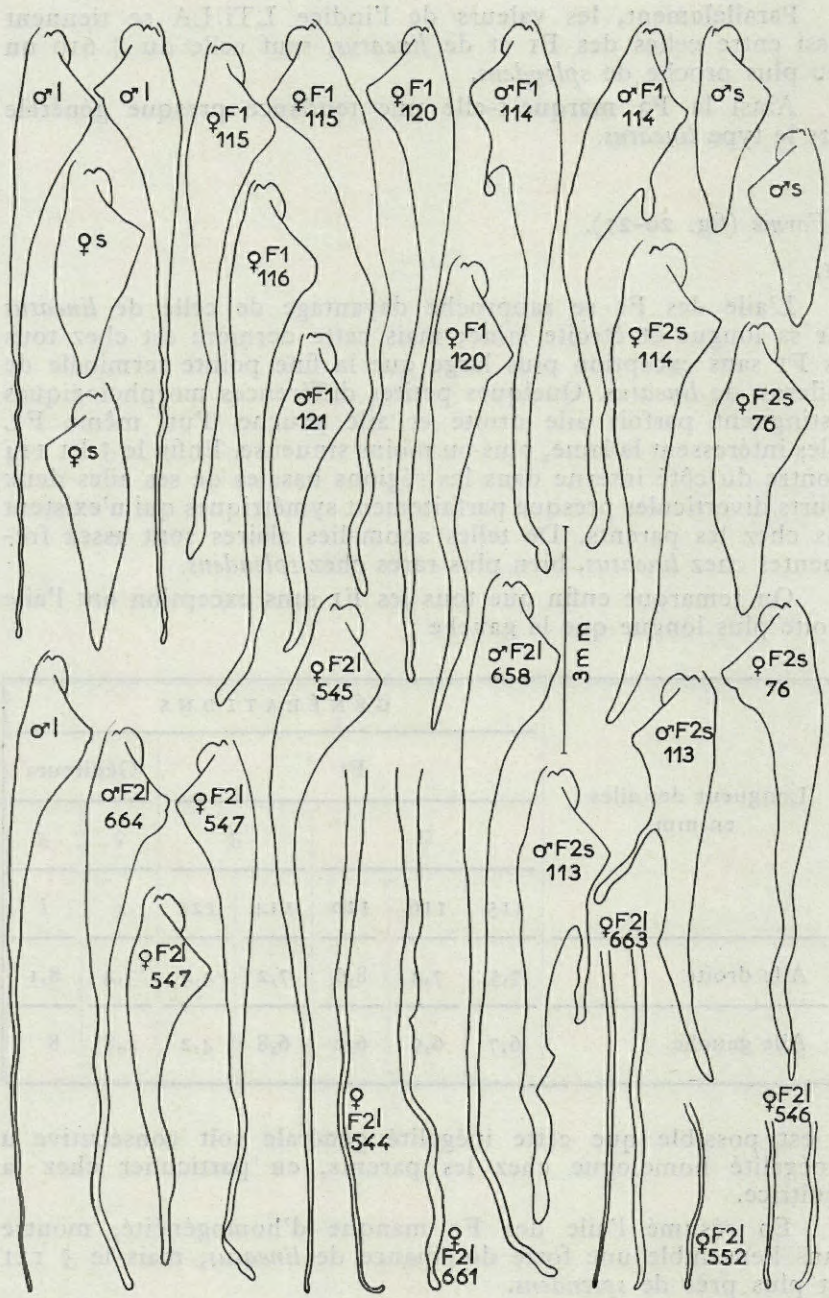


Fig. 20. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Ailes membraneuses (Géniteurs, F1, F2l, F2s). En haut à gauche géniteurs (♀ s, ♂ l) des F1. En haut à droite géniteur ♂ s des F2s. En bas à gauche géniteur ♂ l des F2l.

F2 *s*.

La forme de leur aile se rapproche notablement de celle de cet organe chez les F1, avec une lame un peu plus élargie. La ♀ 76 montre une aile droite de pur type F1, mais une aile gauche tout à fait de type *splendens*. Le ♂ 113 porte deux ailes à lames sinueuses; la base de chacune est munie d'un diverticule plus long que chez le ♂ F1 114. Ce diverticule est absent chez les parents de la F2 *s*.

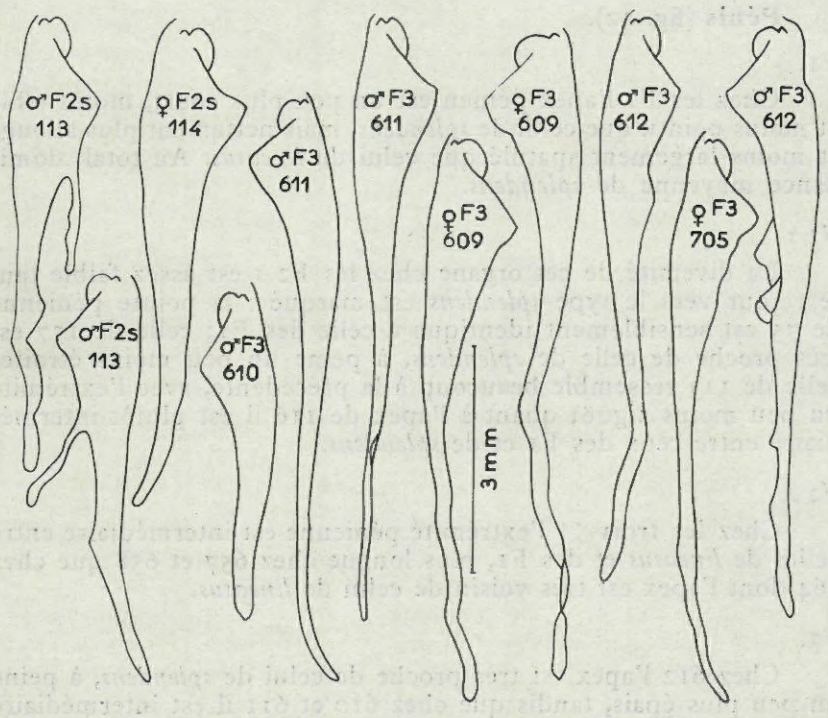


Fig. 21. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Ailes membraneuses (F2s, F3).

F2 *l*.

La forme de l'aile se rapproche de celle de *lineatus* par l'amincissement de la lame, mais celle-ci reste plus large que celle de *lineatus* sur une plus grande largeur à partir de la base et chez certains hybrides elle le reste jusqu'au bout.

F3.

L'aile des F3 est semblable à celle des F1 par sa lame allongée mais élargie sauf chez le ♂ 610 où l'organe est de type *splendens*. Le ♂ 612 présente sur l'aile gauche un élargissement triangulaire à la base de la lame, tandis que son aile droite porte trois expansions successives, les deux distales petites mais la basale de dimensions importantes, plissée et repliée sur elle-même. Rappelons que le ♂ géniteur de la F3 (♂ F2*s* 113) est porteur d'anomalies alaires alors que la ♀ génitrice 114 n'en a pas.

Pénis (fig. 22).

F1.

Chez les F1 l'apex pénien est un peu plus court, moins effilé et moins pointu que celui de *splendens*, mais nettement plus allongé et moins largement spatulé que celui de *lineatus*. Au total, dominance moyenne de *splendens*.

F2 *s*

La diversité de cet organe chez les F2 *s* est assez faible tant le retour vers le type *splendens* est marqué : la pointe pénienne de 75 est sensiblement identique à celle des F1; celle de 117 est très proche de celle de *splendens*, à peine un peu moins étroite; celle de 113 ressemble beaucoup à la précédente, avec l'extrémité un peu moins aiguë; quant à l'apex de 116 il est plutôt intermédiaire entre ceux des F1 et de *splendens*.

F2 *l*.

Chez les trois ♂♂ l'extrémité pénienne est intermédiaire entre celles de *lineatus* et des F1, plus longue chez 657 et 658 que chez 664 dont l'apex est très voisin de celui de *lineatus*.

F3.

Chez 612 l'apex est très proche de celui de *splendens*, à peine un peu plus épais, tandis que chez 610 et 611 il est intermédiaire entre ceux de *splendens* et des F1.

c. HYBRIDES NATURELS.

Splendens et *lineatus* sont sympatriques sur une étendue relativement considérable depuis la Forêt d'Iraty (Basses-Pyrénées), localité la plus orientale (1), jusqu'aux environs du méridien

(1) D'après certains, *lineatus* se trouverait encore au bois de Saint-Joseph, à quelques km à l'est d'Iraty.

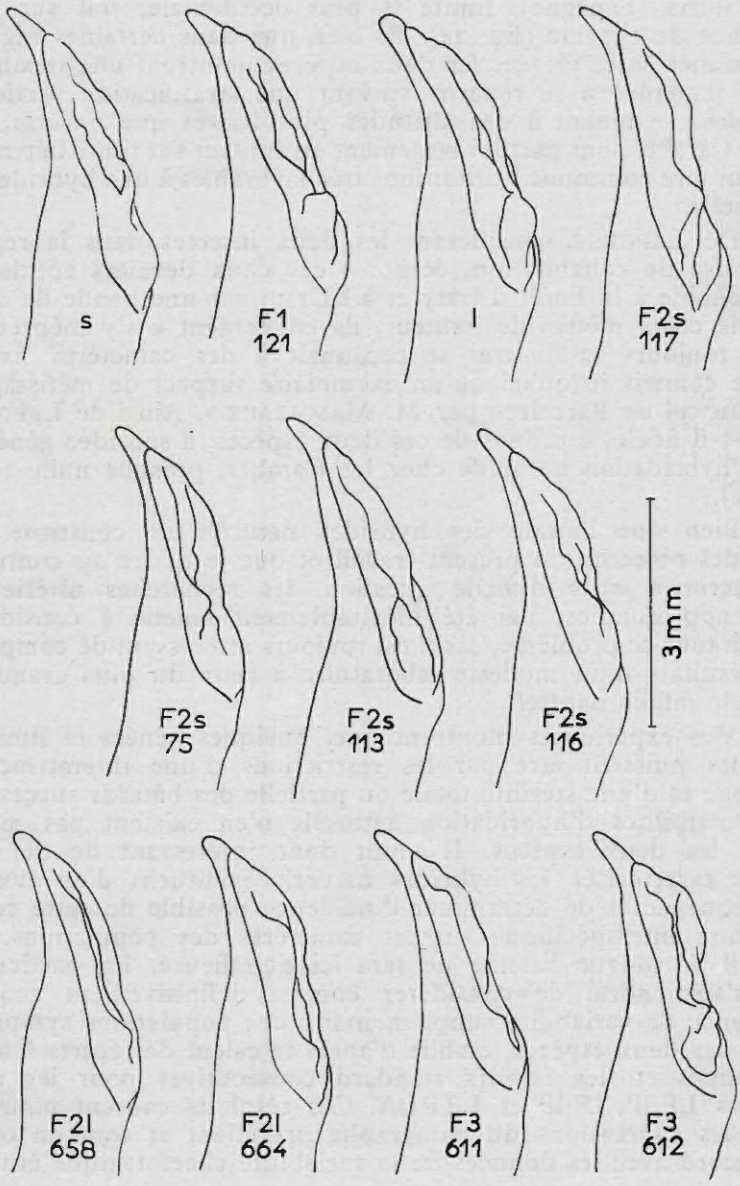


Fig. 22. — Croisement *C. splendens* × *C. lineatus*. Apex péniens des espèces génitrices (s, l) et des divers hybrides.

de Vitoria (Espagne), limite la plus occidentale, soit sur une distance de 130 km (fig. 24). Et bien que dans certaines régions communes assez élevées les deux espèces montrent une incontestable tendance à se répartir suivant une stratification verticale, *splendens* se tenant à des altitudes plus basses que *lineatus*, ces deux Carabes sont partout largement en contact sur toute l'étendue de leur aire commune : conditions très favorables à une hybridation naturelle.

De LAPOUGE, considérant les deux insectes dans la région française de cohabitation, écrit : « ces deux derniers coexistent de Béhobie à la Forêt d'Iraty et à l'Ursui sur une bande de deux à trois cents mètres de hauteur, ils convergent à s'y méprendre mais toujours le *lineatus* se reconnaît à des caractères fixes... Je ne connais jusqu'ici qu'un exemplaire suspect de métissage... pris au col de Barceleco par M. MASCARAUX ». Ainsi de LAPOUGE reste-t-il fidèle, à propos de ces deux espèces, à son idée générale sur l'hybridation naturelle chez les Carabes, presque nulle selon lui (1).

Bien que l'étude des hybrides naturels ne constitue pas l'un des objectifs du présent travail et que je désire au contraire consacrer à cette difficile question des recherches ultérieures plus approfondies, j'ai été inévitablement amené à considérer à mon tour ce problème, car il est toujours intéressant de comparer les résultats d'un modeste laboratoire à ceux du plus grand de tous, le milieu naturel.

Mes expériences montrent que, quelques gênées et limitées qu'elles puissent être par les restrictions d'une interattraction affaiblie et d'une stérilité totale ou partielle des bâtards successifs, les possibilités d'hybridation naturelle n'en existent pas moins entre les deux espèces. Il serait donc intéressant de dépister et de caractériser les hybrides naturels éventuels, d'en évaluer la fréquence et de déterminer l'incidence possible de cette collaboration interspécifique sur les caractères des populations. Ce travail de longue haleine ne sera ici qu'effleuré. En particulier je m'abstiendrai de considérer comme définitivement acquise l'absence de variabilité supplémentaire des populations sympatriques des deux espèces, établie d'après le calcul des écarts à leurs moyennes et des erreurs standard consécutives pour les trois indices LP/lP, lE/lP et LTi/LA. Ces résultats cadrent pourtant avec les conclusions du paragraphe précédent et sont en outre en accord avec les données de la variabilité chaetotaxique étudiée

(1) « L'étude de plusieurs centaines de mille Carabes ne m'a pas montré plus d'une demi-douzaine d'hybrides probables » (Carabes nouveaux ou mal connus, p. 148).

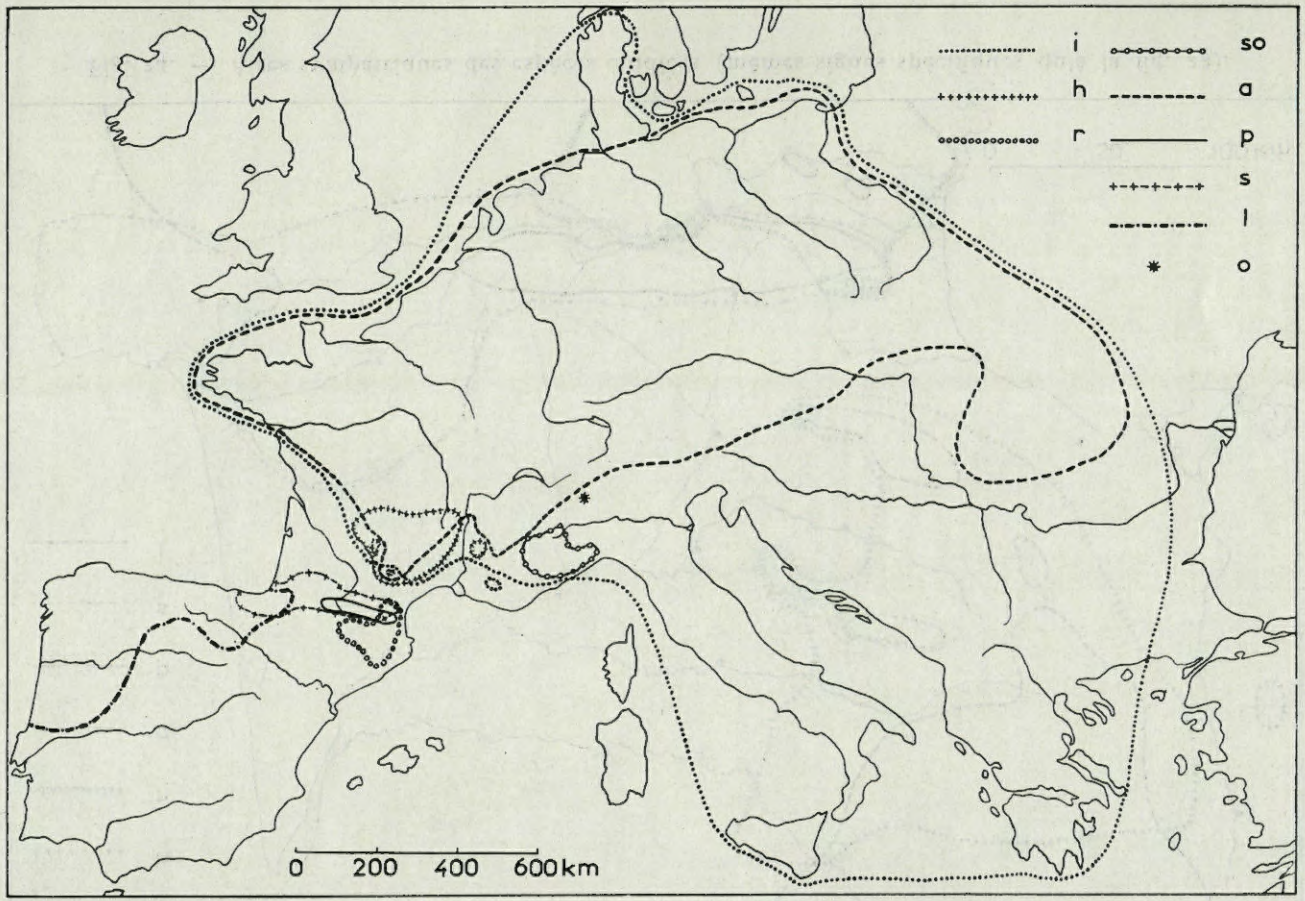


Fig. 23. — Répartition géographique européenne des genres *Chaetocarabus* et *Chrysocarabus :* a (*auronitens*), i (*intricatus*), h (*hispanus*); l (*lineatus*), o (*olympiae*), p (*punctatoauratus*), r (*rutilans*), s (*splendens*), so(*solieri*).

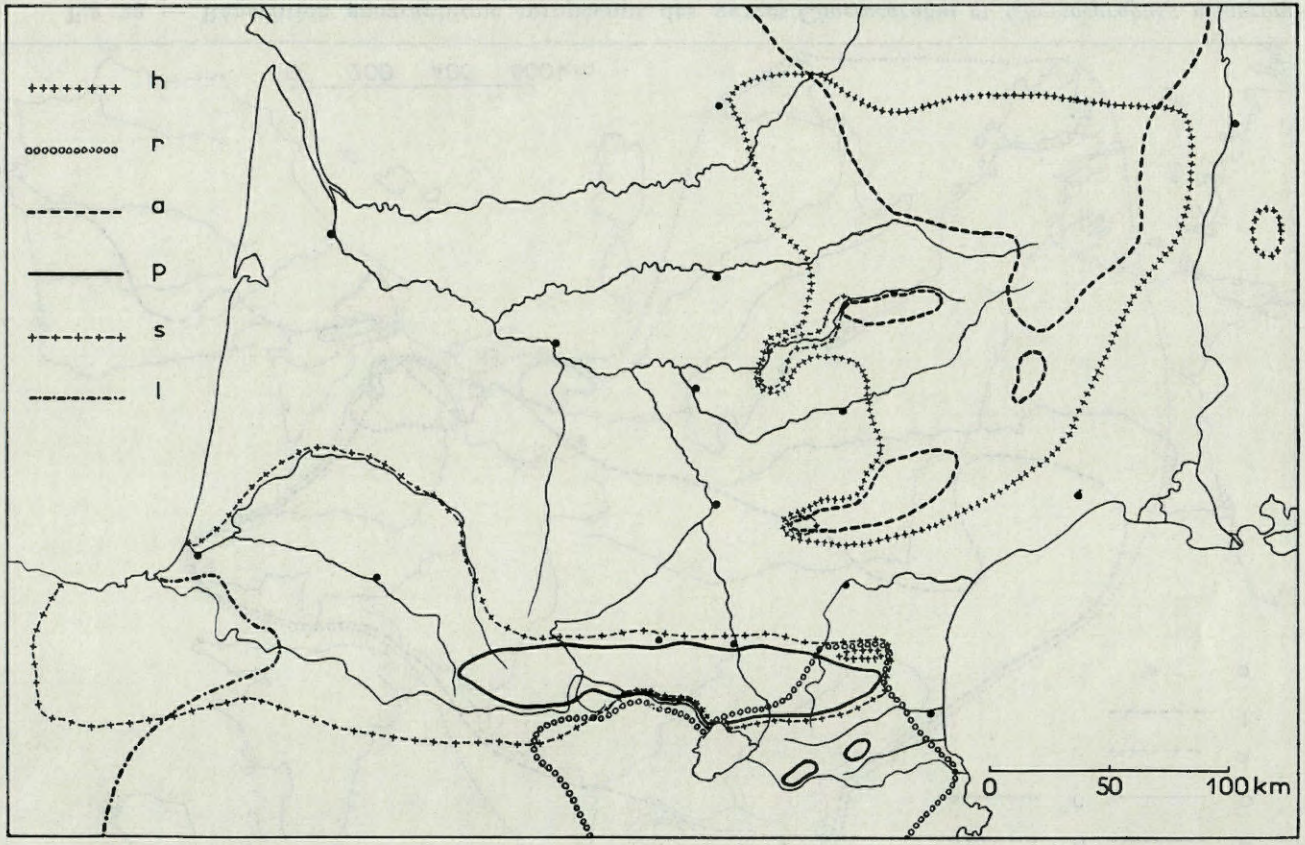


Fig. 24. — Aires sympatriques des espèces étudiées (mêmes signes spécifiques qu'à la fig. 23).

plus loin. Mais comme ils ressortent de la comparaison d'échantillons spécifiques encore trop peu nombreux, ils demandent à mon sens une confirmation.

1. *DISTINCTION DES HYBRIDES NATURELS*

Elle est souvent délicate. On a vu en effet que malgré le petit nombre de combinaisons expérimentales réalisées les produits ultérieurs à la F1 non seulement se montrent divers mais encore que certains d'entre eux ressemblent de si près à des individus de l'une ou de l'autre espèce qu'ils mordent profondément sur l'ensemble des mesures proprement spécifiques. Dans ces conditions la discrimination la moins malaisée et la moins incertaine intéressera les F1 ou les insectes génotypiquement voisins.

Certains caractères morphologiques sont d'un grand secours pour le repérage des hybrides, tels la sculpture élytrale et surtout la forme du moignon alaire, valables pour les deux sexes; mais les mâles sont favorisés dans cette discrimination par des caractères sexuels primaires et secondaires (forme de la pointe pénienne, du dernier article des palpes labiaux, des articles antennaires 7-8); aussi est-il moins difficile de reconnaître un bâtard ♂.

Une attention toute particulière doit être apportée aux insectes dissymétriques pour les ailes. Cette anomalie peut se révéler l'indice d'un croisement que pourront confirmer d'autres critères.

Mais quelle que soit la valeur indicatrice des caractères morphologiques, ils n'en demeurent pas moins, en particulier pour les générations ultérieures à la F1 et lorsqu'ils sont commandés par des jeux plurifactoriels, soumis aux incidences des appréciations individuelles.

Pour donner le maximum de sécurité à la détermination, la priorité doit être donnée autant que possible aux critères morphométriques. Dans ce but ont été retenus les trois indices fondamentaux LP/lP, lE/lP et surtout LTi/LA, le plus important des trois. Considérant leurs valeurs extrêmes chez les F1 expérimentaux on peut tenir pour hybride F1 ou d'un génotype voisin tout insecte dont les trois indices sont compris entre les limites suivantes :

$$0{,}78 < \frac{LP}{lP} < 0{,}82$$

$$1{,}50 < \frac{lE}{lP} < 1{,}53$$

$$1{,}34 < \frac{LTi}{LA} < 1{,}54$$

Si un insecte litigieux situe favorablement deux indices — dont LTi/LA — sur trois, ou même le seul indice LTi/LA il y a de fortes chances pour qu'il soit hybride, sans qu'on puisse lui assigner une place bien définie dans la suite des générations.

Par contre si un insecte place favorablement les deux indices autres que LTi/LA sa qualité d'hybride ne peut alors s'appuyer que sur de fragiles présomptions morphométriques.

Dans l'état actuellement limité de mes recherches, il ne me semble pas possible de m'aventurer plus loin.

2. *FRÉQUENCE DES HYBRIDES NATURELS*

Appliquons maintenant à titre d'exemples, ces données à deux régions de cohabitations : régions d'Iraty, Sierra de Andia.

Région d'Iraty.

Sur 134 individus récoltés (80 *splendens*, 50 *lineatus*) j'ai trouvé :

Une ♀ comprise entre les limites des trois indices choisis : LP/lP = 0,79, lE/lP = 1,50, LTi/LA = 1,43. Elle peut être considérée comme hybride F1 (ou de génotype voisin).

Une ♀ comprise entre les limites de deux indices choisis : LP/lP = 0,81, LTi/LA = 1,54. Elle peut appartenir à une génération hybride Fn.

Sierra de Andia.

Sur 142 individus (88 *splendens*, 54 *lineatus*) aucun n'est compris entre les limites des trois indices, aucun non plus ne se place entre les limites de deux indices dont l'un serait LTi/LA. Mais trois ♀♀ ont des ailes différentes de droite à gauche. L'une de ces ♀♀ mérite une attention particulière non seulement en raison de ses ailes (LA d = 3 — LAg = 6,2 — LTi/LAg = 1,32) mais aussi pour ses deux autres indices assez voisins des limites d'hybridation : LP/lP = 0,83 — lE/lP = 1,59. Il est possible que ces ♀♀ soient aussi des produits Fn.

RAYNAUD, se fondant sur des observations purement morphologiques, déclare avoir trouvé aux environs de Tolosa deux hybrides de *splendens* × *lineatus* correspondant à son hybride expérimental décrit sous le nom de *jeannae* et un autre qu'il a nommé *arraizensis* dans la région de Venta Arrais au nord de Pamplona.

Il est probable d'autre part que la variété *hochstetteri* Born désigne aussi des hybrides naturels.

Ainsi, bien que les chiffres avancés par de LAPOUGE soient certainement fort en deçà de la réalité, l'hybridation entre ces deux espèces n'en apparaît pas moins comme un phénomène exceptionnel.

II. *CHRYSOCARABUS SPLENDENS* × *CHRYSOCARABUS PUNCTATOAURATUS PSEUDOFESTIVUS.*

Le croisement interspécifique *splendens* × *punctatoauratus* a été réalisé pour la première fois par RAYNAUD à partir de *punctatoauratus barthei*. Plutôt que de reprendre intégralement la même expérience j'ai préféré substituer à la sous-espèce *barthei*, à scapes et cuisses noirs, la sous-espèce *pseudofestivus*, à scapes et cuisses rouges, afin d'étudier un aspect supplémentaire du problème génétique de la *rufinisation* (ou *érythrisme*) des appendices.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 10, fig. 25).

1. *F1*

Elle n'a pu être obtenue jusqu'ici que dans le sens : ♀ *s* (Col Saint-Benoît, Aude) × ♂ *p* (Forêt de Rille, Ariège) : 12 F1 (5 ♀♀ 7 ♂♂). Les tentatives réciproques, avec des géniteurs de même origine, ont toujours échoué. Pas de ponte, malgré les copulations. Il est probable que ces échecs tiennent pour une part à la difficulté d'élever *pseudofestivus* en captivité. Je crois cependant ce croisement réciproque possible, car on verra plus loin la réussite d'une combinaisons ♀ *pseudofestivus* × ♂ hybride Fn.

2. *F2*

F1 × F1

Trois couples n'ont donné aucune descendance, malgré des accouplements.

Rétrocroisements.

* ♀ F1 × ♂ *p* (Rille).

Aucun résultat positif. Cette combinaison doit pourtant être possible.

* ♀ F1 × ♂ *s* (Aveyron).

Trois produits F2 *s* obtenus (2 ♀♀, 1 ♂).

TABLEAU 10

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysocarabus splendens (*s*) × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus* (*p*) ET *barthei* (*b*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS									
		F1				F2					F3
						F1 × F1	Rétrocroisements				
							F2 *s*			F2 *p*	
		♀*s* × ♂*p*			♀*p* × ♂*s*	3 couples	♀ F1 590 × ♂*s*			♀ F1 582 × ♂*p*	♀*b* × ♂ F2 *s* A 142
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats
Œufs pondus		23			0	0	5			0	0
Œufs éclos		22	96 %				4	80 %			
Larves mortes naturellement	au 1er âge		87 %	9 %				20 %	25 %		
	au 2e âge										
	au 3e âge	2					1				
Larves mortes accidentellement		8	35 %	36 %							
Imagos	♀	5					2				
	♂	7					1				
	Nombre total	12	52 %	55 %			3	60 %	75 %		

3. *F3*

Privé des deux ♀♀ F2 *s*, l'une sacrifiée pour étude, l'autre morte inopinément avant d'avoir pu être utilisée, je n'ai pu employer que le ♂ F2 *s*. Mais en raison des circonstances je n'ai pu lui adjoindre qu'une ♀ *punctatoauratus barthei*. Des accouplements sans résultats. Je ne pense pas que la substitution d'une ♀ *barthei*, à une ♀ *pseudofestivus*, qui s'est accomplie dans le cadre spécifique, soit responsable de l'échec. Celui-ci doit provenir de la stérilité du ♂ F2 *s*. La question sera reprise plus loin.

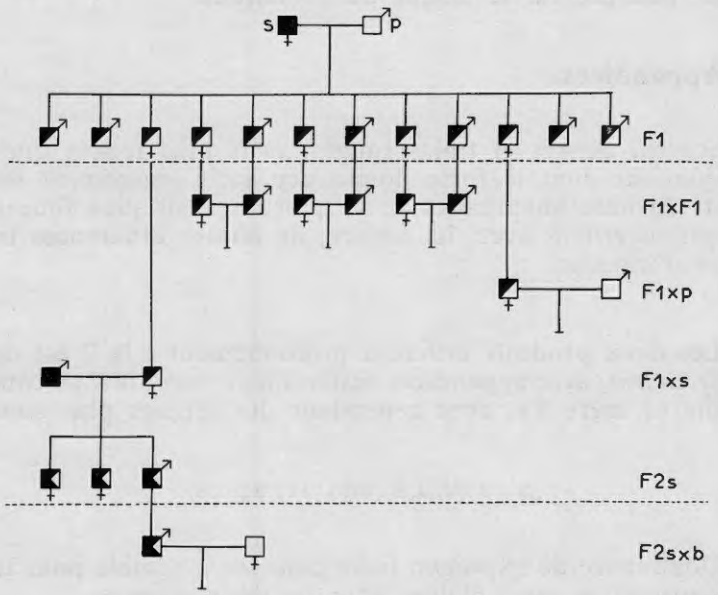


Fig. 25. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. punctatoauratus pseudofestivus* (p) et *barthei* (b). Générations successives (imagos).

b. Étude comparative des hybrides (Planche II, *f-h*).

Seuls ont pu être étudiés 10 F1 et 2 F2 *s*.

1. *COULEUR*

Parties métalliques.

F1.

Par leur coloration : tête et pronotum cuivrés, élytres à reflets verdâtres, à côtes primaires pourprées violacées les F1 sont intermédiaires équilibrés entre leurs géniteurs : mère *s* : tête,

pronotum et élytres cuivrés rougeâtres, avec lignes primaires concolores; père *p* : tête et pronotum cuivrés dorés, élytres dorés verdâtres à côtes primaires noires marginées de cuivré.

F2 *s*.

Les deux produits sont cuivrés bronzés, la ♀ avec quelques reflets dorés, le ♂ à légère tendance au rougeâtre. Disque du pronotum imperceptiblement pourpré. Lignes primaires pourprées chez le ♂, pourprées violacées chez la ♀.

Couleur du ♂ *s* géniteur des F2 *s* : cuivré tirant sur le rougeâtre, à peine pourpré sur le disque du pronotum.

Appendices.

F1.

Scapes, cuisses et tibias rouges, mais plus foncés que chez *pseudofestivus* dont la forte dominance varie légèrement suivant les F1. Articles antennaires 2, 3, 4 bruns mais plus foncés que chez *pseudofestivus* avec, ici encore, de faibles différences individuelles d'intensité.

F2 *s*.

Les deux produits diffèrent profondément : la ♀ est de pur type *splendens*, avec appendices entièrement noirs; le ♂ au contraire rappelle sa mère F1, avec cependant des articles plus sombres.

2. *TAILLE* (tabl. 11, fig. 26)

F1.

Dominance de *splendens*, forte pour les ♀♀, faible pour les ♂♂, les valeurs étant assez étalées pour les deux sexes.

F2 *s*.

Les deux produits se placent un peu en deçà de la moyenne des tailles de *splendens*. L'addition de sang de cette dernière espèce n'a amené aucune tendance à la luxuriance.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Ponctuation.*

F1.

Front et occiput sont fortement ponctués, traduisant ainsi une dominance très forte de *pseudofestivus*.

TABLEAU 11

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus.*

VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Hybrides et géniteurs				Valeurs structurales et indices													
				Valeurs structurales											Indices caractéristiques		
				réelles en mm						relatives à LTo							
				LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{LP}{LTo}$	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{lE}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Hybrides	F1	♀	571	4,9	6,3	9,9	3	9,1	26,6	0,1842	0,2368	0,3721	0,1127	0,3421	0,7777	1,5714	3,0333
			572	4,5	6,6	9,6	3,2	8,6	24,9	0,1807	0,2650	0,3855	0,1285	0,3453	0,6818	1,4545	2,6875
			578	4,9	6,4	9,6	3,5	9,4	25,9	0,1891	0,2471	0,3706	0,1351	0,3639	0,7656	1,5000	2,6857
			582	5,2	6,4	10,1	3,3	9,4	27,6	0,1884	0,2318	0,3659	0,1195	0,3405	0,8125	1,5781	2,8484
			590	4,8	6,1	9,4	2,9	8,8	25,5	0,1882	0,2392	0,3686	0,1137	0,3450	0,7868	1,5409	3,0344
		♂	573	4	5,6	8,1	3	7,9	21,7	0,1843	0,2580	0,3732	0,1382	0,3640	0,7142	1,4464	2,6333
			577	4,6	5,9	8,7	3,1	8,7	24,5	0,1877	0,2408	0,3551	0,1265	0,3551	0,7796	1,4745	2,8064
			580	4,5	5,8	8,8	3	8,7	23,7	0,1898	0,2447	0,3713	0,1265	0,3670	0,7758	1,5172	2,9000
			581	4,7	6,1	8,6	2,9	8,9	24,3	0,1934	0,2510	0,3539	0,1193	0,3662	0,7704	1,4098	3,0689
			587	4,4	5,6	8,5	3	8,8	23,8	0,1848	0,2352	0,3571	0,1260	0,3697	0,7857	1,5178	2,9333
	F2 *s*	♀	A 139	4,9	6	9,7	4,4	9,1	27,3	0,1794	0,2197	0,3553	0,1611	0,3333	0,8166	1,6166	2,0681
		♂	A 142	5	6,3	8,6	4,4	9,2	24,5	0,2040	0,2571	0,3510	0,1795	0,3755	0,7936	1,3650	2,0909
Géniteurs successifs du croisement	des F1	*splendens* St-Benoît	♀	5,1	6	9,3	3,1	9,7	27,2	0,1875	0,2205	0,3419	0,1139	0,3566	0,8500	1,5500	3,1290
		pseudofestivus Rille	♂	4	5,4	7,9	2,2	7,7	21,5	0,1860	0,2511	0,3674	0,1023	0,3581	0,7407	1,4629	3,5000
	des F2*s*	F1	♀ 590	4,8	6,1	9,4	2,9	8,8	25,5	0,1882	0,2392	0,3686	0,1137	0,3450	0,7868	1,5409	3,0344
		splendens Aveyron	♂	5,2	6	9,2	3,4	9,6	26,4	0,1969	0,2272	0,3484	0,1287	0,3636	0,8666	1,5333	2,8235
Moyennes générales des espèces génitrices	*splendens*	St-Benoît	38 ♀	5,12	6,13	9,77	3,45	9,29	26,78	0,1911	0,2289	0,3648	0,1288	0,3469	0,8352	1,5938	2,6927
			31 ♂	4,92	5,90	9,04	3,61	9,28	25,44	0,1933	0,2319	0,3553	0,1419	0,3647	0,8338	1,5322	2,5706
		St-Benoît + Aveyron	94 ♀	5,21	6,10	9,89	3,47	9,39	27,32	0,1907	0,2232	0,3618	0,1270	0,3436	0,8540	1,6213	2,7016
			74 ♂	5,04	5,85	9,03	3,45	9,33	25,62	0,1965	0,2284	0,3523	0,1347	0,3641	0,8615	1,5435	2,7043
	pseudofestivus Rille		46 ♀	4,25	5,83	8,64	2,22	7,90	23 02	0,1846	0,2532	0,3753	0,0964	0,3431	0,7289	1,4819	3,5585
			40 ♂	4,05	5,49	7,97	1,98	7,67	21,05	0,1923	0,2608	0,3786	0,0940	0,3643	0,7377	1,4517	3,8737

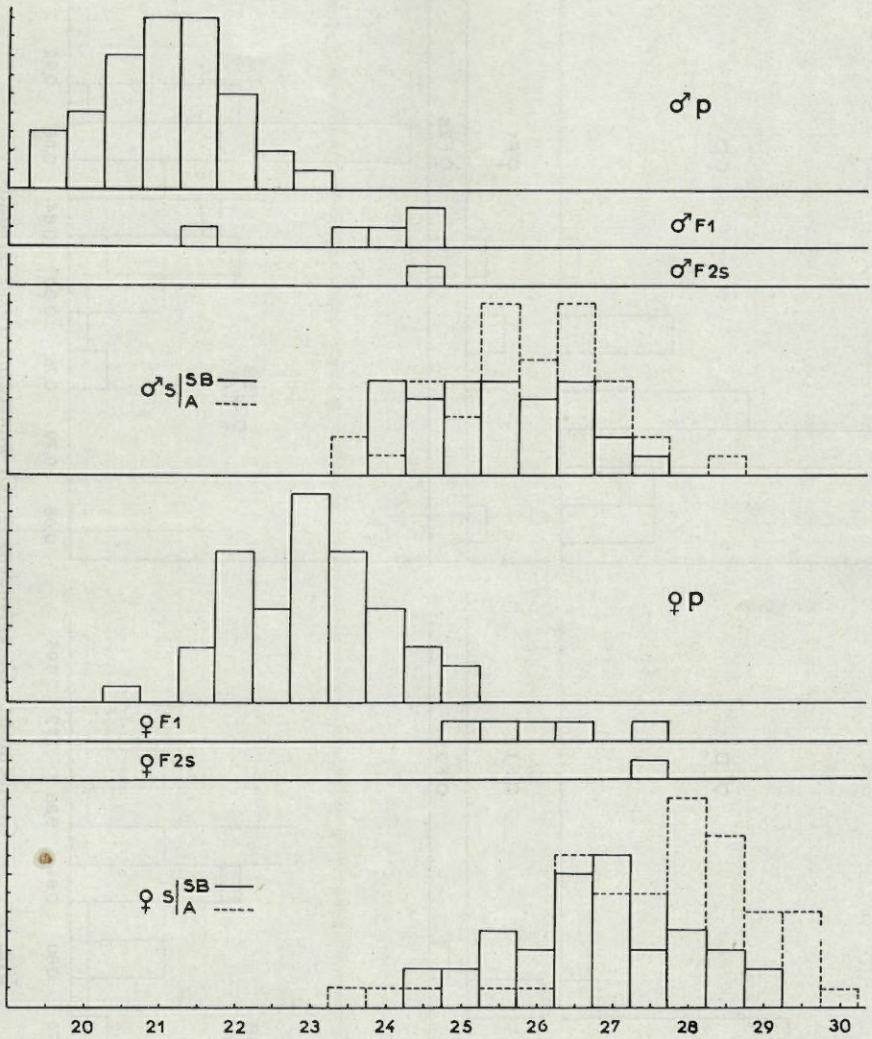


Fig. 26. — Croisement *C. splendens* (s SB : Col St-Benoît, sA : Aveyron) × *C. punctatoauratus pseudofestivus* (p) LTo : histogrammes des fréquences.

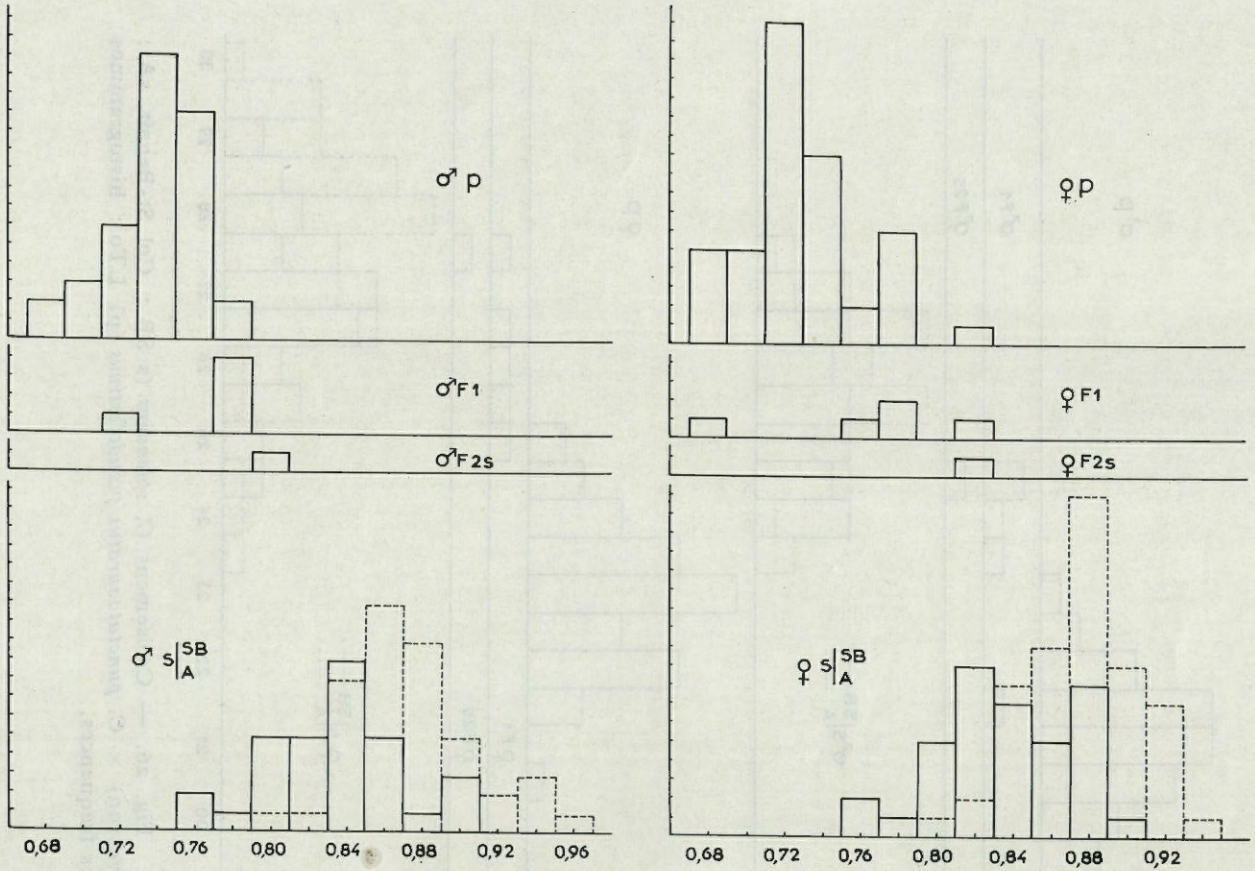


Fig. 27. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Indice morphométrique LP/IP. Histogrammes des fréquences.

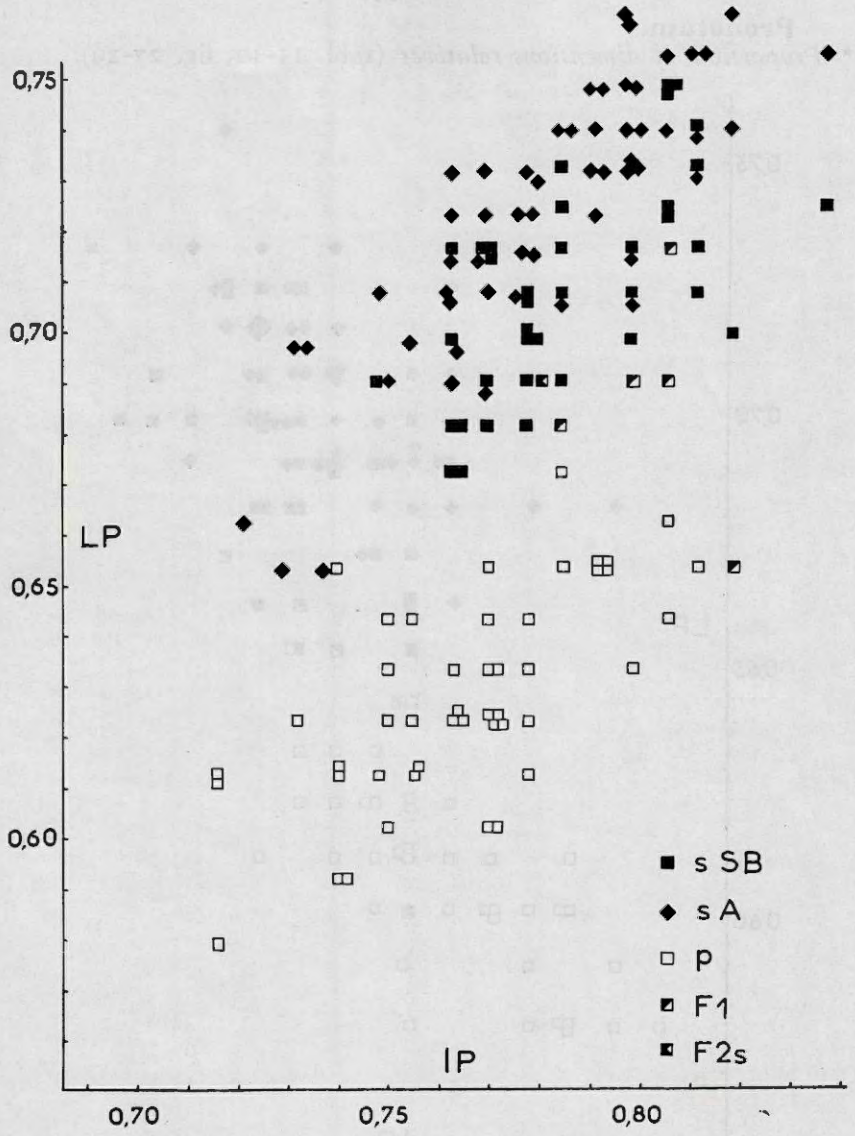


Fig. 28. — Croisement *C. splendens* (s SB : Col St-Benoît, sA : Aveyron) × *C. punctatoauratus pseudofestivus* (p). Corrélation LP/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques (représentation des espèces génitrices et des divers hybrides valable pour tous les diagrammes de ce croisement).

F2 *s.*

♀ et ♂ ont une ponctuation de type F1.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 11-12, fig. 27-29).

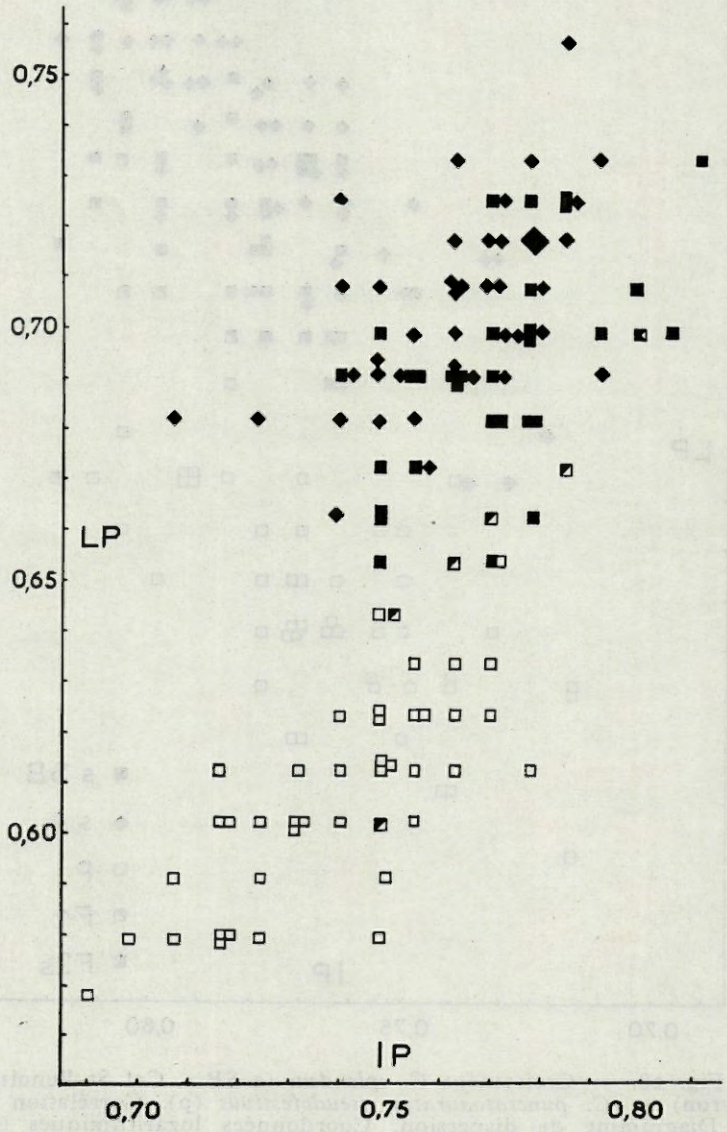


Fig. 29. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Corrélation LP/lP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

TABLEAU 12

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus* :
VALEURS STRUCTURALES (RELATIVES A LTo) RAPPORTÉES (%) A *splendens*

Autre espèce génitrice et hybrides				VALEURS STRUCTURALES									
				LP		lP		lE		LA		LTi	
				Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.
pseudo-festivus		♀	par rapport à *splendens* St-Benoît		96,5		110,6		102,8		72,9		98,9
		♂			99,4		112,4		106,5		66,2		99,9
F1	♀	571		96,3	97,3	103,4	106,5	102,0	102,8	87,5	94,5	98,6	100
		572		94,5		115,7		105,6		99,7		99,5	
		578		98,9		107,9		101,5		104,8		104,6	
		582		98,5		101,2		100,3		92,7		98,1	
		590		98,4		104,5		102,3		88,2		99,4	
	♂	573		95,3	97,2	111,2	106	104,7	101,9	97,3	89,6	99,8	99,9
		577		97,1		103,8		99,9		89,1		97,3	
		580		98,1		105,5		104,4		89,1		100,6	
		581		100,0		108,2		99,6		84		100,4	
		587		95,5		101,4		100.5		88,7		101,3	
pseudo-festivus		♀	par rapport à *splendens* St-Benoît + Aveyron		96,7		113,4		103,7		75,9		99,8
		♂			97,8		114,1		107,4		69,7		100
F2 *s*	♀	A 139		94,0		98,4		98,2		126,8		97,0	
	♂	A 142		103,8		112,5		99,6		133,2		103,1	

F1.

Le pronotum de *pseudofestivus* est assez fortement transverse lP de p = 110,6 % (♀) et 112,4 % (♂) de lP de s pour LP de p = 96,5 % (♀) et 99,4 % (♂) de LP de s. Les valeurs structurales correspondantes des F1 montrent pour lP une variabilité notable avec comme moyenne un état d'équilibre entre les deux espèces génitrices pour les ♂♂ et une légère dominance de *pseudofestivus* pour les ♀♀.

L'indice LP/lP exprime, plus marqué chez les ♀♀, un étalement des valeurs; la majorité des F1 se placent cependant à mi-chemin des moyennes des espèces génitrices; la moyenne d'ensemble des F1 fait ressortir pour chaque sexe une faible dominance de *pseudofestivus*.

F2 *s*.

Les deux individus de cette génération diffèrent sensiblement l'un de l'autre pour les valeurs structurales. Chez la ♀ lP est proche de celle de *splendens* pour une LP faible. Chez le ♂ au contraire, lP est presque aussi élevé que chez *pseudofestivus* mais pour une LP dépassant largement celle des espèces génitrices.

Ces valeurs entraînent pour l'indice LP/lP un état d'équilibre entre les espèces parentes pour le ♂ et une dominance moyenne de *splendens* pour la ♀.

* *Forme* (fig. 30).

F1.

Chez les F1 on note un état d'équilibre pour l'emplacement de la plus grande largeur et pour l'ampleur des courbures latérales mais une forte dominance de *pseudofestivus* pour les caractères (largeur et profondeur) des gouttières latérales.

Il convient de remarquer que la variabilité des F1 quant aux valeurs structurales et à l'indice LP/lP trouve son pendant dans les caractères purement morphologiques : la forme du pronotum varie sensiblement d'un individu à l'autre. Cette diversité est particulièrement nette pour les lobes postérieurs, tantôt de type *splendens* (♂ 587), tantôt de type *pseudofestivus* (♂ 581), tantôt de type intermédiaire (♀ 578). Trois F1 (♂ 573, ♀ 571, ♀ 572) se rapprochent davantage que leurs frères et sœurs de *pseudofestivus* par leurs courbures et gouttières latérales.

F2 *s*.

Les deux produits tendent un peu plus vers *splendens* par l'emplacement de la plus grande largeur et la faiblesse de la courbure latérale; mais les lobes postérieurs rappellent ceux de

certains F1. Fortes sinuosités latérales chez le ♂ A 142. La dominance de *pseudofestivus* persiste encore dans les gouttières, mais davantage pour leur largeur que pour leur profondeur.

* *Sculpture.*

F1.

Aussi bien pour le réseau de rugosités et de craquelures que pour les ponctuations le pronotum des F1 montre une dominance inégale, mais dans l'ensemble moyenne, de *pseudofestivus*. Celui de certains F1 ressemble de près à celui de leur père; à l'opposé celui d'un autre bâtard est plus proche de celui de sa mère. L'empreinte de *splendens* se remarque bien dans la région discale, à ponctuation toujours affaiblie quant au nombre et à

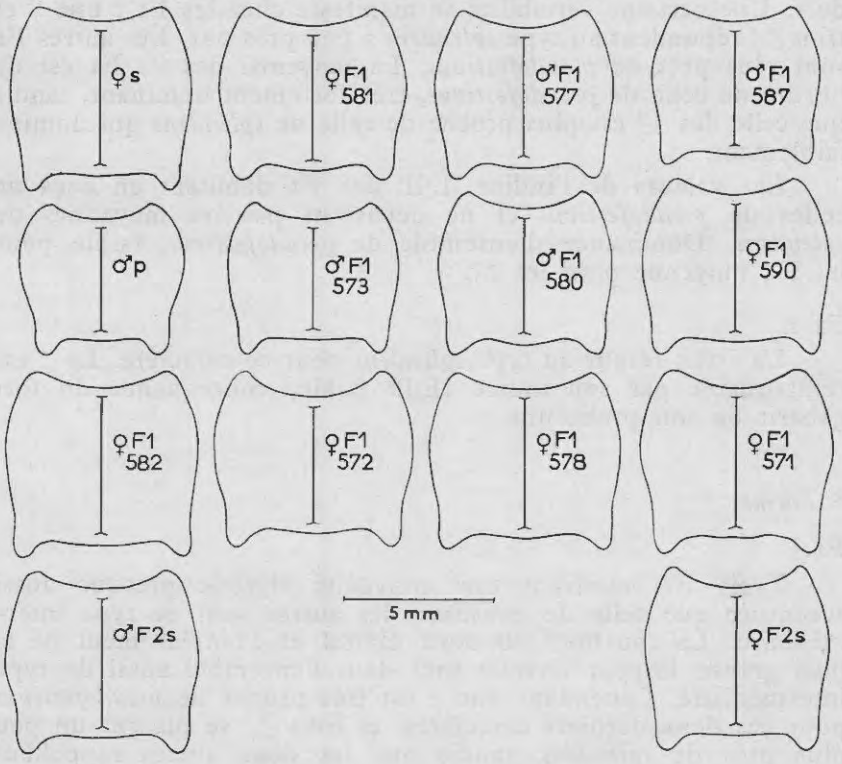


Fig. 30. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Forme du pronotum. En haut à gauche, géniteurs (♀ s, ♂ p) des F1.

la profondeur des points, ces derniers étant souvent remplacés dans la région centrale par de simples points colorés sans aucune dépression.

F2 *s.*

Les deux produits ont une sculpture de type F1, avec chez la ♀ des rugosités particulièrement marquées.

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 11-12, figs. 31-33).

F1.

Les élytres de *pseudofestivus* sont un peu plus larges que ceux de *splendens* : lE de p = 102,8 % (♀) et 106,5 % (♂) de lE de *s.* Une certaine variabilité se manifeste chez les F1 : une ♀ et trois ♂♂ répondent au type *splendens* à peu près pur. Les autres F1 sont plus près de *pseudofestivus.* La moyenne des ♀♀ F1 est de l'ordre de celle de *pseudofestivus*, très fortement dominant, tandis que celle des ♂♂ est plus proche de celle de *splendens* qui domine faiblement.

Les valeurs de l'indice lE/lP des F1 débutent en deçà de celles de *pseudofestivus* et ne dépassent pas les moyennes de *splendens.* Dominance d'ensemble de *pseudofestivus*, faible pour les ♀♀, moyenne pour les ♂♂.

F2 *s.*

La ♀ fait retour au type *splendens* pour ce caractère. Le ♂ est remarquable par son indice lE/lP faible, conséquence du fort gabarit de son pronotum.

* *Forme.*

F1.

Trois F1 montrent une convexité élytrale presque aussi accentuée que celle de *splendens*; les autres sont de type intermédiaire. La courbure du bord élytral et l'emplacement de la plus grande largeur élytrale sont dans l'ensemble aussi de type intermédiaire. Cependant une ♀ est très proche de *pseudofestivus* pour ces deux derniers caractères, et trois ♂♂ se placent un peu plus près de *splendens*, tandis que les deux autres rappellent davantage *pseudofestivus.* Dans l'ensemble la morphologie élytrale est donc de type intermédiaire, mais révèle une certaine inconstance.

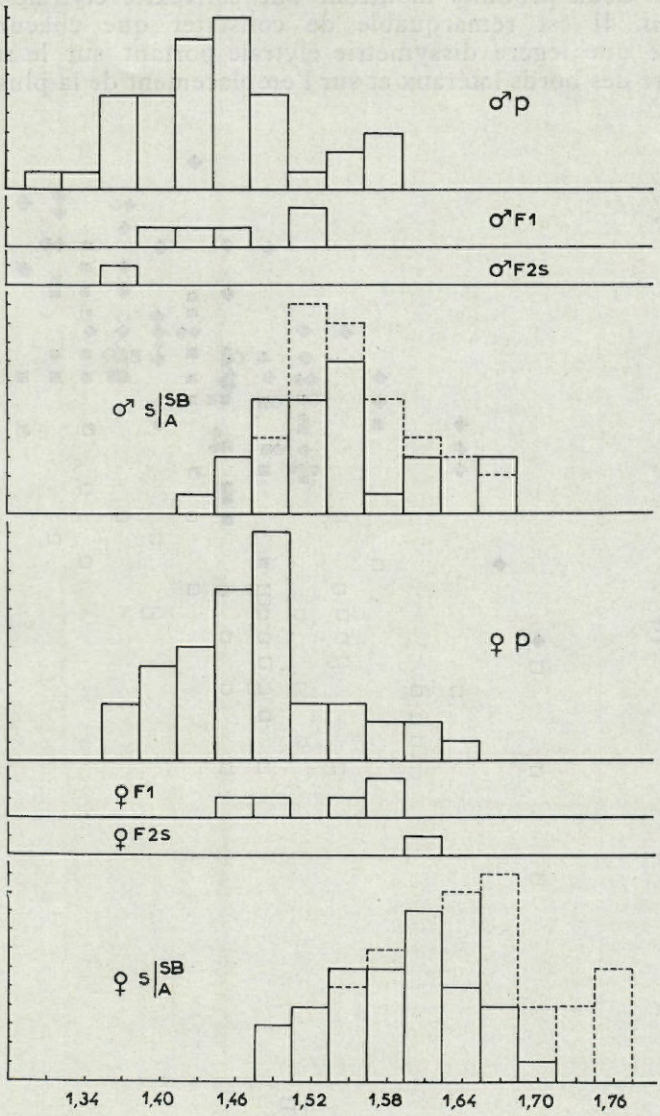


Fig. 31. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Indice morphométrique lE/lP. Histogrammes des fréquences.

F2 *s.*

Les deux produits montrent une convexité élytrale de type *splendens*. Il est remarquable de constater que chacun d'eux présente une légère dissymétrie élytrale portant sur le rayon de courbure des bords latéraux et sur l'emplacement de la plus grande largeur.

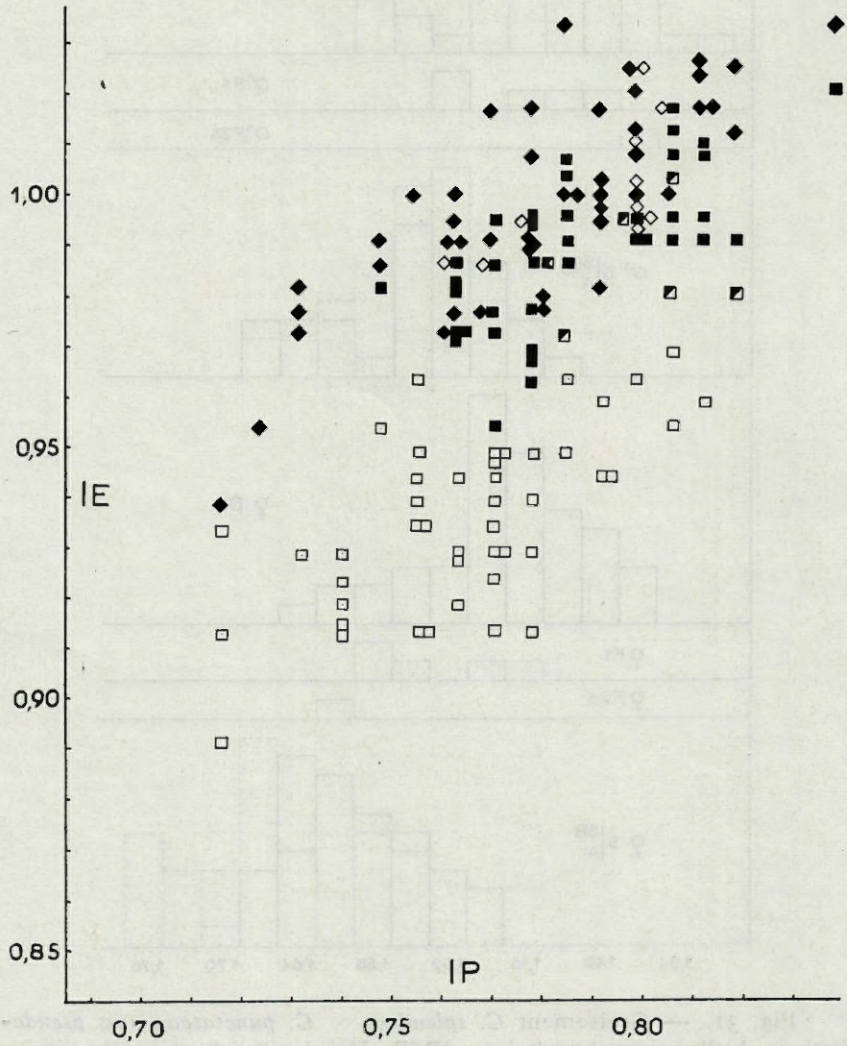


Fig. 32. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Corrélation lE/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

* *Sculpture* (planche VI, *a*, *c*, *j*).

F1.

Les F1 portent des côtes primaires bien marquées mais peu en relief, plus étroites que celles de *pseudofestivus*, noires, violacées ou parfois entièrement cuivrées. Les grosses fossettes sont moins profondes et moins nombreuses, en particulier le long des côtes médianes et surtout internes. Les intervalles secondaires et tertiaires portent de nombreuses petites ponctuations s'inscrivant dans un réseau de tubercules en voie d'effacement, dont la dégra-

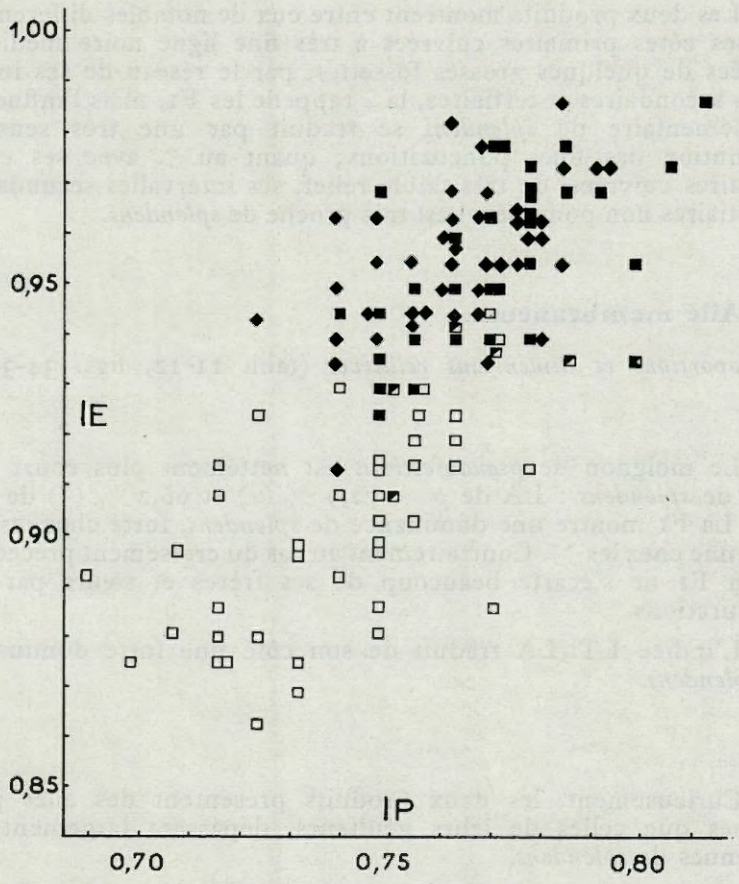


Fig. 33. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Corrélation IE/IP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmétiques.

dation est plus ou moins poussée suivant les individus. Chez deux ♂♂ il est encore bien caractérisé, quoique atténué par rapport à *pseudofestivus*. Chez un autre ♂ et une ♀ les intervalles secondaires et tertiaires n'ont pas plus de relief que chez *splendens*.

Ainsi la sculpture élytrale des F1 apparaît de type intermédiaire assez équilibré sauf pour la ponctuation des secondaires et tertiaires qui accuse une dominance presque absolue de *pseudofestivus*.

F2 *s.*

Les deux produits montrent entre eux de notables différences. Par ses côtes primaires cuivrées à très fine ligne noire médiane, bordées de quelques grosses fossettes, par le réseau de ses intervalles secondaires et tertiaires, la ♀ rappelle les F1, mais l'influence supplémentaire de *splendens* se traduit par une très sensible diminution des fines ponctuations; quant au ♂, avec ses côtes primaires cuivrées, de très faible relief, ses intervalles secondaires et tertiaires non ponctués il est très proche de *splendens*.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 11-12, figs. 34-36).

F1.

Le moignon de *pseudofestivus* est nettement plus court que celui de *splendens* : LA de $p = 72{,}9$ % (♀) et 66,2 % (♂) de LA de *s.* La F1 montre une dominance de *splendens*, forte chez les ♀♀, moyenne chez les ♂♂. Contrairement au cas du croisement précédent aucun F1 ne s'écarte beaucoup de ses frères et sœurs par ses mensurations.

L'indice LTi/LA traduit de son côté une forte dominance de *splendens*.

F2 *s.*

Curieusement, les deux produits présentent des ailes plus longues que celles de leurs géniteurs, dépassant largement les moyennes de *splendens*.

Leurs indices LTi/LA sont également bien plus faibles que les plus faibles des deux espèces génitrices.

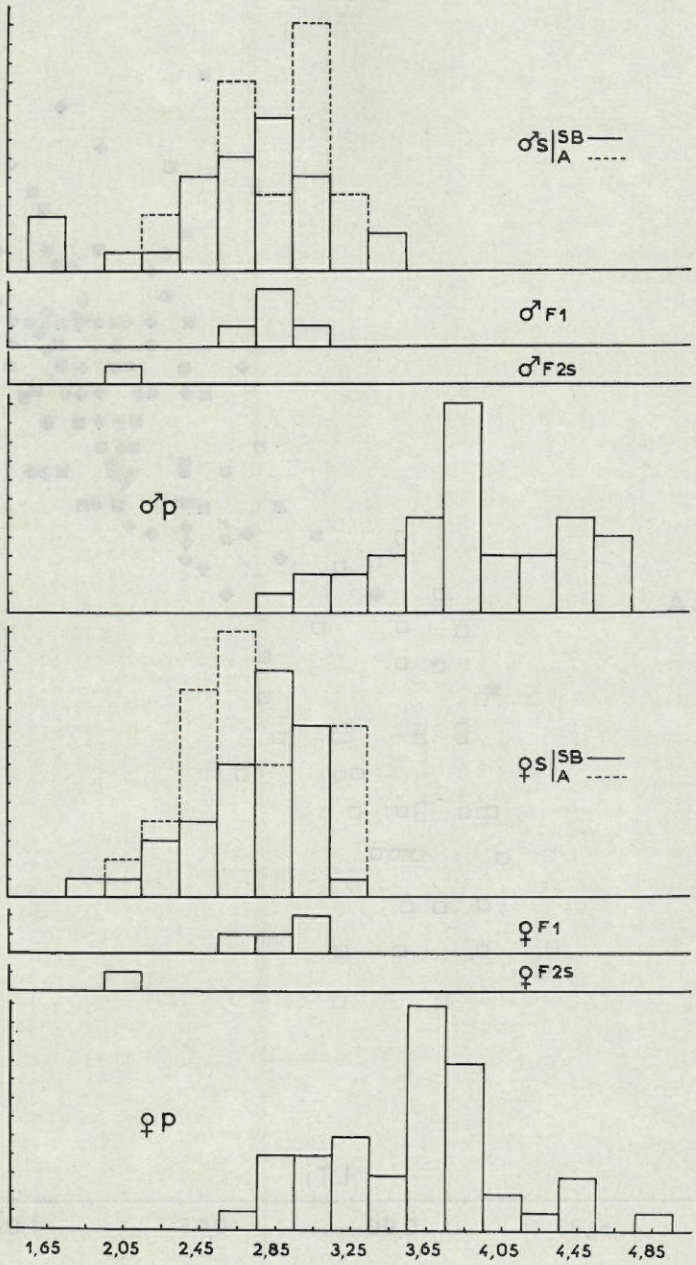


Fig. 34. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Indice morphométrique LTi/LA. Histogrammes des fréquences.

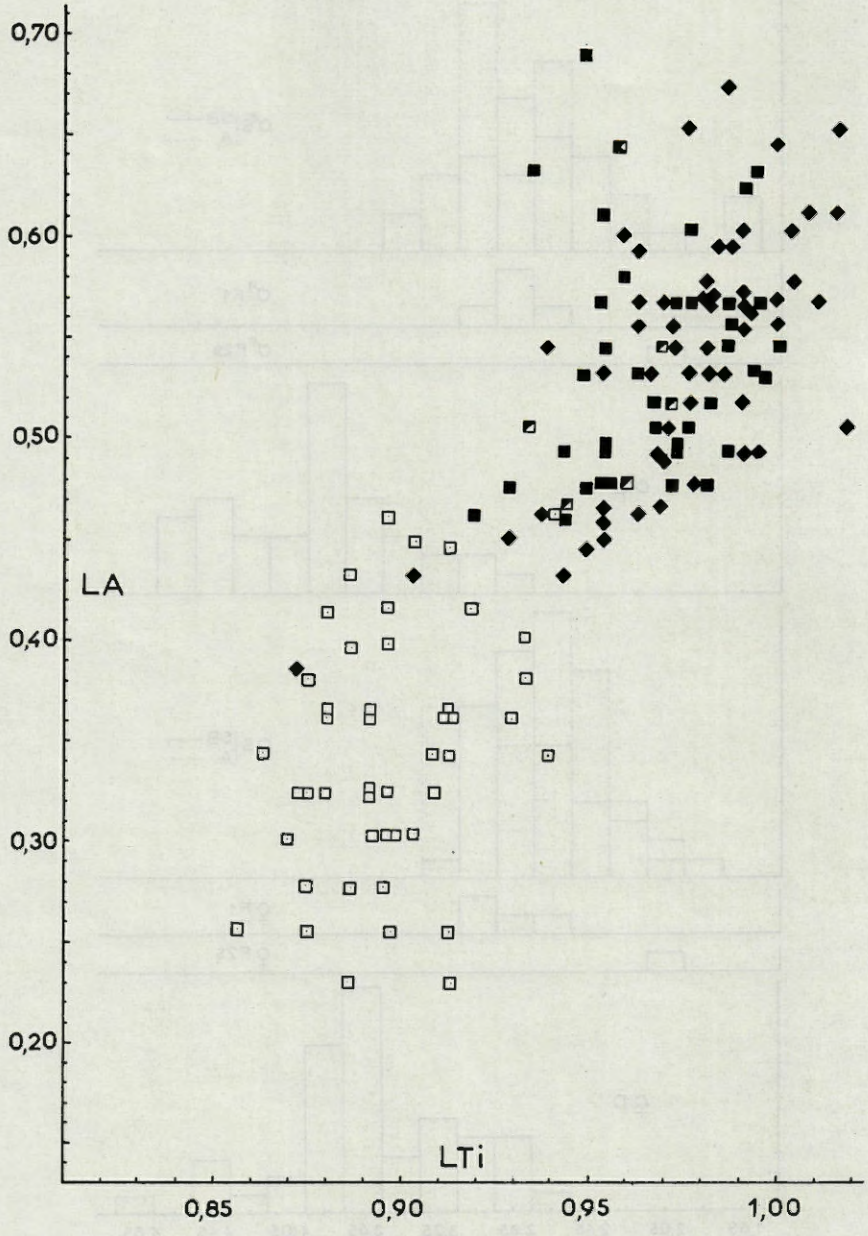


Fig. 35. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Corrélation LTi/LA (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

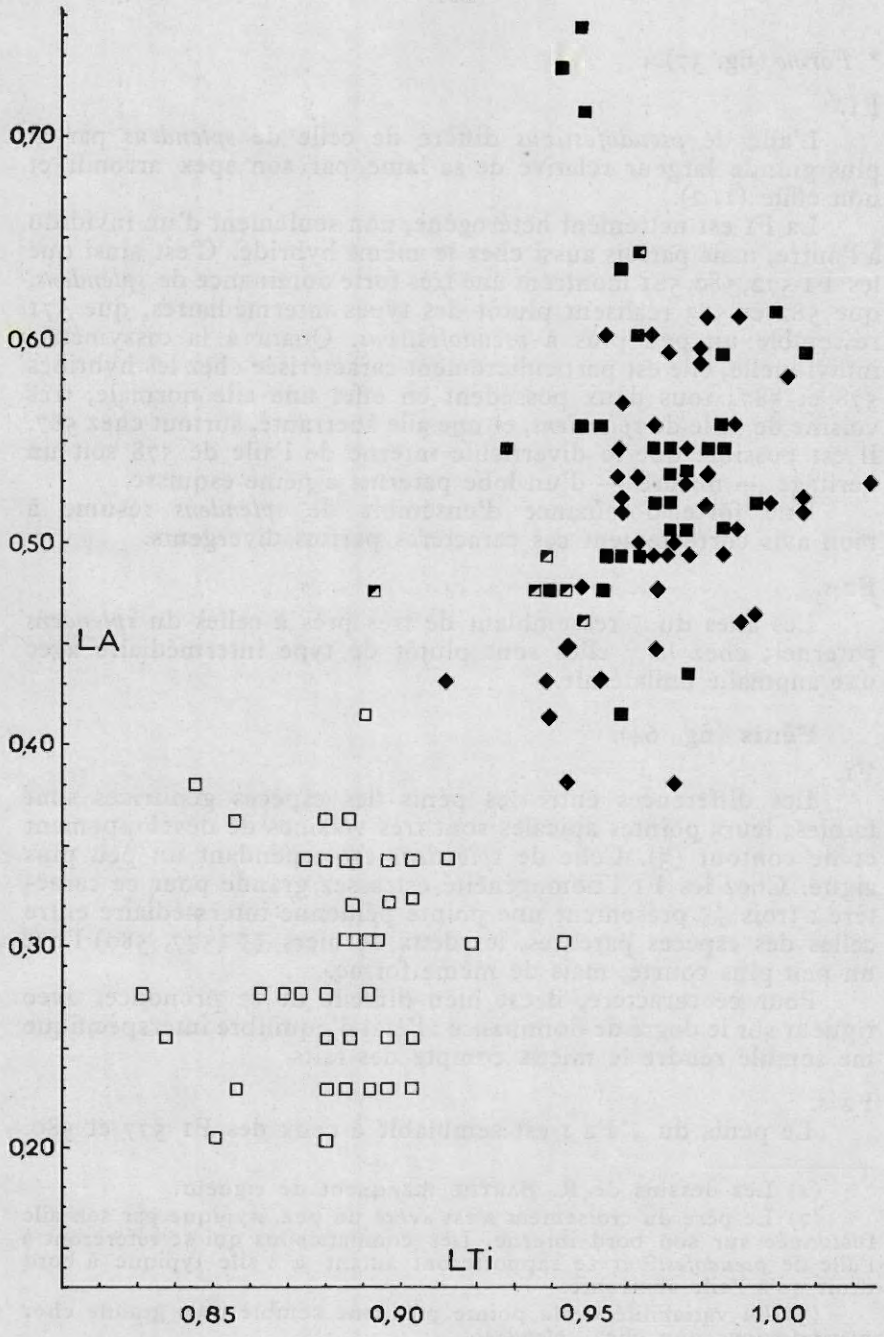


Fig. 36. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Corrélation LTi/LA (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

* *Forme* (fig. 37).

F1.

L'aile de *pseudofestivus* diffère de celle de *splendens* par la plus grande largeur relative de sa lame, par son apex arrondi et non effilé (1, 2).

La F1 est nettement hétérogène, non seulement d'un invididu à l'autre, mais parfois aussi chez le même hybride. C'est ainsi que les F1 572, 580, 581 montrent une très forte dominance de *splendens*, que 582 et 573 réalisent plutôt des types intermédiaires, que 571 ressemble un peu plus à *pseudofestivus*. Quant à la dissymétrie individuelle, elle est particulièrement caractérisée chez les hybrides 578 et 587; tous deux possèdent en effet une aile normale, très voisine de celle de *splendens*, et une aile aberrante, surtout chez 587. Il est possible que le diverticule interne de l'aile de 578 soit un héritage — majoré — d'un lobe paternel à peine esquissé.

Une forte dominance d'ensemble de *splendens* résume à mon avis correctement ces caractères parfois divergents.

F2 *s*.

Les ailes du ♂ ressemblent de très pres à celles du *splendens* paternel; chez la ♀ elles sont plutôt de type intermédiaire avec une anomalie unilatérale.

Pénis (fig. 64).

F1.

Les différences entre les pénis des espèces génitrices sont faibles; leurs pointes apicales sont très voisines de développement et de contour (3). Celle de *splendens* est cependant un peu plus aiguë. Chez les F1 l'homogénéité est assez grande pour ce caractère : trois ♂♂ présentent une pointe pénienne intermédiaire entre celles des espèces parentes, les deux derniers ♂♂ (577, 580) l'ont un peu plus courte, mais de même forme.

Pour ce caractère, il est bien difficile de se prononcer avec rigueur sur le degré de dominance : l'état d'équilibre interspécifique me semble rendre le mieux compte des faits.

F2 *s*.

Le pénis du ♂ F2 *s* est semblable à ceux des F1 577 et 580.

---

(1) Les dessins de R. BARTHE manquent de rigueur.

(2) Le père du croisement s'est avéré un peu atypique par son aile festonnée sur son bord interne. Les comparaisons qui se réfèreront à l'aile de *pseudofestivus* se rapporteront autant à l'aile typique à bord droit qu'à l'aile aberrante.

(3) La variabilité de la pointe pénienne semble plus grande chez *pseudofestivus* que chez *splendens*.

c. Hybrides naturels de *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus*.

Pseudofestivus est une sous-espèce ariégeoise de *punctatoauratus*. Partout où cette forme se rencontre elle entre en contact avec *splendens*. Entre ces deux Carabes se produit, comme dans le cas précédent entre *lineatus* et *splendens*, une stratification

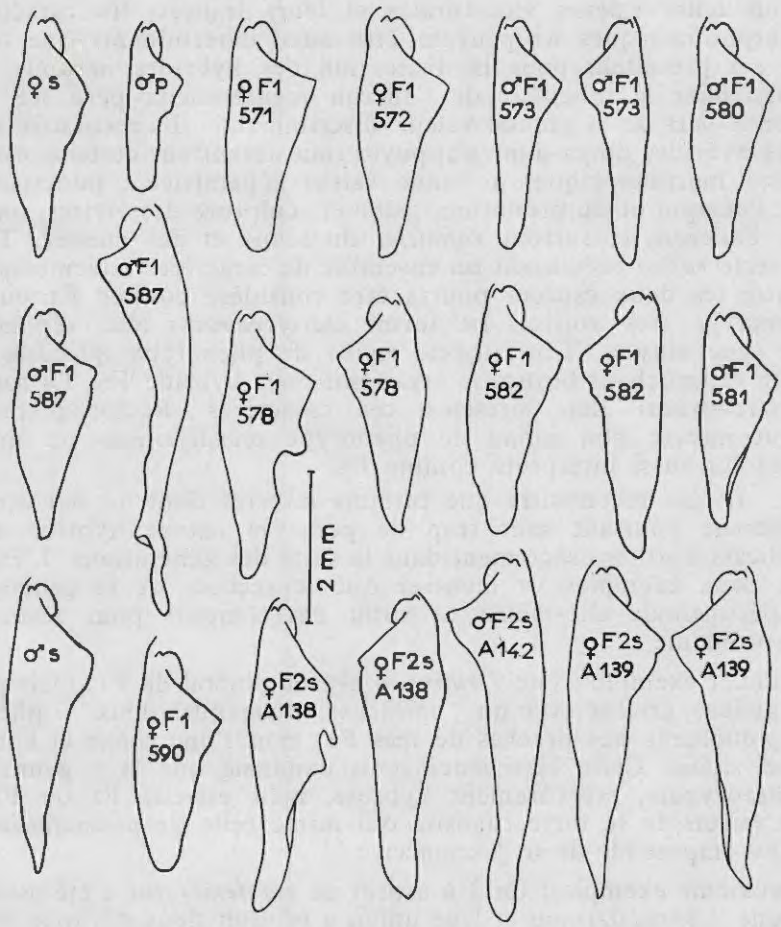


Fig. 37. — Croisement *C. splendens* × *C. punctatoauratus pseudofestivus*. Ailes membraneuses. En haut à gauche, géniteurs (♀ s, ♂ p) des F1. En bas à gauche, géniteur ♂ s des F2 s.

verticale, *splendens* s'établissant aux altitudes inférieures, *pseudofestivus* le relayant à partir d'un certain niveau. Cette distribution a été fort justement remarquée par R. BARTHE. Mes observations personnelles la confirment. La zone altitudinale sympatrique est suffisante pour fournir aux deux espèces des possibilités d'hybridation naturelle.

1. *DISTINCTION DES HYBRIDES NATURELS*

En raison du large empiétement réciproque des deux espèces pour leurs valeurs structurales et leurs indices, les caractères morphométriques ne peuvent être aussi déterminants que dans le cas précédent pour la distinction des hybrides naturels. En particulier la longueur de l'aileron membraneux perd ici une bonne part de sa grande valeur discriminante. La reconnaissance des hybrides devra donc s'appuyer tout autant sur certains caractères morphologiques à bonne valeur séparatrice : ponctuation de l'occiput et du pronotum, galbe et sculpture des élytres, forme de l'aileron, et surtout *rufinisme* du scape et des cuisses. Tout insecte *rufino* présentant un ensemble de caractères intermédiaires entre les deux espèces pourra être considéré comme F1 ou de génotype très voisin. La forme *clarofemoratus* Nic. répond à ce type moyen. Tout insecte *rufino* de phénotype *splendens* ou s'en rapprochant beaucoup sera tenu pour hybride Fn. La forme *rufofemoratus* Lap. présente ces caractères. Réciproquement, tout insecte non *rufino* de phénotype *pseudofestivus* ou mixte sera lui aussi interprété comme Fn.

Il faut reconnaître que certains insectes dont un œil exercé discerne pourtant sans trop de peine la nature hybride sont délicats à situer exactement dans la suite des générations. L'étude de deux exemples va montrer que le secours de la génétique expérimentale elle-même ne suffit pas toujours pour résoudre le problème :

Premier exemple : une ♀ *rufino*, à aspect général de F1, mais plus rugueuse, croisée avec un ♂ *splendens*, a engendré deux ♀♀ phénotypiquement très proches de mes F1, mais l'une *rufino* et l'autre non *rufino*. Cette expérience nous confirme que la ♀ génitrice, hétérozygote, est sûrement hybride, mais est-elle F1 ou F2 *p* en raison de sa forte rugosité qui mime celle de *pseudofestivus*? Il est impossible de se prononcer.

Deuxième exemple : un ♂ à aspect de *rufofemoratus* a été associé à une ♀ *pseudofestivus* et leur union a produit deux ♂♂, tous deux *rufinos*, un peu plus rugueux que mes F1, très légèrement différents l'un de l'autre par leurs dimensions, tous deux stériles avec des ♀♀ *splendens*. Ce ♂ fertile est difficile à placer exactement. Par beaucoup

de caractères il ressemble davantage à *splendens* que n'importe lequel des F1 et F2 *s* expérimentaux, mais il est *rufino* et le relief de sa sculpture est intermédiaire entre ceux des F1 et de *splendens*. En raison de ce phénotype, ce ♂ me semble appartenir à une génération postérieure à la F2 P plutôt qu'à la F2 P elle-même.

On voit donc toutes les difficultés de ce problème qui ne pourra être résolu qu'à la suite d'une longue série d'expériences et d'un grand nombre de confrontations serrées entre hybrides naturels et expérimentaux.

2. *FRÉQUENCE DES HYBRIDES NATURELS*

La capture de tels hybrides sur le terrain, sans être courante, n'est pas rarissime. R. BARTHE a décrit du col des Marrous deux ♂♂ qui rappellent plus ou moins *rufofemoratus*. J'ai pris moi-même dans une forêt voisine, parmi quelques centaines d'exemplaires de *splendens* et surtout de *pseudofestivus*, huit bâtards morphologiquement échelonnés entre les espèces parentes.

d. HYBRIDES NATURELS VOISINS.

Les aires de *splendens* et de *punctatoauratus* se recouvrent largement depuis la limite orientale de l'Aude jusqu'aux Hautes-Pyrénées (fig. 24), en gardant partout, avec plus ou moins de netteté, la distribution altitudinale différentielle indiquée plus haut. Aussi des hybrides naturels des deux espèces ont-ils été trouvés en diverses localités de cette aire commune étendue. Mais ces hybrides diffèrent d'une région à l'autre. Ces différences proviennent du polytypisme de *punctatoauratus*.

Certains de ces hybrides n'ont pas encore été reproduits expérimentalement : *kricheldorffi* Le M. du Luchonnais est certainement un produit F1 de *splendens* × *punctatoauratus aurocostatus* Lap.; *esquieryensis* Nic. de la même région probablement un F2 P du même croisement; l'hybride *splendens* × *punctatoauratus bigerrio* trouvé par L'HOSTE à Aspin entre dans cette catégorie.

D'autres ont été refaits au laboratoire.

LE MOULT assure avoir obtenu *andronnensis* Nic. à partir de *splendens* et *punctatoauratus boscensis* Nic. RAYNAUD enfin a réalisé et décrit sous le nom d'*eugeniae* l'hybride F1 entre ♂ *splendens* et ♀ *punctatoauratus barthei*, dont j'ai moi-même capturé quelques exemplaires dans les forêts de Bélesta, Sainte-Colombe et Picaussel.

Tous ces hybrides ont les cuisses et le scape noirs, car ils dérivent de sous-espèces de *punctatoauratus* typiquement sans

rufinisme; des différences sensibles entre ceux d'une même localité indiquent que certains ne sont pas des F1, mais des F2 P et Fn, vraisemblablement consécutifs à la fertilité de ♀♀ F1, comme dans mon croisement expérimental.

III. *CHRYSOCARABUS SPLENDENS* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS FESTIVUS.*

a. Résultats du croisement (tabl. 13, fig. 38).

1. *F1*

Je n'ai pu obtenir cette génération que dans le sens : ♀ *s* (Aveyron) × ♂ *f* (Aveyron) : 2 F1 (1 ♀, 1 ♂). Le croisement réciproque, à partir de géniteurs également aveyronnais, a jusqu'ici échoué. Aucun œuf n'a été pondu, malgré des accouplements apparemment normaux. Ces échecs peuvent avoir pour cause essentielle des différences d'affinités et d'aptitudes des espèces parentes en fonction du sens du croisement, mais il est possible aussi qu'ils soient pour une part imputables aux difficultés d'élevage de *festivus*.

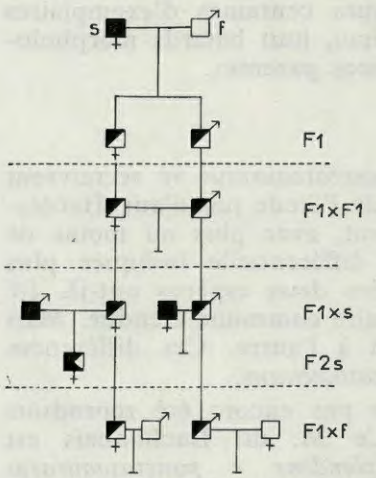


Fig. 38. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. auronitens festivus* (f). Générations successives (imagos).

2. *F2*

F1 × F1.

L'association du couple F1 au cours de sa première année a été stérile. Je n'ai pas observé d'accouplement entre ces insectes, mais j'ai de bonnes raisons de penser qu'il a dû s'en produire car le ♂ F1 s'est montré en d'autres circonstances d'une très grande ardeur à l'accouplement ainsi qu'on le verra plus loin.

Rétrocroisements.

* Avec *splendens*.

Deux combinaisons ont été tentées :
♀ *s* (Bélesta) × ♂ F1 (âgé de deux ans).

Accouplement normal. Un seul œuf pondu, stérile. L'échec s'est répété entre une autre ♀ de Bélesta et un ♂ hybride naturel de la Montagne Noire que je considère comme F1 tant il est semblable à mon ♂ F1 expérimental. Pas de ponte.

TABLEAU 13

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT
Chrysocarabus splendens (*s*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*),
auronitens festivus holochrysus (*fh*) ET *purpureorutilans* (*fp*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS											
		F1			F2								
					F1 × F1	Rétrocroisements							
						F2 *s*			F2 *f*				
									F1 expérimentaux		F1 (?) naturels	
		♀*s* × ♂*f*			♀61 × ♂19	♀F1 61 × ♂*s*			♀*s* × ♂F1 19	♀F1 × ♂*f p*	♀*f h* × ♂F1	♀ F1 × ♂*f*	♀*f* × ♂F1
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats
Œufs pondus		3			0	0	2			1	0	0	0	0
Œufs éclos		3	100 %				1	50 %		0				
Larves mortes naturellement	au 1er âge	1												
	au 2e âge		33 %	33 %										
	au 3e âge													
Imagos	♀	1					1							
	♂	1												
	Nombre total	2	67 %	67 %			1	50 %	100 %					

♀ F1 (âgée de deux ans) × ♂ *s* (Aveyron).

Ce couple, fertile, a engendré une ♀ F2 *s*.

* Avec *festivus*.

Deux séries d'expériences ont été faites :

Avec les F1 expérimentaux :

♀ *festivus holochrysus* (Montagne Noire) × ♂ F1 (âgé de trois ans)

♀ F1 (âgée de trois ans) × ♂ *festivus purpureorutilans* (Montagne Noire).

Résultats entièrement négatifs.

Avec des hybrides naturels :

Il s'agit d'un couple d'hybrides de la Montagne Noire. Les caractères de ces deux insectes très voisins de ceux de mes F1 expérimentaux, m'incitent à leur conférer le titre de F1, mais sans certitude. La combinaison de chacun d'eux avec des *festivus* aveyronnais de sexe opposé est restée jusqu'ici absolument négative.

Malgré ces échecs, la question du rétrocroisement avec *festivus* ne me paraît pas encore résolue : ils peuvent être en effet imputables non seulement au sens du rétrocroisement, mais encore aux difficultés d'élevage de *festivus*, ainsi qu'à l'utilisation de *festivus* métissés plus ou moins *nigrinos* (1). On a vu plus haut divers exemples du peu de fertilité de ces formes foncées. Il conviendra donc, avant de tirer des conclusions définitives sur ce rétrocroisement, de le reprendre avec des *festivus* typiques.

3. *F3*

La mort au bout de six mois de l'unique ♀ F2 *s* obtenue a coupé court à toute tentative d'obtenir une génération ultérieure.

b. Étude comparative des hybrides (planche II, *i-l*).

1. *COULEUR*

Parties métalliques.

F1.

Tête et pronotum cuivrés comme chez les parents; élytres dorés légèrement cuivrés à bordure cuivrée, intermédiaires entre ceux de *festivus*, d'un vert vif à reflets à peine dorés, et de *splendens*,

(1) Utilisation dictée par le désir de reproduire expérimentalement certains hybrides naturels de couleurs foncées.

d'un cuivré rougeâtre. Lignes primaires des F1 d'un noirâtre clair, s'empourprant vers l'apex alors qu'elles sont concolores chez *splendens* et noires ou noir violacé chez *festivus*; pour ces caractères les F1 se placent donc à peu près à mi-chemin entre les espèces parentes.

F2 *s.*

Couleur semblable à celle des F1 pour les élytres, dont les lignes primaires sont cependant violacées ou violacées pourprées; tête et pronotum cuivrés et non cuivrés rougeâtres.

Appendices.

F1.

Scape et cuisses rougeâtres, mais plus foncés que chez *festivus*, qui domine cependant fortement.

F2 *s.*

Mêmes caractères que chez les F1.

2. *TAILLE* (fig. 39)

F1.

Cette génération présente une dominance de *splendens*, très forte chez la ♀, seulement moyenne chez le ♂.

F2 *s.*

Le produit ♀ est marqué aussi par une très forte dominance de *splendens*.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Articles antennaires* 7-8 du ♂.

Le seul ♂ F1 obtenu ne présente aux articles 8 ni échancrures ni plages lisses; ses articles 7 sont aussi sans échancrures, mais sont munis d'une courte et étroite plage lisse achète. Par ces caractères le ♂ F1 accuse une très forte dominance de *festivus*.

* *Ponctuation.*

F1.

Les F1 traduisent une dominance moyenne de *splendens* quant au nombre des ponctuations.

F2 *s.*

La ♀ est identique à sa mère F1.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 14, figs. 40-42).

F1.

Le pronotum de *festivus* est fortement transverse : lP de *f* = 122 % (♀) et 118,5 % (♂) de lP de *s* pour LP de *f* = 98,9 % (♀) et 96,5 % (♂) de LP de *s*. Les valeurs structurales correspondantes des deux produits F1 montrent pour lP une forte dominance de *splendens*.

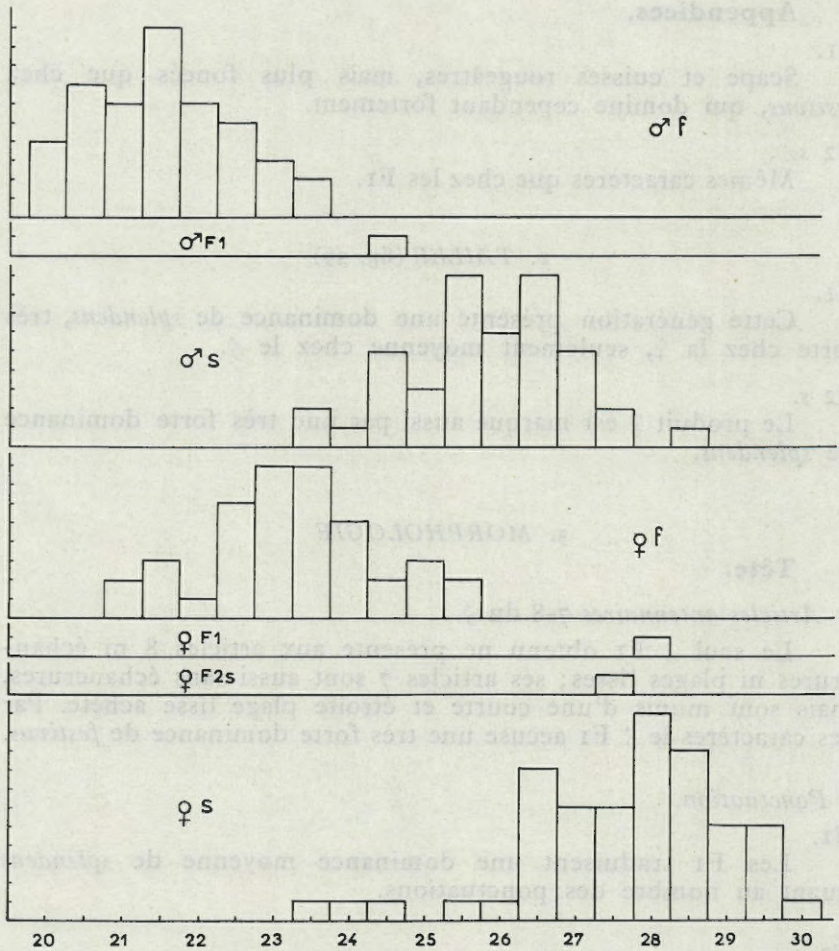


Fig. 39. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. auronitens festivus* (f). LTo. Histogrammes des fréquences.

TABLEAU 14

CROISEMENT *Chrysocarabus splendens* × *Chrysocarabus auronitens festivus*
INDICES CARACTÉRISTIQUES ET ENSEMBLE DES VALEURS STRUCTURALES

Hybrides et géniteurs				VALEURS STRUCTURALES ET INDICES													
				Valeurs structurales											Indices caractéristiques		
				réelles en mm						relatives à LTo							
				LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{LP}{LTo}$	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{lE}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Hybrides		F1 ♀	61	5,2	6,4	10	3,2	9,5	27,9	0,1863	0,2293	0,3584	0,1146	0,3405	0,8125	1,5625	2,9687
		F1 ♂	19	4,8	5,7	8,7	2,9	9,2	24,6	0,1951	0,2317	0,3536	0,1178	0,3739	0,8421	1,5263	3,1724
		F2 *s* ♀	615	5,3	6,5	10	3,4	9,6	27,7	0,1913	0,2346	0,3610	0,1227	0,3465	0,8153	1,5384	2,8235
Géniteurs successifs du croisement	des F1	*splendens* Aveyron ♀		5,4	5,8	10	3,8	9,6	27,8	0,1942	0,2086	0,3597	0,1366	0,3453	0,9310	1,7241	2,5263
		festivus Aveyron ♂		4,2	5,9	7,9	1,6	7,7	21,4	0,1962	0,2757	0,3691	0,0747	0,3598	0,7118	1,3389	4,8125
	des F2 *s*	F1 ♀	61	5,2	6,4	10	3,2	9,5	27,9	0,1863	0,2293	0,3584	0,1146	0,3405	0,8125	1,5625	2,9687
		splendens Aveyron ♂		5,1	5,8	8,9	3,3	9,1	25,6	0,1992	0,2265	0,3476	0,1289	0,3554	0,8793	1,5344	2,7575
Moyennes générales des espèces génitrices	*splendens* Aveyron		56 ♀	5,30	6,06	10	3,49	9,48	27,86	0,1902	0,2175	0,3587	0,1252	0,3402	0,8745	1,6501	2,7163
			43 ♂	5,15	5,80	9,01	3,29	9,38	25,8	0,1996	0,2248	0,3492	0,1275	0,3635	0,8879	1,5534	2,8510
	festivus Aveyron		40 ♀	4,36	6,18	8,92	1,98	7,68	23,25	0,1875	0,2655	0,3836	0,0851	0,3303	0,7055	1,4433	3,8787
			43 ♂	4,14	5,72	7,95	1,78	7,58	21,47	0,1928	0,2664	0,3702	0,0829	0,3530	0,7237	1,3898	4,2584

Autre espèce génitrice et hybrides					VALEURS STRUCTURALES (RELATIVES A LT_o) EN %									
					LP		lP		lE		LA		LTi	
					Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.	Valeurs indiv.	Valeurs moyen.
festivus		♀		par rapp. *s* Av.		98,9		122		106,9		67,9		97
		♂				96,5		118,5		106		65		97,1
Hybrides	F1	♀	61		97,8		105		103		92		100,2	
		♂	19		97,7		103		101,2		92,3		102,8	
	F2 *s*	♀	615		100,5		107,7		104		98,4		102	

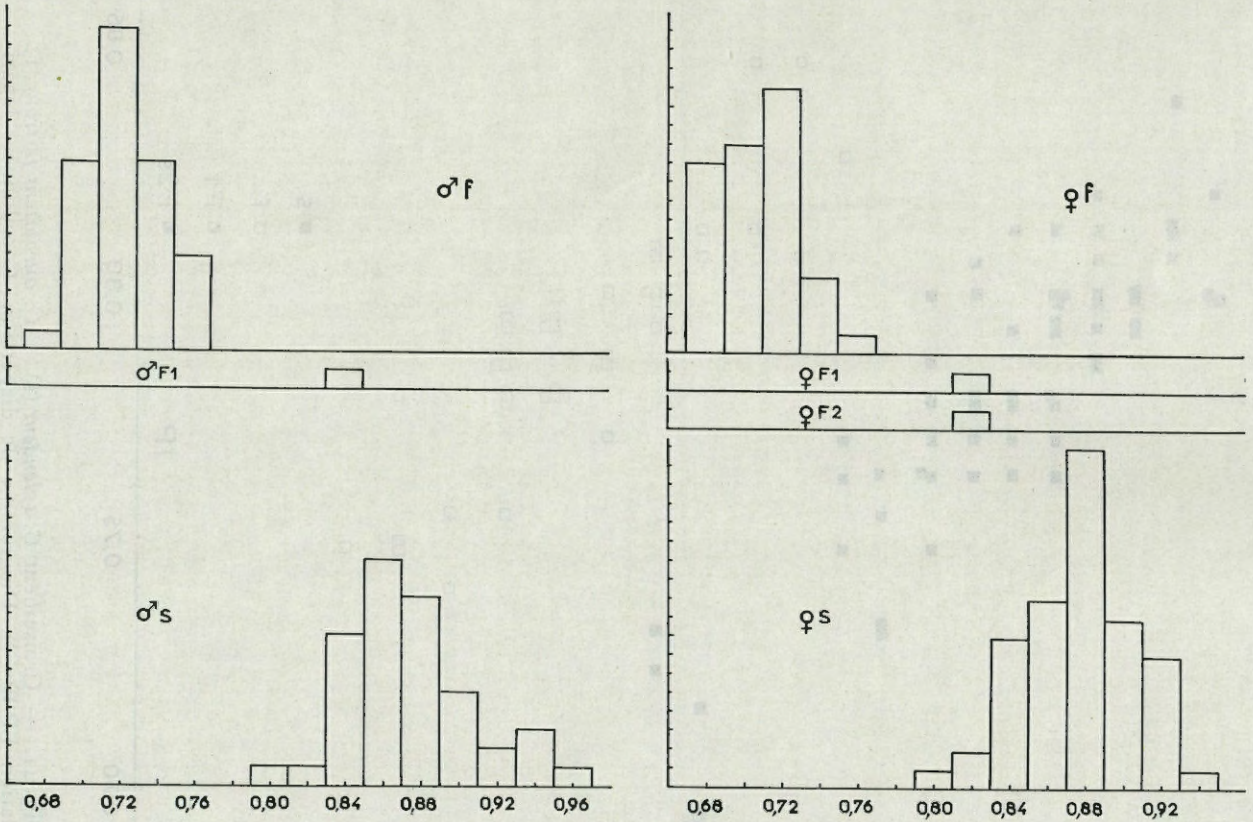


Fig. 40. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*.
Indice morphométrique LP/lP. Histogrammes des fréquences.

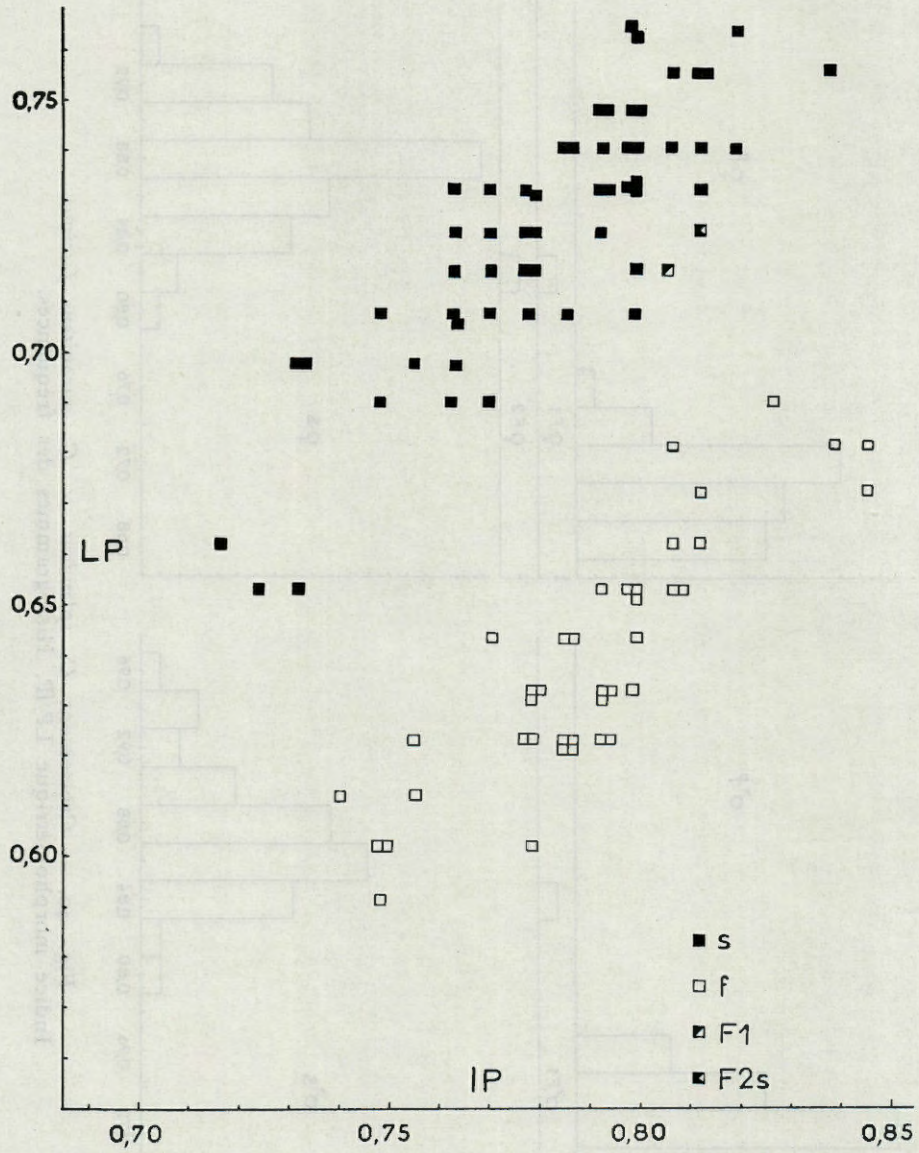


Fig. 41. — Croisement *C. splendens* (s) × *C. auronitens festivus* (f). Corrélation LP/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques (représentation des espèces génitrices et des divers hybrides valable pour tous les diagrammes de ce croisement).

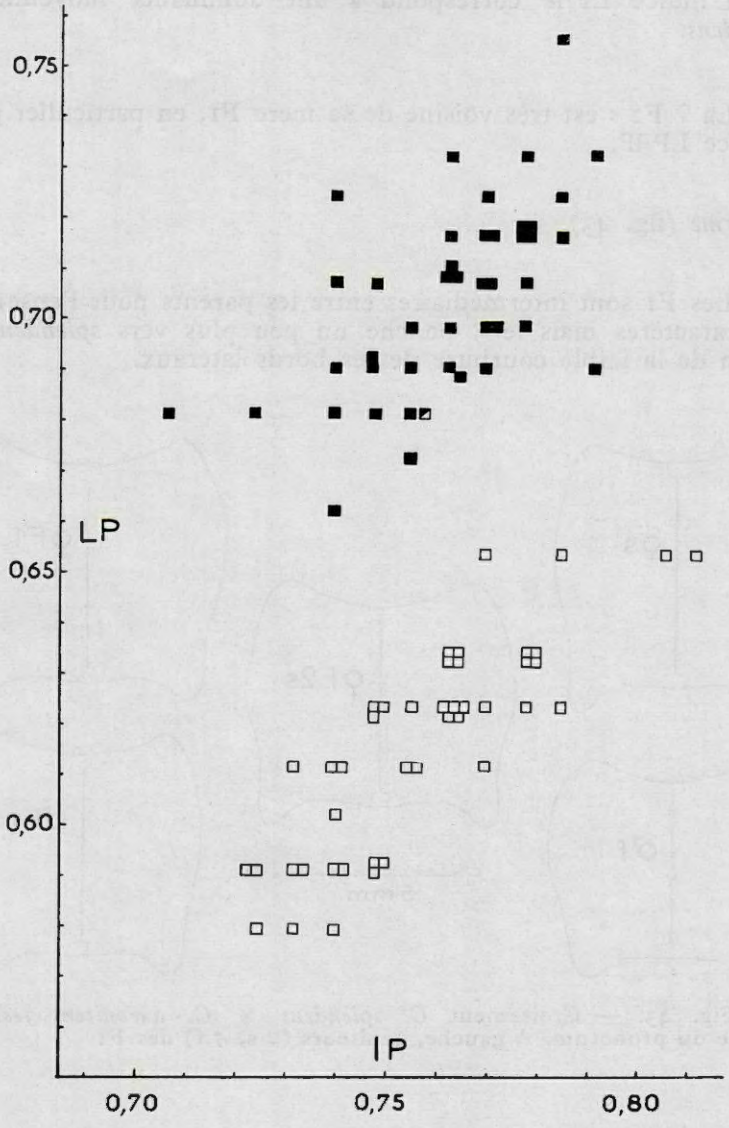


Fig. 42. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Corrélation LP/lP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

L'indice LP/lP correspond à une dominance moyenne de *splendens*.

F2 *s*.

La ♀ F2 *s* est très voisine de sa mère F1, en particulier pour l'indice LP/lP.

* *Forme* (fig. 43).

F1.

Les F1 sont intermédiaires entre les parents pour l'ensemble des caractères mais le ♂ penche un peu plus vers *splendens* en raison de la faible courbure de ses bords latéraux.

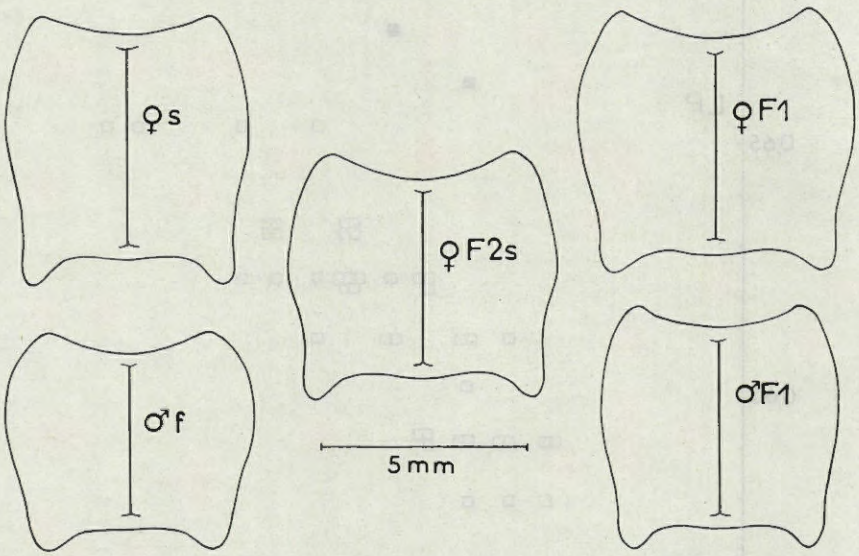


Fig. 43. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Forme du pronotum. A gauche, géniteurs (♀ s, ♂ f) des F1.

F2 *s*.

La ♀ F2 *s* ressemble beaucoup à sa génitrice F1 mais l'influence supplémentaire de *splendens* se remarque dans le léger déplacement vers l'arrière de la plus grande largeur, l'accentuation des sinuosités latérales ainsi que dans les caractères des lobes postérieurs, proches de ceux de *splendens*.

* *Sculpture.*

F1.

Le pronotum des F1 est peu ponctué; son disque est dépourvu de points, *splendens* marque pour ce caractère une forte dominance Par contre le réseau de rides et de craquelures est plutôt de type moyen.

F2 *s.*

La ♀ F2 *s* ressemble de très près à la ♀ F1, avec une ponctuation encore plus réduite.

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 14, figs. 44-46).

F1.

Les élytres de *festivus* sont un peu plus larges que ceux de *splendens* : lE de *f* = 106,9 % (♀) et 106 % (♂) de lE de *s*. Chez les F1 on note une dominance de *splendens*, faible chez la ♀, forte chez le ♂.

L'indice lE/lP reflète les mêmes caractères.

F2 *s.*

Aussi bien pour lE que pour lE/lP la F2 *s* se rapproche de l'état d'équilibre entre les deux espèces.

* *Forme.*

F1.

Tant par leur convexité que par leurs courbures latérales et l'emplacement de leur plus grande largeur les F1 présentent des caractères moyens entre les espèces parentes.

F2 *s.*

La ♀ F2 *s* ressemble d'extrêmement près à sa mère F1.

* *Sculpture* (Planche VI, *a*, *e*, *k*).

F1.

Chez les F1 les primaires sont constitués de lignes à relief insignifiant, fragmentées, surtout chez la ♀, en chaînons par quelques fossettes assez larges mais peu profondes; les intermédiaires, moins lisses que chez *splendens*, moins rugueux que chez *festivus*, sont porteurs de ponctuations moins nombreuses et moins profondes que chez ce dernier.

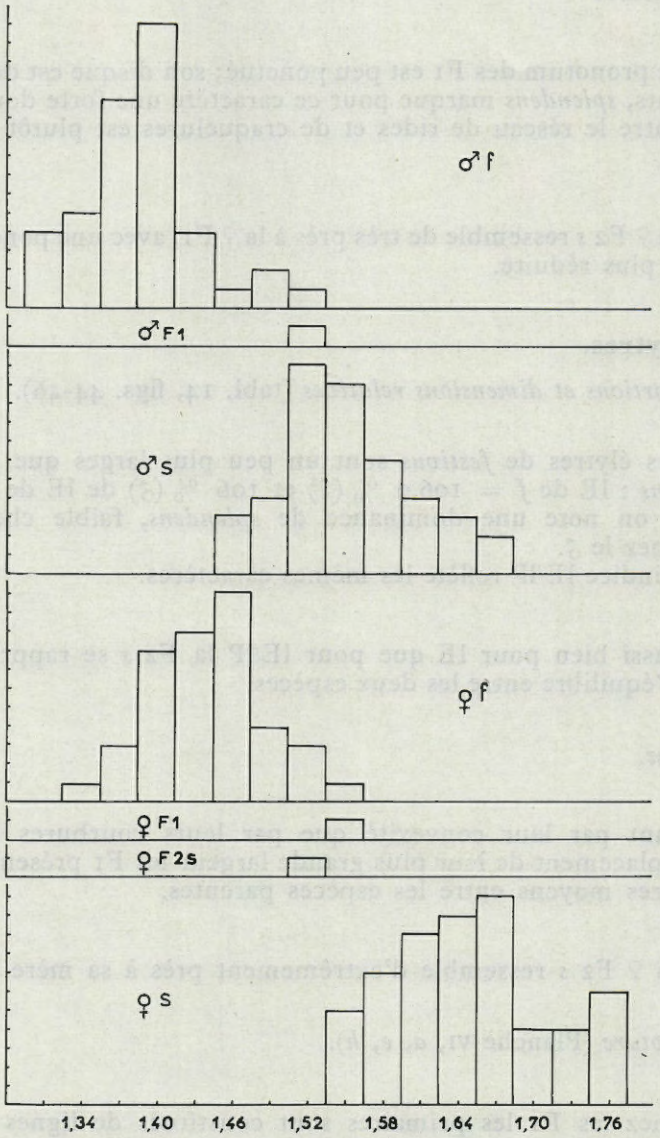


Fig. 44. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Indice morphométrique lE/lP. Histogrammes des fréquences.

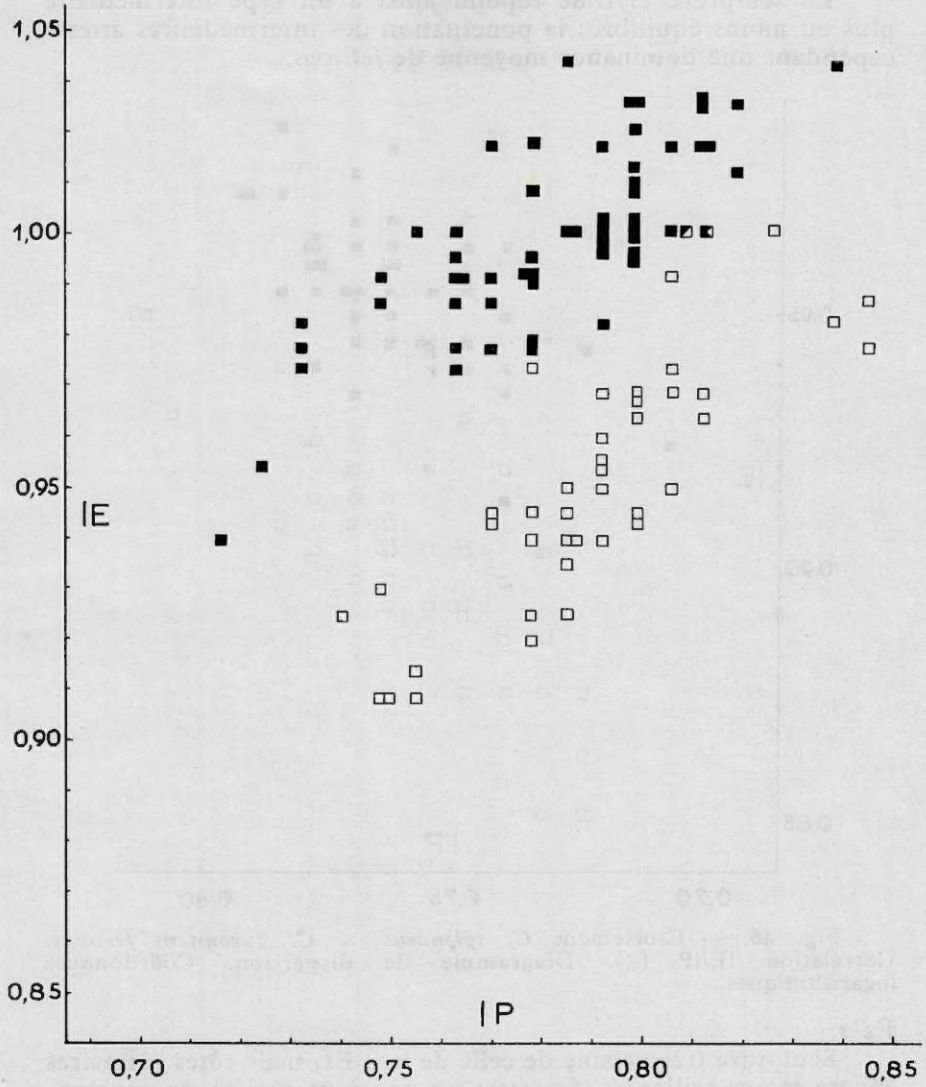


Fig. 45. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Corrélation lE/lP (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

La sculpture élytrale répond ainsi à un type intermédiaire plus ou moins équilibré; la ponctuation des intermédiaires atteste cependant une dominance moyenne de *festivus*.

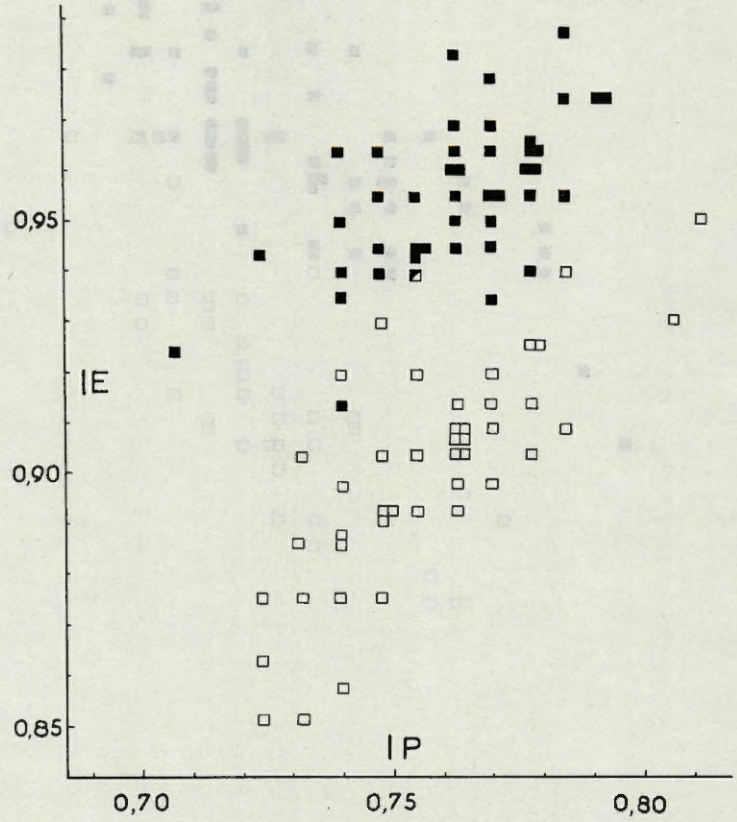


Fig. 46. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Corrélation IE/IP (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

F2 *s.*

Sculpture très voisine de celle de la ♀ F1, mais côtes primaires encore moins saillantes, fossettes un peu plus petites, et ponctuations des secondaires et tertiaires un peu plus éparses.

Tibia postérieur.

F1.

Cet article est un peu plus court chez *festivus* que chez *splendens* : LTi de *f* = 97 % (♀) et 97,1 % ♂ de LTi de *s.*

Les F1 accusent une dominance totale de *splendens*.

F2 *s*.

Le produit F2 *s* confirme cette dominance.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 14, figs. 47-49).

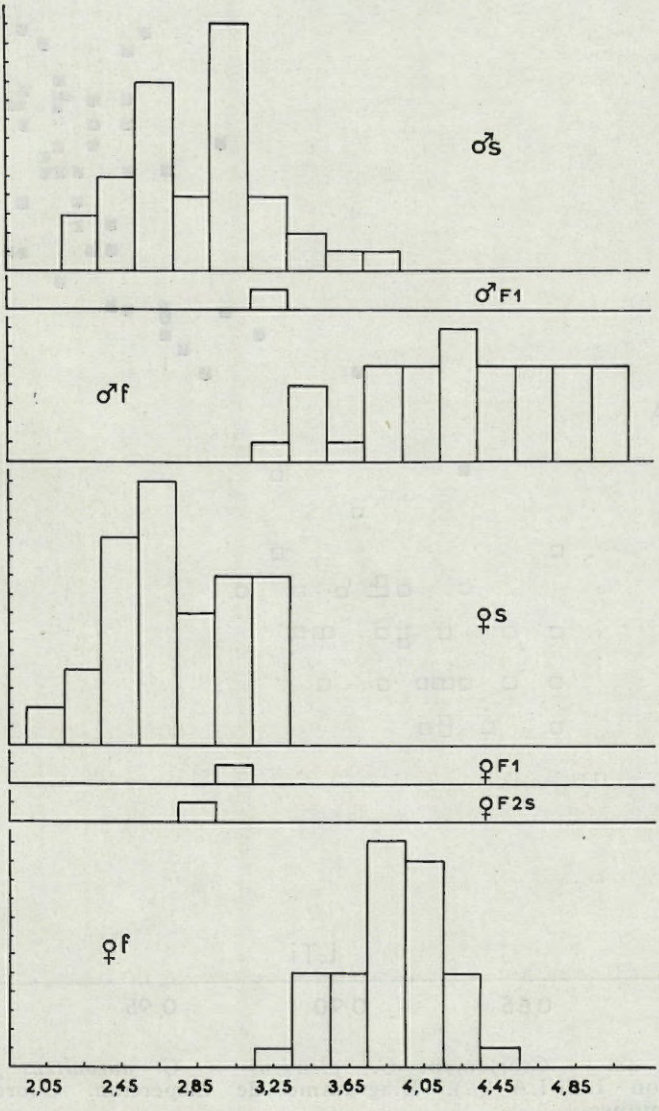


Fig. 47. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Indice morphométrique LTi/LA. Histogrammes des fréquences.

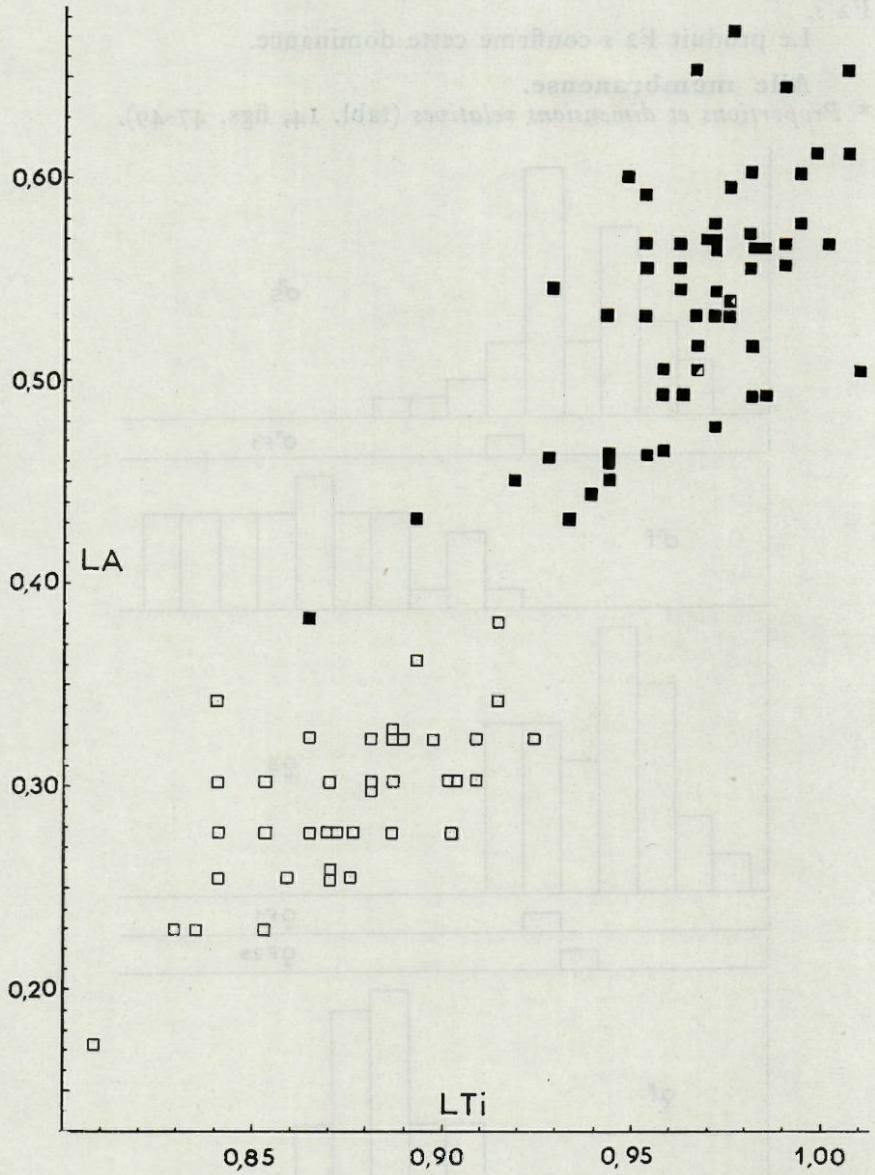


Fig. 48. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Corrélation LTi/LA (♀). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

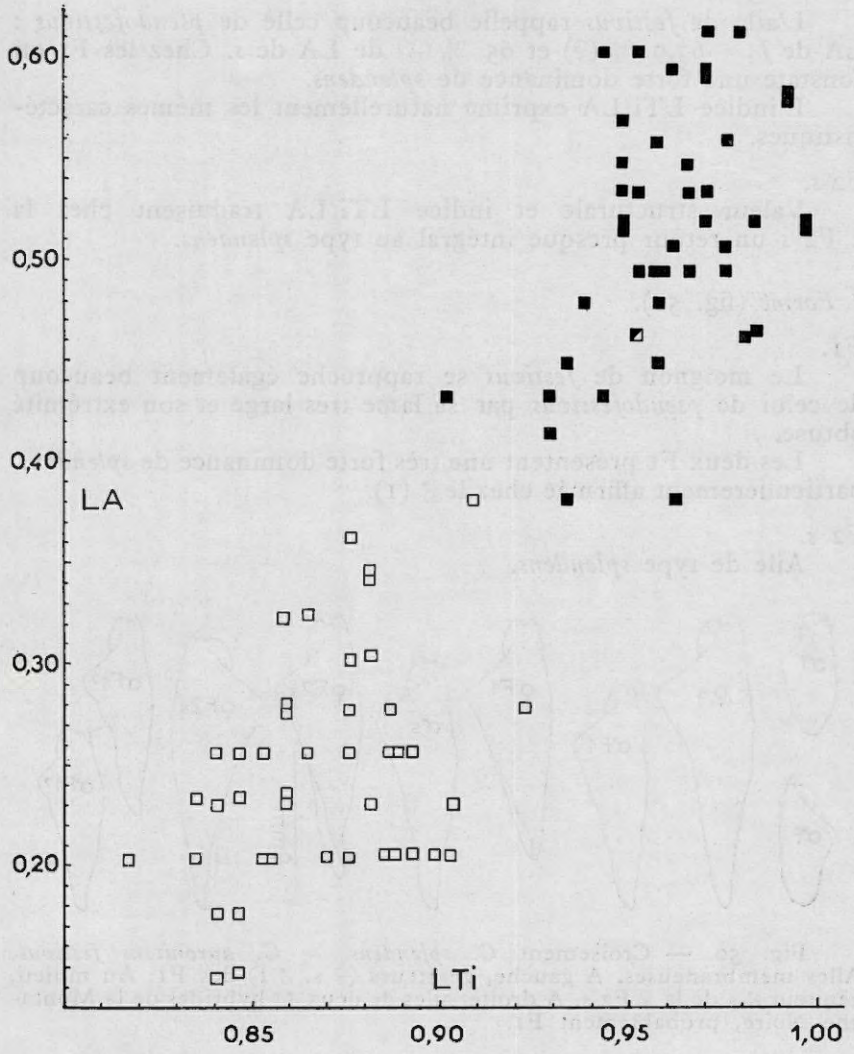


Fig. 49. — Croisements *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Corrélation LTi/LA (♂). Diagramme de dispersion. Coordonnées logarithmiques.

F1.

L'aile de *festivus* rappelle beaucoup celle de *pseudofestivus* : LA de *f* = 67,9 % (♀) et 65 % (♂) de LA de *s*. Chez les F1 on constate une forte dominance de *splendens*.

L'indice LTi/LA exprime naturellement les mêmes caractéristiques.

F2 *s*.

Valeur structurale et indice LTi/LA traduisent chez la ♀ F2 *s* un retour presque intégral au type *splendens*.

* *Forme* (fig. 50).

F1.

Le moignon de *festivus* se rapproche également beaucoup de celui de *pseudofestivus* par sa lame très large et son extrémité obtuse.

Les deux F1 présentent une très forte dominance de *splendens*, particulièrement affirmée chez le ♂ (1).

F2 *s*.

Aile de type *splendens*.

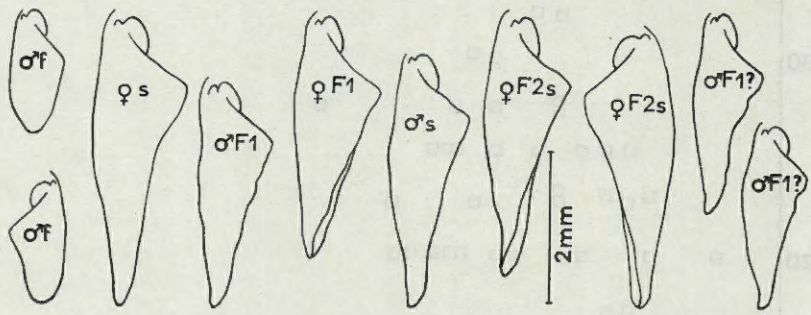


Fig. 50. — Croisement *C. splendens* × *C. auronitens festivus*. Ailes membraneuses. A gauche, géniteurs (♀ s, ♂ f) des F1. Au milieu, géniteur ♂ s de la ♀ F2 s. A droite, ailes de deux ♂♂ hybrides de la Montagne Noire, probablement F1.

Pénis (fig. 64).

Les différences entre les pénis des espèces génitrices sont plus faibles encore qu'entre *pseudofestivus* et *splendens*. Ce dernier montre dans l'ensemble un apex un peu plus aigu. Le ♂ F1 est intermédiaire entre les espèces parentes.

(1) Chez les ♀♀ F1 et F2*s* les lames, un peu plus larges, sont plissées en long dans leur moitié terminale.

c. Hybrides naturels de *Chrysocarabus splendens* et *Chrysocarabus auronitens festivus*.

Des possibilités d'hybridation entre ces deux Carabes existent en Montagne Noire et en Aveyron occidental où ils sont sympatriques (fig. 24). Effectivement des hybrides naturels sont connus de longue date de la Montagne Noire sous le nom de *lemoulti* Lap. Ils ont été trouvés exclusivement dans la région très restreinte de cohabitation des deux espèces. Leur nature hybride est reconnue depuis longtemps par les spécialistes compétents. Dans une note infrapaginale sans aucune précision Fradois indique même que Raynaud et lui-même ont obtenu *lemoulti* d'élevage. Il est regrettable que ces auteurs aient pareillement sous-estimé l'intérêt de ce croisement.

1. DISTINCTION DES HYBRIDES NATURELS

Les remarques déjà faites à propos des hybrides de *splendens* × *pseudofestivus* sont encore valables : la distinction des bâtards peut s'appuyer sur les mêmes caractères morphologiques et morphométriques que dans le croisement précédent; les échancrures antennaires des ♂♂ seront de plus d'un grand secours; le *rufinisme* des appendices reste, ici encore, le caractère indicateur par excellence.

La forme *lemoulti* de la Montagne Noire désigne des hybrides F1 ou de génotype voisin. Des variantes de *lemoulti* ont été aussi décrites de la même région. A la suite de mes expériences elles me paraissent dans l'ensemble faciles à interpréter : *ignipennis* Le M., par exemple, qui ne diffère de *lemoulti* que par la couleur plus foncée, est un bâtard du même ordre ayant au moins un parent mélanisant; *faustulus* Lap. et *lanieli* Le M. représentent très certainement des produits de rétrocroisement avec *splendens*; les « aberrations » *pseudofaustulus* Le M.; *pseudoholochrysus* Le M., qui ne diffèrent de *faustulus* que par de menus caractères de coloration sont aussi interprétables comme produits de rétrocroisement avec des parents de teintes diverses; on sait en effet qu'il existe chez les *Chrysocarabus* de Montagne Noire une variation chromatique étendue; elle a été étudiée plus haut pour *festivus*; quoique moins accusée elle existe aussi chez *splendens*. Quant à la forme *nigrofemoratus* Barthe, à phénotype de *festivus* mais à scape et cuisses noirs, elle est plus incertaine. Il est possible que ce soit une mutation réverse de *festivus*. Je ne l'ai en tout cas jamais capturée.

2. *FRÉQUENCE DES HYBRIDES NATURELS*

La fréquence de l'hybridation naturelle entre *splendens* et *festivus* est extrêmement faible car les hybrides naturels sont très peu répandus dans les collections, malgré le véritable pillage des Carabes de la Montagne Noire par certains marchands d'insectes plus soucieux de la prospérité de leurs affaires que de la conservation des espèces. GALIBERT, durant 18 années de recherches en Montagne Noire, n'a trouvé que trois *lemoulti*. Dans cette même région j'en ai capturé un seul exemplaire ♂ et vu prendre deux autres (1 ♀, 1 ♂). Mais je n'ai jamais réussi à le découvrir en Aveyron, malgré de nombreuses chasses.

d. CROISEMENT VOISIN.

FRADOIS a obtenu l'hybride F1 du croisement : ♀ *splendens* × ♂ *auronitens auronitens*. En raison des différences peu poussées séparant cette dernière sous-espèce d'*auronitens festivus* l'hybride de FRADOIS rappelle d'assez près le produit *splendens* × *festivus*. Il en diffère surtout par sa sculpture élytrale plus en relief et ses tibias brunâtres et non noirs. Il présente un caractère purement expérimental puisque *splendens* et *auronitens auronitens* sont allopatriques.

IV. *CHRYSOCARABUS LINEATUS* × *CHRYSOCARABUS PUNCTATOAURATUS BARTHEI.*

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tableau 15, fig. 51).

1. *F1*

Elle n'a été obtenue jusqu'ici que dans le sens : ♀ *l* (Sierra de Andia) × ♂ *b* (Belesta) : 2 F1 (1 ♀, 1 ♂). L'essai réciproque avec des insectes de même origine, a été négatif. Cette combinaison doit cependant être possible.

2. *F2*

F1 × F1.

Aucune descendance.

Rétrocroisements.

Un seul a pu être essayé : la ♀ F1 ayant été sacrifiée pour étude, c'est le ♂ F1, alors âgé de deux ans, qui a été associé avec une ♀ *lineatus* (Sierra de Andia). A plusieurs reprises il a essayé

TABLEAU 15

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT
lineatus (*l*) × *punctatoauratus barthei* (*b*)

Produits obtenus		Générations					
		F1				F2	
						F1 × F1	Rétrocroisement F2 *l*
		♀*l* × ♂*b*			♀*b* × ♂*l*	♀F1 646 × ♂F1 642	♀ *l* × ♂F1 642
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats
Œufs pondus		4			0	0	0
Œufs éclos		4	100 %				
Larves mortes naturellement au 3e âge		2	50 %	50 %			
Imagos	♀	1					
	♂	1					
	Nombre total	2	50 %	50 %			

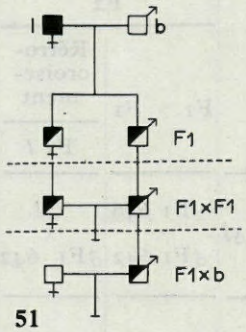
de s'accoupler sans pouvoir y parvenir, gêné par la mutilation de plusieurs pattes. Pas de pontes.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1 (Planche III, *a-c*).

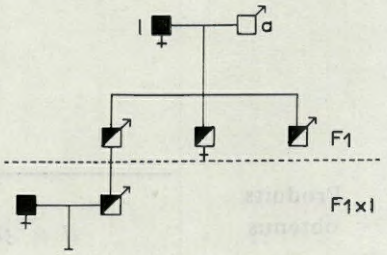
1. *COULEUR*

Parties métalliques.

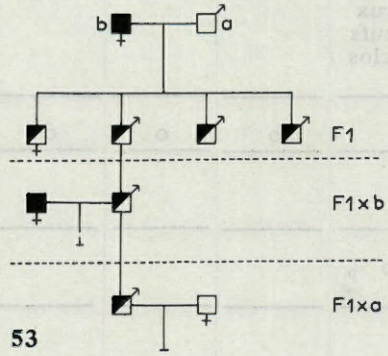
Les hybrides F1, à tête dorée cuivrée, à pronotum cuivré plus foncé sur le disque, à élytres verts dorés, à bordure élytrale dorée, ressemblent à leurs deux parents, eux-mêmes très voisins de coloration.



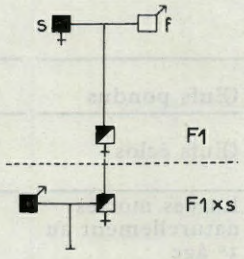
51



52



53



54

Fig. 51. — Croisement *C. lineatus* (l) × *C. punctatoauratus barthei* (b). Générations successives (imagos).

Fig. 52. — Croisement *C. lineatus* (l) × *C. auronitens* (a). Générations successives (imagos).

Fig. 53. — Croisement *C. punctatoauratus barthei* (b) × *C. auronitens* (a). Générations successives (imagos).

Fig. 54. — Croisement *C. solieri* (s) × *C. auronitens festivus* (f). Générations successives (imagos).

Appendices.

Tibias des F1 bruns-rougeâtres, bruns foncés aux extrémités; scape brun rouge à la base. Ainsi se manifeste une dominance moyenne de *barthei*.

2. *TAILLE* (tabl. 16)

Forte dominance de *lineatus* dont le couple F1 a la taille moyenne.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Articles antennaires 7-8 du ♂.*

Le ♂ F1 ne porte pas d'échancrure caractérisée, mais la face inférieure de ses articles 7-8 est un peu plus brillante, sans qu'il y ait à proprement parler de plage lisse. Dominance très forte de *lineatus*.

* *Dernier article des palpes labiaux du ♂.*

Il est intermédiaire équilibré entre ceux des espèces parentes.

* *Ponctuation.*

Chez les F1 elle est assez clairsemée et traduit une position moyenne entre les géniteurs.

Pronotum.

* *Forme.*

Par leurs larges gouttières les F1 se rapprochent beaucoup de *lineatus* (forte dominance) mais il y a équilibre pour les lobes postérieurs (développement, forme, inclinaison).

* *Sculpture.*

Par leur ensemble de rides fines, peu appuyées sur le disque, les F1 sont de type *barthei* presque pur (très forte dominance), mais leur ponctuation est plutôt de type moyen.

Elytres.

* *Forme.*

Chez les F1 les courbures latérales et la saillie des épaules sont de type moyen.

* *Sculpture.*

Les côtes primaires des F1 sont nettes, noirâtres et cuivrées, saillantes, entamées plus ou moins complètement par quelques petites fossettes; ces dernières sont toutefois moins nombreuses et moins latérales par rapport aux côtes que celles de *barthei*; intervalles entre les primaires finement craquelés et ponctués. Par tous ces caractères les F1 se placent à peu près à mi-distance des espèces parentes.

Tibia postérieur (tabl. 16).

Les F1, aux tibias relativement courts, montrent une faible dominance de *lineatus* pour ce caractère.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 16).

Moins réduite que celle de *barthei*, mais bien moins allongée que celle de *lineatus* l'aile des F1 montre une forte dominance du premier.

TABLEAU 16

CROISEMENT *Chrysocarabus lineatus* (*l*) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (*b*).

VALEURS STRUCTURALES ET INDICE CARACTÉRISTIQUES CONCERNANT LA, LTi et LTo

Géniteurs et hybrides		Valeurs structurales et indice					
		Valeurs structurales					Indice caractéristique
		réelles en mm			relatives à LTo		
		LA	LTi	LTo	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀ *l*	8,6	8,3	26,5	0,3245	0,3132	0,9651
	♂ *b*	2,6	10,1	27	0,0962	0,3740	3,8846
Hybrides F1	♀ 646	3,8	9,3	28,1	0,1352	0,3309	2,4473
	♂ 642	3,7	8,2	24,4	0,1516	0,3360	2,2162

L'indice LTi/LA de la ♀ F1 s'écarte à peine de la moyenne entre les parents; chez le ♂ F1 il présente une faible dominance de *lineatus*.

* *Forme* (fig. 63).

Les unes longuement triangulaires (♂), les autres longuement effilées (♀), les ailes des F1 sont intermédiaires entre celles de leurs géniteurs, plus proches cependant de *barthei* chez le ♂, dépourvu d'anomalies.

Chez la ♀ au contraire leur bord interne est légèrement crénelé dans leur partie basale et un peu échancré à l'origine de la lame.

Pénis.

La pointe pénienne du ♂ F1 est, par sa longueur et sa forme, à mi-distance entre celles des espèces génitrices.

c. Caractère purement expérimental de l'hybride.

Il résulte du fait que les espèces parentes sont entièrement allopatriques (figs. 23-24).

V. *CHRYSOCARABUS LINEATUS* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS.*

Ce croisement a été réussi pour la première fois par Raynaud : ♀ *lineatus basilicus* (Navarre) × ♂ *auronitens* (Normandie). Je l'ai repris pour essayer de le compléter.

a. Résultats du croisement (tabl. 17, fig. 52).

1. *F1*

Obtenue seulement dans le sens : ♀ *l* (Sierra Palombera) × ♂ *a* (Normandie) : 3 F1 (1♀, 2♂). La combinaison réciproque, avec des insectes de même provenance, a été négative mais doit être possible.

2. *F2*

Les F1 n'ont pas été éprouvés entre eux, l'unique ♀ F1 ayant été réservée pour un croisement trispécifique qui sera étudié plus loin. Cette confrontation aurait sûrement abouti à un échec, comme toutes les confrontations homologues des autres croisements. Le rétrocroisement : ♀ *l* × ♂ F1 Y 228 a été entièrement négatif.

TABLEAU 17

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysocarabus lineatus (*l*) × *Chrysocarabus auronitens* (*a*)

Produits obtenus		Générations				
		F1				F2 Rétro-croisement F2 *l*
		♀*l* × ♂*a*			♀*a* × ♂*l*	♀*l* × ♂F1 228
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats
Œufs pondus		26			0	0
Œufs éclos		11	42 %			
Larves mortes accidentellement		1		9 %		
Larves mortes naturellement au 3e âge		7		64 %		
Imagos	♀	1				
	♂	2				
	Nombre total	3	12 %	27 %		

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1.

Elle ne pourra être faite en détail qu'après la mort de ces F1, actuellement en cours d'expérimentation. Je renvoie donc en attendant à la description de RAYNAUD.

Toutefois j'ai tenu à observer de près les antennes du ♂ F1, car cet auteur fait état d'échancrures aux articles 7-8 de ses ♂♂ F1 et insiste particulièrement sur leur exceptionnel intérêt, attendu que « ce caractère n'existe en effet, ni dans le groupe *auronitens*, ni dans le groupe *lineatus* ».

L'hybride F1 personnel, anesthésié un court instant, m'a montré des antennes sans échancrures, avec seulement aux articles 8 une très courte et très étroite plage brillante presque dépourvue de soies.

Mes remarques ne concordent donc pas avec celles de RAYNAUD.

c. CARACTÈRE PUREMENT EXPÉRIMENTAL DE L'HYBRIDE.

Les deux espèces, intégralement allopatriques (figs. 23-24), ne peuvent s'hybrider naturellement.

VI. *CHRYSOCARABUS PUNCTATOAURATUS BARTHEI* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS.*

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 18, fig. 53).

1. *F1*

Obtenue seulement dans le sens : ♀ *b* (Bélesta) × ♂ *a* (Normandie) : 4 F1 (1 ♀, 3 ♂♂). Le croisement réciproque n'a pas encore été tenté.

2. *F2*

La mort prématurée de la ♀ et de deux ♂♂ F1 n'a pas permis la confrontation entre eux des F1. L'unique ♂ F1 rescapé a par contre vécu plus de deux ans; il a pu être engagé, mais sans résultats positifs, dans les rétrocroisements : ♀ *b* × ♂ F1, ♀ *a* × ♂ F1.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1.

Elle offre moins d'intérêt que dans les croisements précédents en raison des ressemblances morphologiques nombreuses entre *auronitens* et *punctatoauratus*. Beaucoup de caractères sont en effet si proches qu'une séparation franche est parfois délicate. A plus forte raison est-il difficile d'évaluer la part de chaque Carabe dans les hybrides respectifs. En pratiquant ce croisement, je visais essentiellement un objectif taxonomique : essayer de préciser la parenté systématique de deux insectes que certains séparent à l'échelon spécifique, d'autres à l'échelon subspécifique.

Je ne retiendrai donc ici en fin de compte comme dignes d'intérêt que quatre caractères différentiels : couleur des appendices, échancrures antennaires des ♂♂, forme et sculpture des élytres.

TABLEAU 18

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysocarabus punctatoauratus barthei (*b*) × *Chrysocarabus auronitens* (*a*)

Produits obtenus		Générations					
		F1				F2 Rétrocroisements	
						F2 *b*	F2 *a*
		♀*b* × ♂*a*			♀*a* × ♂*b*	♀*b* × ♂F1 A 240	♀*a* × ♂F1 A 240
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats
Œufs pondus		45			0	0	0
Œufs éclos		10	22 %				
Larves mortes naturellement	au 1er âge	2	11 %	50 %			
	au 3e âge	3					
Larves perdues		1	2 %	10 %			
Imagos	♀	1					
	♂	3					
	Nombre total	4	9 %	40 %			

Couleur des appendices.

Scape et cuisses des F1 rougeâtres, mais un peu plus foncés que chez *auronitens* qui domine fortement.

Articles antennaires 7-8 des ♂♂.

Les F1 montrent à chacun de ces articles une faible échancrure; celle du 7e article est particulièrement réduite, celle du 8e un peu plus développée avec une plage brillante nette. Ces caractères reflètent une forte dominance d'*auronitens*.

Forme élytrale.

Un peu plus longuement ovalaires que chez *auronitens*, un peu moins que chez *barthei*, leurs gouttières plus larges que chez ce dernier, plus étroites que chez *auronitens*, les élytres des F1 traduisent l'équilibre entre espèces parentes. Par contre la convexité élytrale marque une forte dominance d'*auronitens*.

Sculpture élytrale.

Les côtes primaires des F1, assez fines et de relief modeste, obéissent à une dominance moyenne de *barthei*; au contraire la raréfaction des fossettes et la notable rugosité des intervalles entre les primaires indiquent une dominance moyenne d'*auronitens*.

c. Caractère purement expérimental de l'hybride.

Il ressort de l'allopatrie générale des espèces parentes (figs. 23-24).

VII. *CHRYSOCARABUS SOLIERI* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS FESTIVUS*.

a. Résultats du croisement (tabl. 19, fig. 54).

1. *F1*

Le croisement n'a été productif que dans le sens : ♀ *s* (Turini) × ♂ *f* (Montagne Noire) : 1 ♀ F1. Plusieurs essais de croisement réciproque avec des géniteurs de même provenance et de provenances différentes ont échoué.

2. *F2*

Seul un rétrocroisement a pu être tenté : la ♀ F1, associée à un ♂ *solieri* de Turini, s'est longuement accouplée avec lui, mais est morte inexplicablement un mois après sans avoir rien donné.

TABLEAU 19

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysocarabus solieri (*s*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*)

Produits obtenus		Générations				
		F1				F2
						Rétro-croisement
						F2 *s*
		♀*s* × ♂*f*			♀*f* × ♂*s*	♀F1 Y 239 × ♂*s*
		Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats
			aux œufs pondus	aux œufs éclos		
Œufs pondus		4			0	0
Œufs éclos		2	50 %			
Larves mortes naturellement au 3e âge		1	25 %	50 %		
Imagos	♀	1				
	♂					
	Nombre total	1	25 %	50 %		

b. ÉTUDE COMPARATIVE DE L'HYBRIDE F1 (Planche III, *g-i*).

1. *COULEUR*

Parties métalliques.

La ♀ F1 a la tête et le pronotum cuivrés bronzés, les élytres cuivrés, les bordures du pronotum et des élytres avec une très légère tendance au pourpré, les côtes primaires élytrales en partie noirâtres, en partie concolores.

Les influences parentales apparaissent ainsi également partagées pour la tête, le pronotum, les bordures et les côtes primaires. Par contre la couleur élytrale d'ensemble de l'hybride est plus foncée que celles de ses deux géniteurs. Cette particularité s'explique aisément par l'hétérozygotie probable du père *festivus*, prélevé, faute de mieux, au sein d'une population polychrome de Montagne Noire.

Appendices.

Scape et cuisses de la F1 rougeâtres, mais plus foncés que chez *festivus*, dont la dominance est forte. De curieuses anomalies de coloration s'observent chez ce bâtard. Elles seront étudiées plus loin.

2. *TAILLE*

Moyenne chez l'hybride, elle est équilibrée entre celles des espèces parentes.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Ponctuation.*

Avec une ponctuation assez clairsemée, le bâtard se place à mi-chemin entre ses géniteurs.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 20).

Il est moins transverse que celui de *festivus* et davantage que celui de *solieri*. L'indice LP/lP traduit une dominance moyenne du premier.

* *Forme.*

Par son faible rétrécissement postérieur et ses angles antérieurs bien saillants le pronotum de la F1 se rapproche de *solieri* dont la dominance est forte; par l'affaiblissement des fossettes et les caractères des lobes postérieurs c'est le contraire. Quelques irrégularités de voussure intéressent la région discale chez l'hybride.

* *Sculpture.*

Peu ponctué et grossièrement chagriné le pronotum de la F1 est aussi anormal pour ce caractère qui ne se trouve chez aucun des parents.

TABLEAU 20

CROISEMENT *Chrysocarabus solieri* (*s*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*).

VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Géniteurs et hybride		Valeurs structurales et indices									
		Valeurs structurales								Indices caractéristiques	
		réelles en mm					relatives à LTo				
		LP	lP	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀*s*	5,3	6,6	5	8,7	27,2	0,2422	0,1838	0,3198	0,8030	1,7400
	♂*f*	4,1	5,9	1,8	7,7	22,8	0,2587	0,0789	0,3377	0,6949	4,2777
♀ F1		4,4	6	4,1	7,8	25	0,2400	0,1640	0,3120	0,7333	1,9024

Elytres.

* *Forme.*

Autant que permet de conclure une certaine malformation élytrale, les élytres peuvent être considérés comme de type moyen pour la courbure, l'emplacement de la plus grande largeur, les caractères des gouttières élytrales.

* *Sculpture* (Planche VI, *e*, *f*, *l*).

Les côtes primaires de la F1, plus larges que celles de *festivus*, plus étroites que celles de *solieri*, affectées plus ou moins entièrement par de rares fossettes, sont de type moyen. Les intervalles intermédiaires, plus grossièrement rugueux que chez les espèces parentes, doivent cette singularité à l'anomalie générale.

Tibia postérieur.

L'hybride F1 répond au type *solieri* qui manifeste une très forte dominance.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 20).

L'hybride F1 montre une dominance de *solieri*, forte pour LA/LTo, très forte pour LTi/LA.

* *Forme* (fig. 63).

L'aile de la F1 est en triangle allongé, avec lame assez pointue. L'influence de l'aile large de *festivus* s'exerce donc discrètement, et *solieri* montre une dominance plutôt forte.

Sillons transversaux ventraux.

Bien marqués chez la F1, mais plus courts que chez *solieri*, alors qu'ils sont absents chez *festivus*, ils montrent un curieux déplacement vers la partie postérieure de leurs sternites respectifs. Au total, dominance faible de *solieri*.

c. CARACTÈRE PUREMENT EXPÉRIMENTAL DE L'HYBRIDE.

Il découle du caractère allopatrique des espèces génitrices (figs. 23-24).

VIII. CROISEMENT TRISPÉCIFIQUE *CHRYSOCARABUS LINEATUS* × *CHRYSOCARABUS SPLENDENS* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS*.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 21, fig. 55).

Ce croisement composite a été tenté selon deux variantes :

1. ♀F1 (♀*l* × ♂*a*) × ♂*s*

Origine des géniteurs : *l*, Sierra Palombera; *a*, Normandie; *s*, Bélesta.

Échec partiel : 4 larves, aucun imago.

TABLEAU 21

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT TRISPÉCIFIQUE
Chrysocarabus lineatus (*l*) × *Chrysocarabus splendens* (*s*) × *Chrysocarabus auronitens* (*a*)

Produits obtenus		Combinaisons					
		♀F1 (♀*l* × ♂*s*) × ♂*a*			♀F1 (♀*l* × ♂*a*) × ♂*s*		
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos
Œufs pondus		23			10		
Œufs embryonnés non éclos		1	4 %		4	40 %	
Œufs éclos		22	96 %		4	40 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge				1	40 %	100 %
	au 2e âge	2	9 %	50 %	1		
	au 3e âge	9	39 %		2		
Imagos	♀	7	30 %				
	♂	4	18 %				
	Nombre total	11	47 %	50 %			

2. ♀*F*1 (♀*l* × ♂*s*) × ♂*a*

Origine des géniteurs : identique.

Succès particulièrement remarquable : 11 imagos (7 ♀♀, 4 ♂♂).

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES.

Elle sera faite plus tard, ces précieux bâtards, actuellement vivants, étant éprouvés dans des expériences nouvelles. Cependant un premier examen, même superficiel, de ces produits, montre leur taille plutôt avantageuse et leur diversité morphologique, cette dernière découlant de la variété des combinaisons factorielles réalisées. Mais tous les hybrides sans exception possèdent scape et cuisses rouges, caractère dominant imposé par l'*auronitens* ♂.

c. CARACTÈRE PUREMENT EXPÉRIMENTAL DE L'HYBRIDE.

Il résulte de la séparation géographique entre *auronitens* et les deux autres espèces génitrices (figs. 23-24).

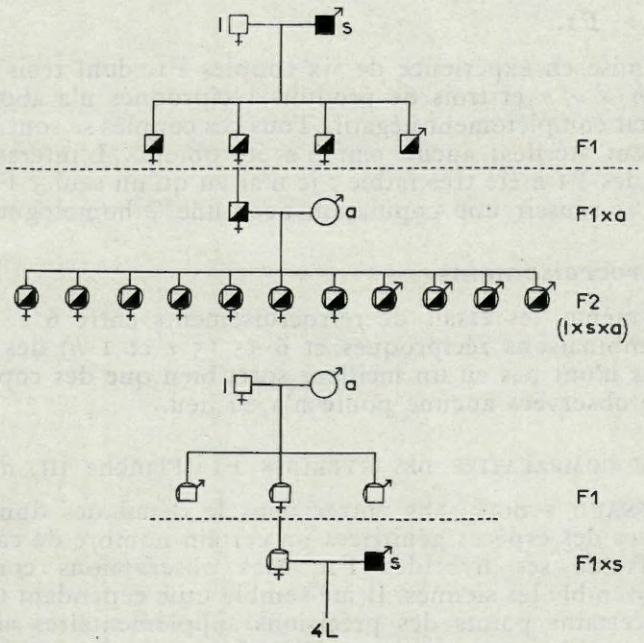


Fig. 55. — Croisement trispécifique *C. lineatus* (l) × *C. splendens* (s) × *C. auronitens* (a). Générations successives (imagos). L : larves.

B. COMBINAISON DE *CHRYSOTRIBAX* ENTRE EUX

I. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOTRIBAX RUTILANS RUTILANS.*

Ce croisement a été réalisé expérimentalement en premier par RAYNAUD. Mais certains des résultats de cet auteur étant en contradiction avec ceux obtenus de mon côté sur toutes les autres espèces jusque là étudiées, j'ai été amené à reprendre le sujet.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 22, fig. 56).

1. *F1*

Obtenue dans les deux sens avec des *rutilans* des Albères et des *hispanus* de provenances diverses : ♀ *h* × ♂ *r* : 11 F1 (5 ♀♀, 6 ♂♂), ♀ *r* × ♂ *h* : 9 F1 (6 ♀♀, 3 ♂♂).

2. *F2*

F1 × F1.

La mise en expérience de six couples F1, dont trois de produits ♀ *h* × ♂ *r* et trois de produits réciproques n'a abouti qu'à un résultat complètement négatif. Tous ces couples se sont montrés absolument stériles; aucun œuf n'a été obtenu. L'interattraction sexuelle des F1 a été très faible : je n'ai vu qu'un seul ♂ F1 entreprendre et réussir une copulation avec une ♀ homologue.

Rétrocroisements.

De même, les essais de rétrocroisements entre 6 ♀♀ F1 des deux combinaisons réciproques et 6 ♂♂ (5 *r* et 1 *h*) des espèces génitrices n'ont pas eu un meilleur sort; bien que des copulations aient été observées aucune ponte n'a eu lieu.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1 (Planche III, *d-f'*).

RAYNAUD a noté sans entrer dans le détail des dominances respectives des espèces génitrices un certain nombre de caractères distinctifs de ses hybrides F1. Mes observations confirment dans l'ensemble les siennes. Il me semble utile cependant d'apporter sur certains points des précisions supplémentaires ainsi que d'étudier quelques caractères délaissés par mon prédécesseur (taille totale, ampleur des gouttières élytrales, forme de l'apex pénien).

TABLEAU 22

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysotribax rutilans rutilans* (*r*)

Produits obtenus		Générations																	
		F1												F2					
														F1 × F1		Rétrocroisements			
																F2 *r*		F2 *h*	
		♀*h* × ♂*r* (Albères)						♀*r* (Albères) × ♂*h*						♀ F1 (♀*h* × ♂*r*) × ♂ F1 (♀*h* × ♂*r*)	♀ F1 (♀*r* × ♂*h*) × ♂ F1 (♀*r* × ♂*h*)	♀ F1 (♀*h* × ♂*r*) × ♂*r*	♀ F1 (♀*r* × ♂*h*) × ♂*r*	♀ F1 (♀*r* × ♂*h*) × ♂*h*	
		♀*h* 1 Jalcreste	♀*h* 2 Corbières	♀*h* 3 Aveyron	Totaux	% relatifs		♂*h* 4 Grésigne	♂*h* 5 Jalcreste	♂*h* 6 Jalcreste	Totaux	% relatifs		3 couples	3 couples	3 couples	2 couples	1 couple	
		Résultats	Résultats	Résultats		aux œufs pondus	aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats		aux œufs pondus	aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	
Œufs pondus		9	11	5	25			12	5	2	19			0	0	0	0	0	
Œufs éclos		6	8	4	18	72 %		5	5	1	11	58 %							
Larves mortes naturellement	au 1er âge		2		2														
	au 2e âge	2	1		3	28 %	39 %					10 %	18 %						
	au 3e âge		2		2			2			2								
Imagos	♀	3		2	5			2	3	1	6								
	♂	1	3	2	6			1	2		3								
	Nombre total	4	3	4	11	44 %	61 %	3	5	1	9	47 %	82 %						

1. *COULEUR*

L'hybride F1, superbe insecte (ce n'est pas sans raison qu'OBERTHÜR l'a nommé *croesus*) est bicolore : tête et pronotum d'un vert vif avec légers reflets cuivrés sur le disque du pronotum, élytres cuivrés à bordure pourpre et violette, fossettes élytrales dorées verdâtres, lignes primaires pourprées ou violacées. Cette couleur, très sensiblement identique chez les hybrides réciproques, signe pour la tête et le pronotum une forte dominance d'*hispanus* ; c'est l'inverse pour les lignes et fossettes primaires.

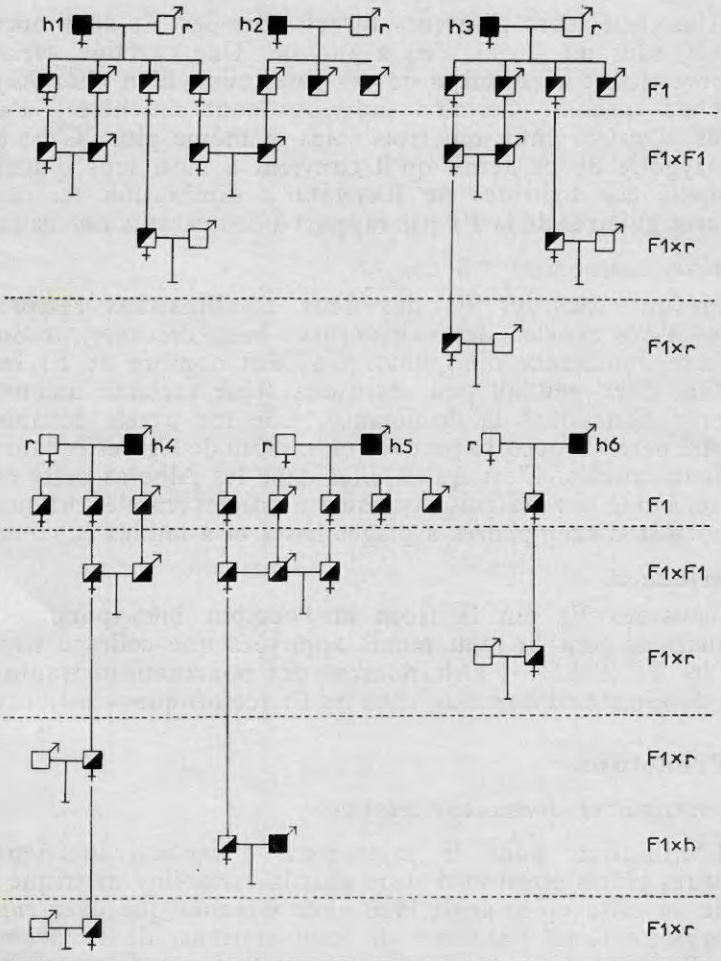


Fig. 56. — Croisement *C. hispanus* (h) × *C. rutilans rutilans* (r). Générations successives (imagos).

2. *TAILLE*

Elle est de l'ordre de celle des espèces génitrices. Des mensurations ultérieures feront peut-être apparaître une légère tendance à la luxuriance.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires.*

Ainsi que leurs géniteurs directs tous les F1 sont normaux (2 soies) sauf un ♂ qui n'en a aucune. Une certaine variabilité s'observe quant au nombre de ces soies aussi bien chez *hispanus* que chez *rutilans*. Certains individus sont unichètes, d'autres achètes, d'autres enfin ont trois soies et même plus. C'est à une hétérozygotie de ce genre qu'il convient à mon sens d'attribuer l'anomalie des hybrides de RAYNAUD : diminution du nombre des pores gulaires de la F1 par rapport à des parents normaux.

* *Articles antennaires* 7-8 des ♂♂.

Presque tous les F1 des deux combinaisons réciproques portent à ces articles des échancrures bien creusées, traduisant une forte dominance d'*hispanus*. Un petit nombre de F1 les ont toutefois assez peu ou peu marquées. Une certaine inconstance s'observe donc dans la dominance. Elle me paraît découler de la nature hétérozygote du père *rutilans*, muni de légères échancrures aux deux articles. C'est qu'en effet dans les Albères cette espèce montre, à côté des individus typiques à articles simples, un nombre très notable d'exemplaires à plages lisses et à faibles échancrures.

* *Ponctuation.*

Tous les F1 ont le front et l'occiput bien ponctués; les ponctuations sont un peu moins appuyées que celles d'*hispanus*. Chez les F1 (♀ *h* × ♂ *r*) le nombre des ponctuations traduit une faible dominance d'*hispanus*, chez les F1 réciproques c'est l'inverse.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives.*

L'utilisation pour le croisement d'*hispanus* lozériens, de pronotum plutôt étroit et d'autre part la variabilité métrique assez grande de cette pièce aussi bien chez *hispanus* que chez *rutilans*, ne permettent, en l'absence de mensurations, de se prononcer ni sur l'origine de la dominance, ni sur le degré de ressemblance des hybrides réciproques.

RAYNAUD indique pour sa F1 un pronotum plus large que celui de *rutilans*. Probablement a-t-il engagé dans son croisement *hispanus latissimus*.

* *Forme.*

Les différences morphologiques entre les parents m'ont paru trop faibles pour se prêter à une étude comparative fructueuse. Tout au plus peut-on noter que les fossettes des F1 sont intermédiaires entre celles des deux espèces génitrices, mais un peu plus profondes (légère dominance de *rutilans*) chez les produits ♀ *r* × ♂ *h* que chez les produits ♀ *h* × ♂ *r* (légère dominance d'*hispanus*).

* *Sculpture.*

La ponctuation des F1 est abondante, mais bien moins que chez *hispanus*; par contre leurs rides sont plus fortes que chez ce dernier; dans la moitié postérieure elles prennent de l'importance et dissimulent plus ou moins les points. Chez les F1 (♀*r* × ♂*h*) la ponctuation est un peu moins fournie que chez les hybrides réciproques, en particulier sur le disque où beaucoup de points ne sont représentés que par des taches brillantes sans aucun creux. D'autre part ces F1 (♀ *r* × ♂ *h*) portent sur la moitié supérieure du pronotum des rides un peu plus nettes et vigoureuses que les produits ♀*h* × ♂*r*. Mais les différences entre hybrides des deux sens sont minimes et certains F1 réciproques ne peuvent pratiquement être distingués. Au total on peut conclure que la ponctuation des bâtards correspond soit à une très faible dominance d'*hispanus* (F1 ♀*h* × ♂*r*) soit à une très faible dominance de *rutilans* (F1 ♀*r* × ♂*h*) et que leur réseau de rides traduit des dominances de même amplitude, mais inversées.

Elytres

* *Gouttières.*

Par tous leurs caractères elles réalisent chez les F1 un type moyen entre les deux parents, sans qu'il soit possible de discerner des différences sensibles entre bâtards réciproques.

* *Sculpture* (Planche VI, *g*, *h*, *m*).

Celle des F1 est équilibrée entre celles des espèces parentes pour les lignes primaires et pour les intervalles qui les séparent. Les fossettes primaires, bien appuyées chez les hybrides, traduisent une dominance moyenne de *rutilans*. Pour ces caractères de sculpture il ne m'a pas paru possible de saisir des différences nettes entre bâtards réciproques.

Aile membraneuse.

Son étude sera faite ultérieurement. Les moignons alaires des deux espèces sont d'ailleurs si voisins que leur étude, même biométrique, n'aboutira peut-être pas à des résultats très significatifs.

Pénis (fig. 64).

Les ♂♂ F1 montrent une pointe pénienne moins longue que celle d'*hispanus*, plus allongée et plus obtuse que celle de *rutilans*. Les espèces génitrices s'équilibrent à peu près pour ce caractère. Les apex des produits réciproques sont extrêmement voisins et, compte tenu d'une certaine variabilité individuelle, il est délicat de les distinguer. Une légère tendance semble se manifester pourtant chez les F1 ♀*h* × ♂*r* vers un apex un peu plus court, plus massif et plus obtus.

c. HYBRIDES NATURELS.

Jusqu'à présent on n'a signalé qu'une petite région de chevauchement des aires d'*hispanus* et de *rutilans*. Elle se situe dans les Corbières, aux environs de Rennes-les-Bains (fig. 24). Or on a capturé là justement, et là seulement, à de rarissimes exemplaires, des insectes mixtes (*croesus* Oberth.) dont la confrontation avec les produits expérimentaux ne laisse aucun doute sur leur nature hybride. Tous ces bâtards naturels correspondent à des F1 et aucun produit naturel F2 ou Fn n'a jamais été signalé. On reviendra plus loin sur cette intéressante question.

II. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOTRIBAX RUTILANS PERIGNITUS*.

Dans une précédente note j'indiquais l'intérêt particulier que pourrait présenter ce croisement au point de vue phylogénétique, en raison de la grande ressemblance morphologique entre ces deux Carabes. Il est curieux que cette expérience n'ait pas tenté quelqu'un de mes prédécesseurs. Il est vrai qu'il n'est pas commode de se procurer des *perignitus* vivants.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 23, fig. 57).

1. *F1*

Obtenue dans les deux sens : ♀*h* (Montagne Noire) × ♂*p* (Seo de Urgell, Espagne) : 9 F1 (3♀, 6♂) — ♀*p* (Seo de Urgell) × ♂*h* (Aveyron) : 3 F1 (2♀, 1♂).

2. *F2*

F1 × F1.

Trois couples ont été formés et isolés, deux constitués de F1 (♀*h* × ♂*p*) et un de F1 (♀*p* × ♂*h*). Tous sont restés sans descen-

TABLEAU 23

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT *Chrisotribax hispanus* (*h*) × *Chrysotribax rutilans perignitus* (*p*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS																				
		F1						F2								F3					F4	
								F1 × F1		Rétrocroisements						♀F2*p* × ♂F2*p*	♀*p* × ♂F2*p*				♀ F3 × ♂F1	♀ F3 × ♂F2*p*
										F2 *p*		F2 *h*										
		♀*h* × ♂*p*			♀*p* × ♂*h*			♀ F1 (♀*h* × ♂*p*) × ♂F1 (♀*h* × ♂*p*)	♀ F1 (♀*h* × ♂*p*) × ♂F1 (♀*h* × ♂*p*)	♀F1 A 26 × ♂*p*		♀F1 A 26 × ♂*h*		♀F1 × 73 × ♂*h*		1 couple	2 couples	♀*p* × ♂F2*p* × 135			1 couple	1 couple
		Résultats	% relatifs		Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	Résultats		Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats
			aux œufs pondus	aux œufs éclos		aux œufs pondus	aux œufs éclos	1re année	2e année		aux œufs pondus	aux œufs éclos							aux œufs pondus	aux œufs éclos		
Œufs pondus		20			9			0	11	0	16			2			0	1	6			0	0
Œufs embryonnés non éclos		6	30 %		3	33 %					1	6 %		1	50 %				1				
Œufs éclos		13	65 %		6	67 %			0		10	63 %		1	50 %			0	5	83 %			
Larves mortes naturellement	au 1er âge	—	10 %	15 %	—	33 %	50 %				1	19 %	30 %	1	50 %				—	50 %	60 %		
	au 3e âge	2			3						2								3				
Larves perdues		1		8 %																		
Nymphes abimées accidentellement		1		8 %																		
Imagos	♀	3			2						1								2			
	♂	6			1						6											
	Nombre total	9	45 %	69 %	3	33 %	50 %				7	44 %	70 %						2	33 %	40 %		

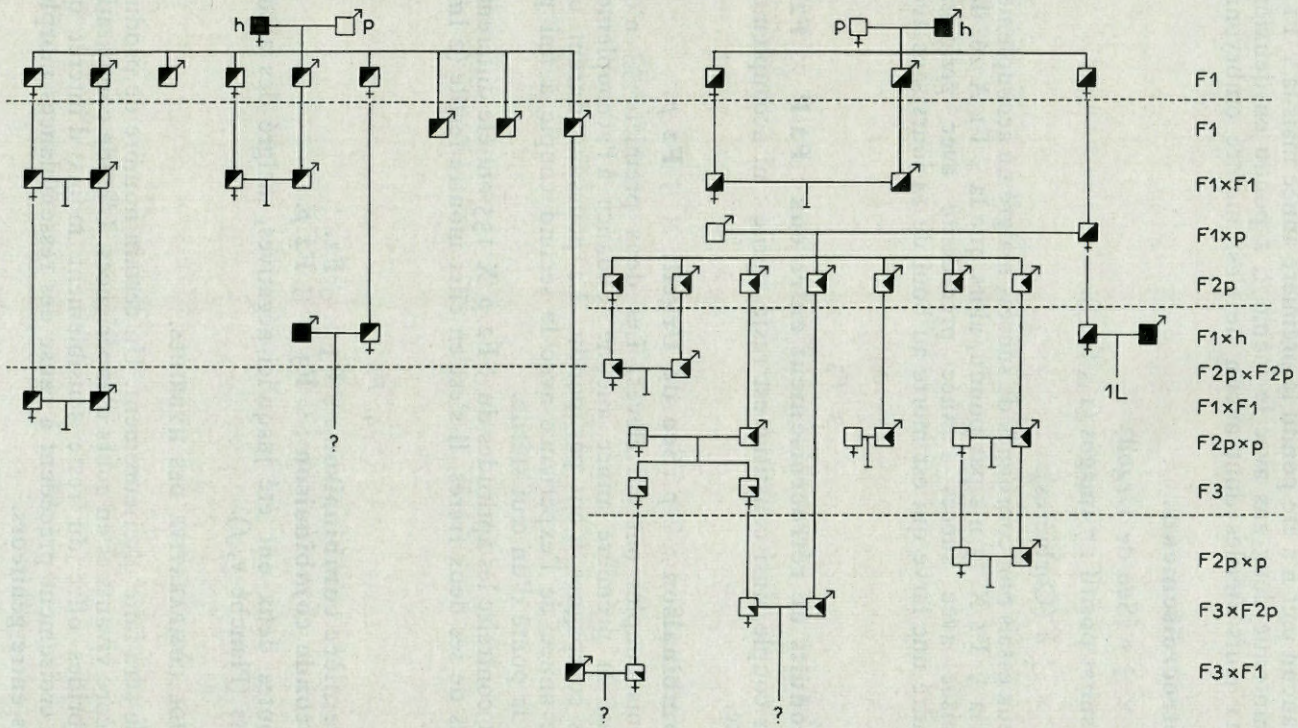


Fig. 57. — Croisement *C. hispanus* (h) × *C. rutilans perignitus* (p). Générations successives (imagos).

dance; aucun œuf n'a été pondu la première année mais la ♀ F1 X 146, maintenue deux ans avec le même ♂, a pondu en deuxième année 11 œufs stériles dont aucun ne s'est montré embryonné.

Rétrocroisements.

* ♀ F1 × ♂ *p* (Seo de Urgell)

Résultat positif : 7 imagos (1♀, 6 ♂♂).

* ♀ F1 × ♂ *h* (Corbières).

Deux essais non couronnés de succès; malgré un accouplement normal la ♀ F1 X 73 n'a pas pondu, alors que la ♀ F1 A 26, déjà rétrocroisée avec succès l'année précédente avec *perignitus*, a engendré une larve qui est morte au bout de 14 jours sans avoir mué.

3. *F3*

Produits de rétrocroisement entre eux : F2 P × F2 P

Un couple ainsi constitué est resté stérile : ni accouplement ni ponte.

Combinaison : ♀ *p* (Seo de Urgell) × ♂ F2 *p*

Trois couples ont été élevés. Les deux premiers ♂♂ n'ont manifesté la première année aucune tendance à l'accouplement et leurs compagnes n'ont pas pondu. La poursuite durant une seconde année de l'expérience avec le second couple a fini par amener la ponte d'un œuf stérile.

Au contraire les aptitudes du ♂ F2 *p* X 135 ont été différentes de celles de ses deux frères. Il s'est en effet montré fertile (2 imagos ♀♀).

4. *F4*

Première combinaison : ♀ F3 × ♂ F1.
Seconde combinaison : ♀ F3 × ♂ F2 *p*.

Toutes deux ont été jusqu'ici négatives, malgré des accouplements (Planche v, *f*).

b. Étude comparative des hybrides.

Elle sera faite ultérieurement. Un certain nombre de produits sont encore vivants et en cours d'expériences. L'étude comparative des hybrides offre du reste sensiblement moins d'intérêt que dans le croisement précédent à cause des ressemblances morphologiques entre géniteurs.

Ce croisement a été essentiellement entrepris pour compléter le précédent, afin de comparer le comportement d'*hispanus* vis-à-vis de deux formes de *rutilans*, l'une unicolore, l'autre bicolore.

c. Caractère purement expérimental de l'hybride.

Il s'explique par l'allopatrie des deux géniteurs (fig. 24).

La seconde partie, axée sur les relations entre les espèces étudiées, venant dans bien des cas comme conclusion aux données de la première, on ne mettra ici l'accent que sur quelques points fondamentaux.

— Chez les *Chrysocarabus* s. str. les réussites sont très variables d'une combinaison interspécifique à l'autre, mais toujours plus ou moins indigentes, même dans les cas les plus favorables. Certaines sont nées d'une inlassable persévérance. Ce nombre réduit s'explique par les difficultés d'élevage de certaines espèces peu prolifiques ou écologiquement exigentes et surtout par les multiples entraves génétiques étudiées plus loin.

— Parmi les succès obtenus, le plus spectaculaire et le plus remarquable est assurément la réalisation d'hybrides trispécifiques.

— La fertilité de certaines ♀ F1, s'opposant à la stérilité générale des ♂♂ homologues, a permis, par le biais des rétrocroisements, d'obtenir des F2 P et même des F3, sans cependant pouvoir aller plus loin.

— La F1, généralement homogène, emprunte ses caractères aux deux espèces parentes suivant des modalités complexes.

— Quoique se prêtant moins bien que les combinaisons F1 × F1 à l'étude de la ségrégation indépendante des caractères, les générations F2 P et F3 dérivée opposent à l'uniformité relative de la F1 une diversité bien caractérisée et souvent bien apparente à l'œil, malgré le petit nombre de produits obtenus.

— L'obtention d'hybrides expérimentaux reproduisant fidèlement certains Carabes naturels ou s'en rapprochant de très près permet d'interpréter sans ambiguïté des insectes litigieux et d'expliquer leur rareté.

— Chez les *Chrysotribax* les combinaisons interspécifiques aboutissent à des résultats comparables à ceux fournis par les *Chryso carabus* s. str. La réussite dans les deux sens du croisement *hispanus* × *rutilans* entraîne d'autre part une intéressante comparaison entre hybrides réciproques.

CHAPITRE QUATRIÈME

CROISEMENTS INTERSUBGÉNÉRIQUES *CHRYSOTRIBAX* × *CHRYSOCARABUS* s. str.

A. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOCARABUS* s. str.

I. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOCARABUS SPLENDENS*.

L'hybride F1 de ce croisement a été réalisé pour la première fois par RAYNAUD dans le sens ♀*h* × ♂*s*. Il a ainsi obtenu 3 ♀♀ F1 (*olieri*). J'ai repris cette expérience pour la compléter.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 24, fig. 58).

1. *F1*

♀*h* (Corbières) × ♂*s* (Corbières) : 2 imagos (1♀, 1♂).

Plusieurs autres couples, constitués d'insectes de provenances diverses, sont improductifs.

♀*s* × ♂*h*.

Sept essais se sont traduits par autant d'échecs. Des accouplements ont été observés entre insectes de provenances variées (Landes, Corbières, Aveyron, Gard, Lozère) mais aucune ponte n'a suivi.

2. *F2*

F1 × F1.

La mort prématurée du ♂ F1 a empêché cette confrontation.

TABLEAU 24

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT
Chrysotribax hispanus (*h*) × *Chrysocarabus splendens* (*s*)

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS										
		F1				F2						
						F1 × F1	Rétrocroisements					
							F2 *h*			F2 *s*		
		♀*h* × ♂*s*	% relatifs		♀*s* × ♂*h*	♀F1 140 × ♂F1 141	♀F1 206 × ♂*h*	% relatifs		♀F1 206 × ♂*s*	% relatifs	
		Résultats	aux œufs pondus	aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	aux œufs pondus	aux œufs éclos	Résultats	aux œufs pondus	aux œufs éclos
Œufs pondus		8			0	0	7			4		
Œufs éclos		3	38 %				3	43 %		2	50 %	
Larves mortes naturellement	au 1er âge		13 %	33 %			1	28 %	66 %	1	25 %	50 %
	au 3e âge	1					1					
Imagos	♀	1					1	14 %		1		
	♂	1										
	Nombre total	2	25 %	66 %			1	14 %	33 %	1	25 %	50 %

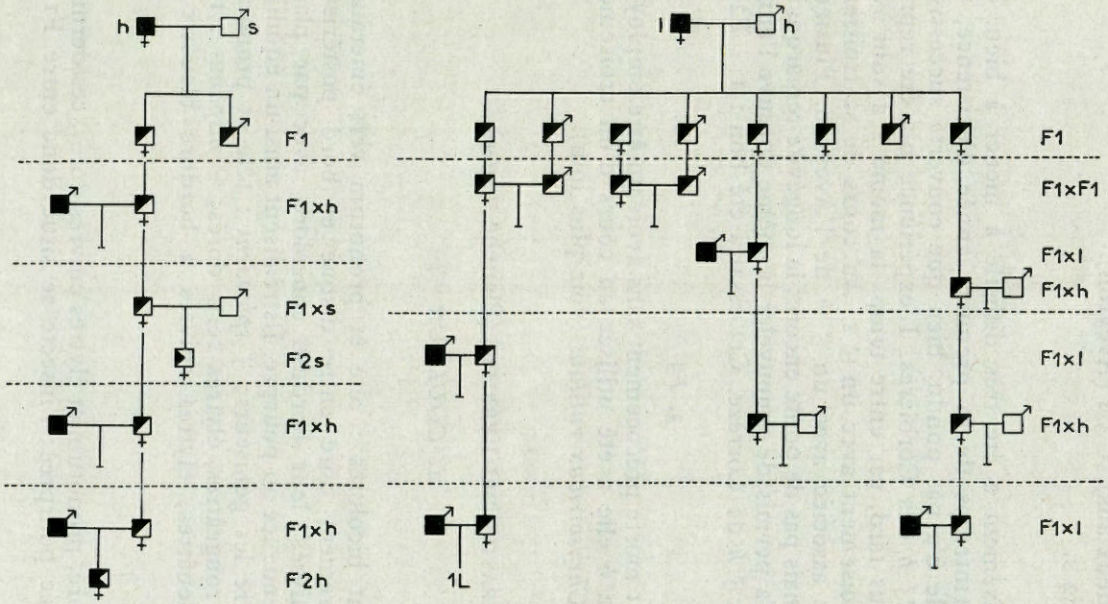


Fig. 58. — Croisement *Chrysotribax hispanus* (h) × *Chrysocarabus splendens* (s). Générations successives (imagos).

Fig. 59. — Croisement *Chrysotribax hispanus* (h) × *Chrysocarabus lineatus* (l). Générations successives (imagos).

Rétrocroisements.

* ♀ F1 (âgée de deux ans) × ♂ *s* (Aveyron).
1 imago ♀ F2 *s*.

* ♀ F1 × ♂*h*.

Ce rétrocroisement a été très difficile à mener à bien. La ♀ F1 206, au printemps de sa première année d'existence, est restée stérile. Elle n'a pas pondu, bien que couverte successivement par trois ♂♂ *h* des Corbières. L'expérience n'a été reprise que deux ans plus tard, car entre temps la même ♀ a subi avec succès le rétrocroisement avec un ♂ *s*. Au cours de sa troisième année elle a été associée avec un ♂ *h* de l'Aveyron. Plusieurs accouplements, mais pas de ponte encore; la longévité remarquable de cette ♀ F1 m'a permis de renouveler la même épreuve l'année suivante avec un ♂ *h* de Corrèze. Cet essai a été bon : 1 ♀ F2 *h*.

3. *F3*

La ♀ F2 *s* est morte précocement sans avoir pu être employée. Quant à la ♀ F2 *h* elle a été utilisée au cours d'un croisement composite avec *Chrysotribax rutilans* (voir plus loin).

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES (Planche V, *a-e*).

1. *COULEUR*

F1.

Les F1 sont bicolores : tête et pronotum vert émeraude, ce dernier légèrement doré entre disque et bord postérieur; élytres dorés cuivrés, leur bordure concolore, avec par places une très légère tendance au pourpre. Ils réalisent ainsi un équilibre chromatique entre les géniteurs; ♂ *splendens* : tête et pronotum cuivrés un peu rougeâtres, élytres verts dorés; ♀ *hispanus* : tête et pronotum bleuâtres, élytres cuivrés à bordure bleuâtre et violacée.

F2 *s*.

Tête vert doré, pronotum et élytres cuivrés dorés, ces derniers à bordure cuivrée pourprée; l'insecte se situe donc entre F1 et *splendens*.

F2 *h*.

Tête et pronotum d'un vert un peu plus foncé que les F1, élytres cuivrés. La couleur de cet insecte le place donc entre F1 et *hispanus*.

2. *TAILLE* (tabl. 25)

F1.

La ♀ F1 se tient entre les espèces parentes. Le ♂ F1 est exactement de la même longueur que son père *splendens*.

F2 *s*.

La taille du produit est de l'ordre de celle de *splendens*.

F2 *h*.

La taille de l'hybride est comparable à celle d'*hispanus*. Il n'y a donc luxuriance pour aucune génération.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires*.

Les trois générations F1, F2 *s*, F2 *h* sont dépourvues de soies gulaires. Cet achétisme, particulièrement remarquable chez le produit F2 *h*, montre la forte récessivité d'*hispanus*.

* *Ponctuation*.

F1.

La ponctuation modérée de la tête des F1 les situe à peu près à mi-chemin entre les espèces génitrices.

F2 *s*.

La ponctuation est intégralement de type *splendens*.

F2 *h*.

Elle est plutôt de type F1, mais un peu plus appuyée.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 25).

F1.

Les deux F1 sont compris entre leurs géniteurs directs aussi bien pour lP/LTo que pour LP/lP.

F2 *s*.

La ♀ F2 *s* se rapproche davantage de *splendens* pour ces valeurs.

TABLEAU 25

CROISEMENT *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus splendens* (*s*).
VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Géniteurs et hybrides			VALEURS STRUCTURALES ET INDICES											
			Valeurs structurales									Indices caractéristiques		
			réelles en mm						relatives à LTo					
			LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{lE}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs de la F1		♀*h*	5,7	7,6	11,7	5,7	10,4	31,7	0,2397	0,3690	0,1798	0,7500	2,0526	1,8245
		♂*s*	4,8	5,9	8,9	3,7	9,6	25,7	0,2295	0,3463	0,1439	0,8135	1,8541	2,5945
Hybrides	F1	♀ 206	5,4	6,7	11,2	—	9,5	28,7	0,2334	0,3902	—	0,8059	2,0740	—
		♂ 113	4,7	6,1	9,2	4,2	8,9	25,7	0,2373	0,3579	0,1634	0,7704	1,9574	2,1190
	F2 *s*	♀ 44	5,2	6,4	9,8	3,8	9,2	27,4	0,2335	0,3576	0,1386	0,8125	1,8846	2,4210
	F2 *h*	♀ 653	6,2	7,5	12	5,6	11,8	34	0,2205	0,3529	0,1647	0,8266	1,9354	2,1071

F2 *h*.

La ♀ F2 *h*, avec une valeur structurale lP/LTo basse et un indice LP/lP élevé, porte l'influence d'un géniteur *hispanus* à pronotum peu transverse.

* *Forme.*

F1.

Le couple F1 montre des caractères intermédiaires à peu près équilibrés pour l'emplacement de la plus grande largeur, la forme et l'orientation des lobes postérieurs, le galbe des sinuosités, l'étendue et la profondeur des fossettes. Par contre les caractères des angles antérieurs et des gouttières sont intermédiaires seulement chez la ♀, le ♂ se rapprochant pour eux davantage de *splendens*.

F2 *s*.

La ♀ F2 *s* fait retour au type *splendens* sauf pour ses lobes postérieurs, plutôt de type F1, et ses fossettes qui se situent entre celles des F1 et de *splendens*.

F2 *h*.

La ♀ F2 *h*, par contre, suit de plus loin le type *hispanus*. Pour la majorité des caractères elle rappelle les F1 (emplacement de la plus grande largeur, caractères des lobes antérieurs et des sinuosités latérales). Ses gouttières latérales et ses fossettes la placent entre F1 et *hispanus*. Ses lobes postérieurs courts et aigus, rappellent ceux de certains *hispanus*.

* *Ponctuation.*

F1.

Les deux produits ont un pronotum modérément ponctué où les influences parentales s'équilibrent. Les ponctuations, moins vigoureuses que chez *hispanus*, disparaissent progressivement sur le disque, au bord duquel elles ne sont le plus souvent représentées que par de simples taches vertes. Le ♂ F1 est toutefois ponctué jusqu'au centre du disque.

F2 *s*.

Pronotum sans aucune ponctuation. Retour intégral au type *splendens* pour ce caractère.

F2 *h*.

Par le nombre, la profondeur et la répartition de ses ponctuations le produit F2 *h* se situe entre F1 et *hispanus*.

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 25).

F1.

Alors que chez le ♂ F1 lE/LTo et lE/lP sont intermédiaires entre les valeurs parentales, ces rapports sont chez la ♀ F1 plus élevés que chez les espèces parentes, déjà larges dans les Corbières.

F2 *s.*

Le produit est plutôt de type *splendens*.

F2 *h.*

Le produit se rapproche des F1.

* *Forme.*

F1.

On remarque une dominance de *splendens*, faible pour la convexité, forte pour la largeur des gouttières.

F2 *s.*

Mêmes caractères que chez les F1.

F2 *h.*

Un retour assez léger vers le type *hispanus* est visible pour la convexité et les gouttières.

* *Sculpture* (Planche VI, *a*, *g*, *q*, *r*, *s*).

F1.

Leurs primaires sont représentés par des lignes à peine visibles, concolores (♂), un peu sombres (♀), coupées par des fossettes assez larges et assez profondes; intervalles entre les primaires porteurs de ponctuations assez nombreuses mais faibles, s'accompagnant au niveau du dernier tiers élytral d'un réseau de tubercules confus, surtout net chez le ♂; craquelures élytrales plus fortes que chez *splendens*, mais moins que chez *hispanus*. Les influences parentales sont donc équilibrées pour l'ensemble de la sculpture élytrale.

F2 *s.*

Sa sculpture diffère de celle des F1 par sa ponctuation plus clairsemée, moins profonde et surtout par la disposition des fossettes primaires. L'influence supplémentaire de *splendens* est manifeste.

F2 *h.*

De grosses fossettes primaires, moins nombreuses et moins fortes cependant que chez *hispanus*, interrompent des côtes primaires très peu en relief. Par ce caractère le retour vers le type *hispanus* est net. Par contre, la sculpture des gouttières et des intervalles entre primaires rappelle plutôt celle des F1.

Protarses du ♂ F1.

Ils portent quatre *pulvilli*. Dominance complète de *splendens*.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 25).

F1.

Seule mesurée, l'aile du ♂ exprime (LA/LTo, LTi/LA) une faible dominance d'*hispanus*.

F2 *s.*

Le retour vers le type *splendens* est net.

F2 *h.*

Le retour vers le type *hispanus* est plus faible.

* *Forme* (fig. 63).

F1.

L'aile du ♂ montre une lame plus rectiligne et un peu plus large que celles des deux parents; elle se rapproche un peu plus du schéma alaire d'ensemble des *hispanus* des Corbières.

F2 *s.*

L'influence supplémentaire de *splendens* se marque par l'élargissement de la base alaire et l'amincissement de la seconde moitié de la lame.

F2 *h.*

Tendance au type *hispanus* par la lame longuement subparallèle.

Pénis du ♂ F1 (fig. 64).

Sa pointe, moins effilée et pointue que celle de *splendens*, moins massive et obtuse que celle d'*hispanus*, indique un état d'équilibre entre espèces génitrices.

c. HYBRIDES NATURELS.

Des hybrides naturels de ces deux espèces, sympatriques dans les Corbières, en Montagne Noire, en Grésigne et en Aveyron (fig. 24) seront un jour trouvés dans ces régions qui, jusqu'à présent, n'en ont livré aucun.

II. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOCARABUS LINEATUS.*

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 26, fig. 59).

1. *F1*

♀ *l* (Picos de Europa) × ♂ *h* (Aveyron) : 8 F1 (5♀♀, 3♂♂).
♀ *h* × ♂ *l.*

Le croisement réciproque a été essayé plusieurs fois sans succès avec des insectes d'origines diverses. Aucune ponte.

2. *F2*

F1 × F1.

Deux couples ont été isolés; les ♂♂ F1 n'ont manifesté aucune tendance à l'accouplement et les ♀♀ correspondantes n'ont pas pondu.

Rétrocroisements.

* ♀ F1 × ♂ *l.*

Trois ♀♀ F1, âgées respectivement de un, deux et trois ans, ont été éprouvées, chacune associée à un ♂ *l.* Les ♂♂ provenaient des Picos de Europa, des Sierras de Andia et Palombera. Les résultats ont varié d'un couple à l'autre, depuis la stérilité absolue jusqu'à l'obtention d'une larve qui n'a pu se nymphoser.

* ♀ F1 × ♂ *h.*

Deux ♀♀ F1, âgées de un et deux ans, ont été associées sans succès avec des ♂♂ *h* du Vigan et de Jalcreste. Aucune n'a pondu. Des accouplements ont pourtant été notés.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1 (Planche IV, *a-c*).

1. *COULEUR*

Homogène de coloration, la F1 est bicolore : tête et pronotum vert émeraude clair, front cuivré, disque du pronotum bronzé, légèrement doré cuivré sur son pourtour; élytres cuivrés à bordure

TABLEAU 26

Résultats généraux du croisement

Chrysotribax hispanus (*h*) × *Chrysocarabus lineatus* (*l*)

Produits obtenus		Générations										
		F1				F2						
						F1 × F1	Rétrocroisements					
							F2 *l*					F2 *h*
		♀*l* × ♂*h*			♀*h* × ♂*l*	2 couples	♀F1 147 × ♂*l*	♀F1 127 × ♂*l*	♀ F1 132 × ♂l			2 couples
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats
Œufs pondus		44			0	0	0	10	15			0
Œufs fixés pour études		2										
Œufs embryonnés non éclos									2	14 %		
Œufs éclos		17	39 %					0	1	7 %		
Larves mortes naturellement	au 1er âge	6	18 %	47 %						7 %	100 %	
	au 2e âge	2										
	au 3e âge								1			
Larves perdues		1		6 %								
Imagos	♀	5										
	♂	3										
	Nombre total	8	18 %	47 %								

pourprée, côtes primaires violacées. Tête et pronotum des F1 portent ainsi la marque d'une forte dominance du *lineatus* maternel, d'un vert à peine un peu plus doré (alors qu'ils sont bleus chez le père), mais la dominance change de sens pour les élytres, de type *hispanus* presque pur.

2. *TAILLE* (tabl. 27)

Tous les F1 sont à des degrés divers, inférieurs en taille à leurs géniteurs directs; certains sont même particulièrement petits.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires.*

Aucun F1 n'en porte : dominance totale de *lineatus.*

* *Articles antennaires* 7-8 des ♂♂.

Ils sont moyennement échancrés chez les F1, l'échancrure du huitième étant un peu plus faible. L'un des trois ♂♂ porte en outre sur le sixième article une très petite surface lisse subterminale, absente chez le père, mais qu'on trouve parfois chez certains *hispanus* : au total, dominance moyenne d'*hispanus* pour ce caractère.

* *Sculpture.*

La tête des F1 est ridée-craquelée et ponctuée, mais les rides moins profondes que chez *lineatus* et les ponctuations légèrement variables en densité d'un F1 à l'autre, bien moins nombreuses en moyenne que chez *hispanus.* Dans l'ensemble ces caractères traduisent un équilibre entre les deux espèces parentes.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 27).

Le pronotum des F1 montre pour le rapport lP/LTo et l'indice LP/lP une notable variabilité. Certains sont intermédiaires entre les parents, d'autres plus étroits que le géniteur le plus étroit. Au total se dégage une dominance moyenne d'*hispanus.*

* *Forme.*

Chez les F1 on constate un équilibre entre parents pour l'emplacement de la plus grande largeur, la profondeur des

TABLEAU 27

CROISEMENT *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus lineatus* (*l*).
VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Géniteurs et hybrides		VALEURS STRUCTURALES ET INDICES												
		Valeurs structurales										Indices caractéristiques		
		réelles en mm						relatives à LTo						
		LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LTi}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{lE}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀*l*	5,1	7	10,6	9,6	9,5	29	0,2413	0,3655	0,3310	0,3275	0,7285	1,5142	0,9895
	♂*h*	5,6	7,1	10,8	5,9	10,4	29,5	0,2406	0,3661	0,2000	0,3525	0,7887	1,5211	1,7627
Hybrides F1	♀ 148	4,9	6	9,7	7,8	9,3	27,3	0,2197	0,3556	0,2857	0,3406	0,8166	1,6166	1,1923
	♂ 133	4,2	5,6	8,3	—	8,4	23,3	0,2403	0,3562	—	0,2605	0,7500	1,4821	—
	♂173	4,4	5,8	8,3	7,3	8,9	24,4	0,2377	0,3401	0,2991	0,3647	0,7586	1,4310	1,2191
	♂ 181	4,9	6,1	9,2	—	9,3	25,8	0,2364	0,3565	—	0,3604	0,8032	1,5081	—

fossettes, une dominance moyenne d'*hispanus* pour la forme et la direction des lobes postérieurs (un ♂ se rapproche cependant davantage de *lineatus* pour ce caractère), une dominance de *lineatus* très forte pour la saillie des angles antérieurs, moyenne (forte chez un ♂) pour la largeur et la profondeur des gouttières latérales.

* *Sculpture.*

Par le relief des rides-craquelures latérales et surtout la profondeur et le nombre des ponctuations, les F1 réalisent un équilibre entre les parents.

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 27).

Les élytres de tous les F1 sans exception sont plus étroits que chez les deux espèces parentes.

* *Forme.*

Par leur convexité élytrale les F1 se rapprochent davantage de *lineatus* que d'*hispanus*. *Lineatus* domine fortement pour la largeur des gouttières. Les deux espèces s'équilibrent pour l'apex élytral chez les ♂♂, tandis que les ♀♀ obéissent à une forte dominance de *lineatus*.

* *Sculpture* (Planche VI, *b*, *g*, *p*).

Côtes primaires des F1 assez larges et assez marquées dans l'ensemble, jusqu'au tiers postérieur, se brouillant ensuite dans une zone rugueuse. Elles sont ainsi plus nettes que chez *hispanus*, mais bien moins que chez *lineatus*, ce dernier fortement récessif pour ce caractère; fossettes primaires moins abondantes, moins dilatées et moins profondes que chez *hispanus* qui domine assez fortement ou moyennement suivant les individus (le *lineatus* maternel pratiquement sans fossettes); espaces entre les primaires fortement et grossièrement rugueux-ponctués, se rapprochant davantage de ceux d'*hispanus* (dominance moyenne) que de ceux de *lineatus*, sauf chez une ♀ F1 plus proche de *lineatus* par ses intervalles finement rugueux-craquelés.

Pattes.

* *Protarses des ♂♂.*

Ils portent quatre *pulvilli* : dominance absolue de *lineatus*.

* *Tibia postérieur* (tabl. 27).

Dominance absolue d'*hispanus* (tibias longs) sur *lineatus* (tibias courts).

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 27).

L'aile des F1 ressemble de près par ses caractères métriques à celle des F1 du croisement *lineatus* × *splendens*. Sa longueur un peu plus grande provient de ce que l'aile des parents non communs diffère de longueur, celle d'*hispanus* étant un peu plus longue que celle de *splendens*. Dominance moyenne d'*hispanus* pour LA/LTo et LTi/LA.

* *Forme* (fig. 63).

Mêmes similitudes pour la forme de l'aile entre les F1 des deux croisements précités. La lame est à peine un peu plus large chez les F1 *l* × *h*.

Pénis (fig. 64).

Chez les hybrides son apex est assez court, spatulé, non pointu; il diffère de celui d'*hispanus*, plus allongé, un peu plus large, plus spatulé, et de celui de *lineatus*, plus court et plus pointu. Équilibre entre les espèces parentes pour cet organe.

c. Caractère purement expérimental de l'hybride.

Il est la conséquence de l'allopatrie absolue des espèces génitrices (fig. 24).

III. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOCARABUS AURONITENS FESTIVUS.*

a. Résultats du croisement (tabl. 28, fig. 60).

1. *F1*

♀ *h* (Hérault) × ♂ *f* (Aveyron).

Dans ce sens, le croisement offre une difficulté supplémentaire, d'ordre anatomique : la différence accusée de taille entre les deux espèces est alors portée à son maximum puisqu'on combine les individus les plus grands de la plus grande avec les plus petits

TABLEAU 28

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysotribax hispanus (h) × Chrysocarabus auronitens festivus (f) fp : festivus purpureorutilans.

Produits obtenus		GÉNÉRATIONS							
		F1				F2			
		♀*h* × ♂*f*			♀*f* × ♂*h*	F1 × F1	Rétrocroisements		
							F1 × *f*		F1 × *h*
							♀*f* × ♂F1	♀F1 × ♂*fp*	♀*h* × ♂F1
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats
Œufs pondus		19			0	0	0	0	0
Œufs embryonnés non éclos		1	5 %						
Œufs éclos		8	42 %						
Larves mortes naturellement au 3° âge		3	16 %	38 %					
Imagos	♀	3							
	♂	2							
	Nombre total	5	26 %	62 %					

de la plus petite. Aussi ai-je recouru, pour réduire le plus possible cette disproportion, à des ♀♀ de populations remarquables par leur petite taille. Mais même après cette précaution le croisement a été très difficile. Il n'a été réussi qu'au neuvième essai : 5 F1 (3 ♀♀, 2 ♂♂), les huit autres ayant été complètement négatifs.

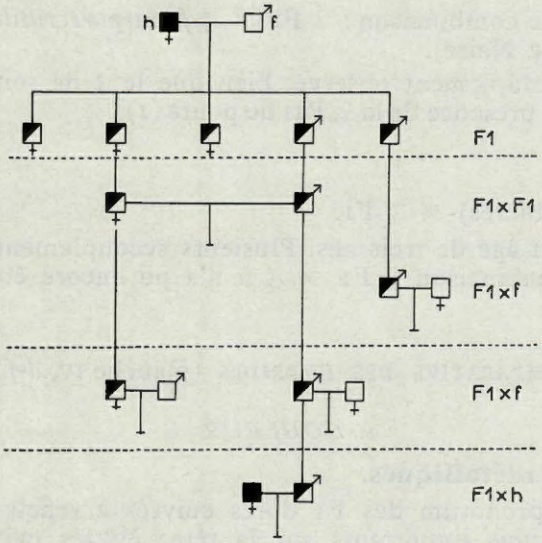


Fig. 60. — Croisement *Chrysotribax hispanus* (h) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (f). Générations successives (imagos).

♀ *f* (Aveyron) × ♂ *h* (Hérault).

Ce croisement réciproque, anatomiquement moins difficile que le précédent en raison des tailles moins inégales et qui semblait à *priori* avoir plus de chances de réussir a pourtant régulièrement échoué. Je l'ai jusqu'ici tenté en vain à quinze reprises. Bien que certains couples aient copulé normalement aucune ♀ n'a pondu.

2. *F2*

F1 × F1.

La réunion d'un couple F1 s'est traduite par un accouplement immédiat, normal et prolongé, qui a dû sûrement se répéter. Pas de ponte.

Rétrocroisements.

* F1 × *f*.

Première combinaison : ♀ *f* (Montagne Noire) × ♂ F1.

Des accouplements normaux. Le ♂ A 93, alors âgé de deux ans, s'est montré particulièrement ardent à la copulation. Pas de ponte.

Deuxième combinaison : ♀ F1 × ♂ *f purpureorutilans* (Montagne Noire).

Pas d'accouplement observé, bien que le ♂ ne soit pas resté insensible à la présence de la ♀. Pas de ponte (1).

* F1 × *h*.

♀ *h* (Corbières) × ♂ F1.

Le ♂ était âgé de trois ans. Plusieurs accouplements. Aucune ponte. La combinaison ♀ F1 × ♂ *h* n'a pu encore être essayée.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES (planche IV, *d-f*).

1. *COULEUR*

Parties métalliques.

Tête et pronotum des F1 dorés cuivrés à reflets verdâtres, ces derniers plus importants sur la tête; élytres cuivrés, leurs marges cuivrées rougeâtres, un peu pourprées; leurs côtes primaires concolores ou à peine soulignées de violacé; on constate donc un équilibre entre les deux espèces génitrices pour la couleur de la tête et du pronotum, une nette dominance d'*hispanus* pour la coloration élytrale.

Appendices.

Le scape et les fémurs des F1 sont rougeâtres, mais un peu plus foncés que chez *festivus*, dont la dominance reste forte.

2. *TAILLE* (tabl. 29)

Les F1 sont intermédiaires entre les espèces parentes dont aucune ne semble dominer.

---

(1) Un *festivus* typique eût mieux convenu, pour les raisons indiquées plus haut, que ce ♂ métissé de mélanisant, le seul disponible de son espèce au moment adéquat.

TABLEAU 29

CROISEMENT *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*).
VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES

Géniteurs et hybrides		VALEURS STRUCTURALES ET INDICES										
		Valeurs structurales									Indices caractéristiques	
		réelles en mm						relatives à LTo				
		LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{lE}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀*h*	4,6	6,1	10	5,2	8,6	26,2	0,2328	0,3816	0,1984	0,7540	1,6538
	♂*f*	4,2	5,8	8	1,9	7,9	22	0,2636	0,3636	0,0863	0,7241	4,1578
Hybrides F1	♀ A 128	4,5	6	9,1	3,4	8,6	25,5	0,2352	0,3568	0,1333	0,7500	2,5294
	♂ A 93	4,5	6	9	3,3	8,9	24,7	0,2429	0,3643	0,1336	0,7500	2,6969
	♂ A 147	4,2	6,1	8,5	3,6	7,9	22,8	0,2675	0,3728	0,1578	0,6885	2,1944

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires.*

La F1 est très hétérogène pour ce caractère : sur les trois ♀♀, deux sont achètes (dominance complète de *festivus*), la troisième présente une forte soie gauche (équilibre entre les deux géniteurs). Quant aux deux ♂♂, ils portent chacun deux soies (dominance complète d'*hispanus*).

* *Articles antennaires* 7-8 des ♂♂.

Les deux ♂♂ F1 diffèrent un peu entre eux pour ce caractère : le premier porte des articles 7-8 pratiquement sans échancrures et sans plages lisses (dominance presque absolue de *festivus*), le second montre ces articles à peine échancrés, avec, sur l'article 7, une plage lisse de la demi-longueur de l'article et une autre plage, très courte, sur l'article 8 (dominance moyenne de *festivus*).

* *Ponctuation.*

Elle est très forte chez les ♀♀ F1 (dominance moyenne d'*hispanus*) moins accusée chez les ♂♂ F1 (équilibre entre espèces génitrices).

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 29).

Une nette hétérogénéité caractérise les trois F1 mesurés : la ♀ se rapproche beaucoup de l'*hispanus* maternel pour lP/LTo et LP/lP; l'un des deux ♂♂ en est encore très près mais l'autre possède un pronotum très transverse de type *festivus*.

* *Forme.*

Les F1 sont intermédiaires et équilibrés entre les parents pour l'amplitude du rétrécissement postérieur, l'emplacement de la plus grande largeur, la courbure des sinuosités latérales, le développement, la forme, l'orientation et l'inclinaison des lobes postérieurs; *festivus* domine fortement pour les angles antérieurs, moyennement pour les gouttières latérales.

* *Sculpture.*

Dans l'ensemble, les F1 portent un pronotum très ponctué, mais les ponctuations sont moins fortes que chez *hispanus* dont la dominance générale est forte (♀♀), moyenne (♂♂).

Elytres.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 29).

La F1, assez hétérogène, montre pour lE/LTo un ♂ conforme au type *festivus*, un autre élargi tendant vers *hispanus*, et une ♀ plus étroite que ses parents.

* *Forme.*

On constate un équilibre entre les géniteurs pour la convexité élytrale et l'emplacement de leur plus grande largeur; par contre, la saillie des épaules indique une forte dominance de *festivus*, les gouttières élytrales une dominance moyenne d'*hispanus*.

* *Sculpture* (Planche VI, *e*, *g*, *n*).

Côtes primaires des F1 de relief affaibli, caténulées par des fossettes moins vigoureuses que celles d'*hispanus*; intervalles entre les primaires plus grossièrement rugueux que chez *festivus*, mais moins que chez *hispanus*, densément piquetés de fines ponctuations délimitant le plus souvent deux cordons irréguliers dans chaque intervalle; l'ensemble de ces caractères traduit une position à mi-chemin entre les espèces génitrices.

Protarses des ♂♂ F1.

Ils ont quatre *pulvilli*. La dominance de *festivus* ne semble toutefois pas tout à fait absolue, car les brosses copulatrices des F1 sont un peu moins développées que chez cette espèce.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 29).

On note pour LA/LTo une faible dominance de *festivus* chez une ♀ F1 et un ♂ F1, une dominance moyenne *d'hispanus* chez un autre ♂.

L'indice LTi/LA fait ressortir une dominance générale d'*hispanus*, faible (1 ♂), moyenne (1 ♀), forte (1 ♂).

* *Forme* (fig. 63).

Avec de légères variantes, la forme de l'aile des F1 est intermédiaire équilibrée entre celles des géniteurs. Il est à noter cependant que sur les quatre F1 étudiés sous ce rapport, deux présentent une assymétrie alaire compliquée dans chaque cas d'une aile anormale, munie de prolongements terminaux particuliers.

Pénis (fig. 64).

La pointe pénienne, subtriangulaire et assez pointue, représente un état d'équilibre entre celles des espèces génitrices.

c. HYBRIDES NATURELS.

Les aires d'*hispanus* et de *festivus* se superposent largement dans plusieurs départements du Massif Central français (fig. 24). Parmi ces régions, il en est une, la Montagne Noire, qui pour des raisons bien plus mercantiles que scientifiques, a été prospectée de longue date avec le maximum d'application et de ténacité. Aussi n'est-il pas étonnant qu'on ait fini par y mettre la main sur deux hybrides naturels (1 ♀ et 1 ♂).

Ces deux insectes qui figurent dans la collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, ont été malencontreusement décrits comme espèce nouvelle : *Chrysotribax bugareti* Jeannel. Initiative bien imprudente que de créer une nouveauté spécifique en ne s'appuyant que sur deux exemplaires seulement, en provenance d'une région rongée jusqu'à la moelle par des chasseurs y consacrant toute leur activité, sans tenir compte au surplus que les remarquables caractères composites de ces deux insectes étaient, dès le premier regard, indicateurs d'une probable hybridation. En fait, presque tous les spécialistes penchaient pour cette dernière explication, tout en hésitant sur la nature des espèces génitrices.

Abordant en 1957 le problème, j'avais émis l'hypothèse que *bugareti* pouvait bien résulter d'un croisement intersubgénérique entre *hispanus* et *festivus*, soulignant que la solution ne pouvait venir que de croisements expérimentaux.

Mon hypothèse est donc pleinement vérifiée. Ces deux espèces peuvent se croiser dans la nature, mais cette collaboration est extrêmement aléatoire; le peu d'affinités génétiques entre *hispanus* et *festivus*, bien mis en évidence par mes expériences difficiles, est confirmé par l'extrême rareté des hybrides naturels dans une aire sympatrique pourtant étendue (fig. 24).

Si l'hybride naturel ♀ issu du Moulin de la Gravette, Montagne Noire, ne pose aucun problème zoogéographique, il n'en est pas de même du ♂, étiqueté : Rennes-les-Bains, Corbières. Encore une région furieusement ratissée par d'insatiables marchands. Cette indication d'origine ne peut être que fausse puisque *festivus* n'existe pas dans les Corbières. Le seul *Chrysocarabus* sympatrique avec *hispanus* dans cette région est *splendens*. L'hybride *hispanus* × *splendens* décrit plus haut est assez différent de l'hybride *hispanus* × *festivus*, en particulier par la couleur entièrement noire de ses appendices, pour que la confusion ne soit pas permise. D'autre

part, les deux hybrides du Muséum et mes hybrides expérimentaux se ressemblent de si près qu'il est impossible qu'ils ne résultent pas d'un même croisement (1).

L'inexactitude de l'étiquette mentionnant Rennes-les-Bains est facile à expliquer : on était autrefois moins exigeant qu'aujourd'hui sur la précision des localités de capture. De plus Montagne Noire et Corbières, ne sont distantes que d'une cinquantaine de kilomètres. Or, OBERTHÜR, dans la collection duquel figurait le ♂ hybride soi-disant de Rennes-les-Bains, avait à son service des chasseurs itinérants. L'un d'eux a sûrement mélangé dans un même flacon des insectes de plusieurs localités.

La synthèse expérimentale de *bugareti* apporte ainsi la preuve décisive qu'il n'a aucune validité spécifique et éteint la controverse allumée autour de la place systématique de ce Carabe.

IV. *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOCARABUS PUNCTATOAURATUS BARTHEI.*

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 30, fig. 61).

1. *F1*

♀ *h* (Jalcreste) × ♂ *b* (Bélesta) : 3 F1 (2 ♀♀, 1 ♂).
♀ *b* × ♂ *h*.

La confrontation de ♀♀ de Bélesta et de ♂♂ de Jalcreste et du Vigan est restée improductive.

2. *F2*

F1 × F1.

Le couple étudié a copulé plusieurs fois. Un œuf a même été pondu. Mais de couleur jaunâtre, à contenu hétérogène, il n'a pas éclos.

---

(1) Seules de minimes différences de détail se remarquent entre les hybrides naturels et mes produits expérimentaux; elles sont dues à ce que dans les deux cas les géniteurs ne proviennent pas des mêmes régions et appartiennent à des sous-espèces différentes; en particulier l'*hispanus* maternel des F1 expérimentaux (*hispanus hispanus*) différait par sa petite taille et sa sveltesse des gros et larges *hispanus* de la Montagne Noire (*hispanus latissimus*).

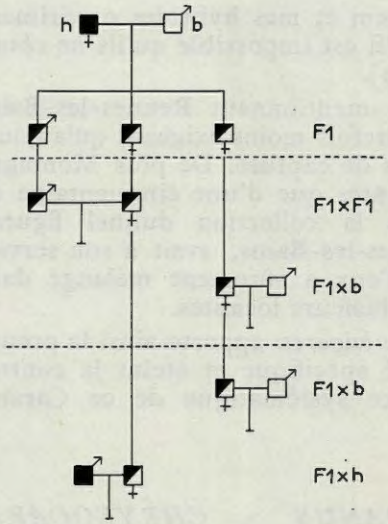


Fig. 61. — Croisement *Chrysotribax hispanus* (h) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (b). Générations successives (imagos).

Rétrocroisements.

* ♀ F1 × ♂ *b*.

L'expérience, échelonnée sur deux ans avec des ♂♂ de Bélesta et Belcaire, a été entièrement négative.

* ♀ F1 × ♂ *h* (Aveyron).

Aucun résultat positif.

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1 (Planche IV, *g-i*).

1. *COULEUR*

Parties métalliques.

Chez les F1, homogènes, dont la tête est verte, le pronotum vert, vert doré sur les bordures latérales et les fossettes, les élytres dorés à bordure cuivrée, à lignes primaires cuivrées plus ou moins violacées, les influences chromatiques parentales s'équilibrent : ♀ *h* : tête bleue, pronotum bleu à reflets verts, élytres cuivrés à bordure bleue pourprée ; ♂ *b* : tête et pronotum cuivrés à reflets dorés, élytres verts à bordure vert doré, à côtes primaires pourprées violacées.

Appendices.

Les tibias des F1 sont bruns, mais plus foncés que ceux de *barthei*, dont la dominance est faible, surtout chez un ♂.

2. *TAILLE* (tabl. 31)

Le ♂ F1 égale en longueur les plus grands *barthei*; les ♀♀ F1, au contraire, plus petites que celles de ce dernier, sont de l'ordre de grandeur des ♀♀ *hispanus* de Jalcreste.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires.*

La F1 est variable sous ce rapport : une ♀ est dépourvue de soie, l'autre ♀ et le ♂ ont chacun une soie à droite. Faible dominance d'ensemble de *barthei*.

TABLEAU 30

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT

Chrysotribax hispanus (*h*) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (*b*).

Produits obtenus		Générations						
		F1				F2		
		♀*h* × ♂*b*			♀*b* × ♂*h*	F1 × F1	Rétro-croisements	
							F1 × *b* ♀F1 × ♂*b*	F1 × *h* ♀F1 × ♂*h*
		Résultats	% relatifs aux œufs pondus	% relatifs aux œufs éclos	Résultats	Résultats	Résultats	Résultats
Œufs pondus		7			0	1	0	0
Œufs éclos		3	43 %					
Imagos	♀	2						
	♂	1						
	Nombre total	3	43 %	100 %				

Dernier article des palpes labiaux du ♂.

Assez élargi, il montre une forte dominance d'*hispanus*.

* *Ponctuation.*

Elle est intermédiaire et équilibrée entre celles des espèces génitrices.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 31).

Alors que géniteurs directs et espèces génitrices sont voisins pour LP/lP et lP/LTo, les F1 montrent une notable variabilité. Le pronotum de la ♀ 49 est particulièrement large.

TABLEAU 31

CROISEMENT *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (*b*).
VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES.

Géniteurs et hybrides		VALEURS STRUCTURALES ET INDICES									
		Valeurs structurales								Indices caractéristiques	
		réelles en mm						relatives à LTo			
		LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀ *h*	5,4	6,8	10,8	5,7	9,6	29,2	0,2328	0,1952	0,7941	1,6842
	♂ *b*	5	6,3	9,3	2,4	10,5	27,7	0,2274	0,0866	0,7936	4,3750
Hybrides F1	♀ 39	5,2	6,6	10,3	—	10,3	29,1	0,2268	—	0,7878	—
	♀ 49	5	7,2	10,3	4,9	10	28,9	0,2491	0,1701	0,6944	2,0408
	♂ 37	5,9	6,9	10,6	—	10,7	29,3	0,2354	—	0,8550	—

* *Forme.*

Par les courbures latérales et les fossettes les F1 sont équilibrés entre les parents; par les gouttières latérales larges et assez profondes ils indiquent une forte dominance de *barthei*; ce dernier domine encore, mais plus faiblement, pour les caractères des lobes postérieurs; on constate au contraire une dominance moyenne d'*hispanus* pour l'emplacement de la plus grande largeur.

* *Sculpture.*

Elle est intermédiaire équilibrée entre celles des parents.

Elytres.

* *Forme.*

Dominance moyenne d'*hispanus* pour la largeur des gouttières latérales.

* *Sculpture* (Planche VI, *d*, *g*, *o*).

Chez les F1 les côtes primaires sont mieux marquées que chez *hispanus*, mais moins fines et moins continues que chez *barthei*; les ponctuations le long des côtes de ce dernier cèdent presque partout la place aux fossettes primaires coupant les côtes, mais ces fossettes sont moins fortes que chez *hispanus*. Pour l'ensemble de ces caractères les espèces parentes s'équilibrent plus ou moins; au contraire les intervalles entre les primaires, fortement rugueux-ponctués, traduisent une forte dominance d'*hispanus*. Il en est de même de la sculpture des gouttières élytrales.

Protarses du ♂ F1.

Dominance absolue de *barthei*, le ♂ F1 ayant quatre *pulvilli* complets.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 31).

L'aile de la ♀ F1 49, la seule mesurée, traduit une forte dominance d'*hispanus*.

* *Forme* (fig. 63).

Ce produit F1 montre une faible dominance d'*hispanus*; son aile gauche porte en outre un diverticule interne qui n'existe pas chez les géniteurs directs mais se retrouve, unitaléral ou bilatéral, chez d'autres *barthei*.

Pénis (fig. 64).

L'apex du ♂ F1, aplati, massif, rappelle davantage celui d'*hispanus* que de *barthei*. L'influence de ce dernier se manifeste cependant dans l'amincissement de l'extrême pointe. Au total, dominance moyenne d'*hispanus*.

c. CARACTÈRE PUREMENT EXPÉRIMENTAL DE CET HYBRIDE.

Il découle de l'allopatrie des deux espèces génitrices (fig. 24).

B. *CHRYSOTRIBAX RUTILANS* × *CHRYSOCARABUS* s. str.

Une seule combinaison a pu être réussie :
Chrysotribax rutilans × *Chrysocarabus splendens*.

a. RÉSULTATS DU CROISEMENT (tabl. 32, fig. 62).

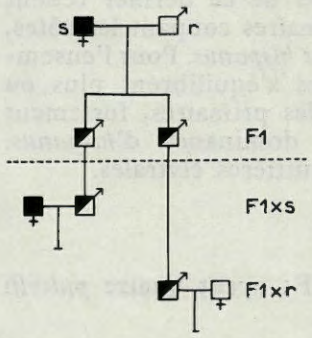


Fig. 62. — Croisement *Chrysotribax rutilans* (r) × *Chrysocarabus splendens*(s). Générations successives. (Imagos).

1. *F1*

♀ *s* (Corbières) × ♂ *r* (La Preste) : 2 F1 ♂♂.

♀ *r* × ♂ *s*.

Ce croisement réciproque a été tenté à diverses reprises sans succès avec des *rutilans* des Albères et des *splendens* de provenances diverses (Corbières, Grésigne, Landes). Contrairement à tous les autres, l'un de ces essais s'est traduit par une ponte de neuf œufs stériles consécutive à plusieurs accouplements normaux et prolongés.

2. *F2*

L'absence de ♀ F1 m'imposait des rétrocroisements entre ♂♂ F1 et ♀♀ des espèces parentes. Ces deux épreuves ont abouti à des échecs complets : ni ponte, ni même accouplement.

TABLEAU 32

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DU CROISEMENT
Chrysotribax rutilans (*r*) × *Chrysocarabus splendens* (*s*).

Produits obtenus		Générations						
		F1				F2		
		♀*s* × ♂*r*			♀*r* × ♂*s*	F1 × F1	Rétro-croisements	
							F1 × *r*	F1 × *s*
							♀*r* × ♂F1	♀*s* × ♂F1
		Résultats	% relatifs		Résultats	Résultats	Résultats	Résultats
			aux œufs pondus	aux œufs éclos				
Œufs pondus		2			9	0	0	0
Œufs éclos		2	100 %		0			
Imagos	♀							
	♂	2						
	Nombre total	2	100 %	100 %				

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES HYBRIDES F1 (Planche V, *h-j*).

1. *COULEUR*

Les F1, cuivrés clairs, avec le pronotum un peu plus foncé, les bordures élytrales dorées, les lignes primaires concolores ou à peine soulignées par des traînées d'un cuivre plus foncé, les fossettes vertes, sont intermédiaires entre le *rutilans* paternel, cuivré plus foncé à bordures élytrales pourprées et la mère *splendens*, verte à reflets dorés et cuivrés avec le pronotum cuivré verdâtre et les bordures élytrales vertes; il y a donc équilibre entre les géniteurs.

2. *TAILLE* (tabl. 33)

Elle est très proche de celle de *rutilans* dont la dominance est forte.

3. *MORPHOLOGIE*

Tête.

* *Soies gulaires.*

Dominance absolue de *splendens*, les deux F1 en étant dépourvus.

* *Articles antennaires* 7-8 des ♂♂.

Les articles sont chez les F1 fortement (8) et très fortement (7) échancrés. L'article 6 lui-même participe au phénomène avec une petite plage lisse presque achète et en faible creux. Par ces caractères les F1 accusent une forte dominance de *splendens*. Le père *rutilans* de ce croisement présentait des échancrures faibles (7), très faibles (8) avec courtes plages achètes lisses et brillantes, mais ce caractère est loin d'être général dans la population dont il était issu, beaucoup de ♂♂ étant sans échancrures.

* *Dernier article des palpes labiaux des* ♂♂.

Chez les F1 il est intermédiaire équilibré entre ceux des espèces parentes.

Pronotum.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 33).

Les deux F1 sont remarquables par l'étroitesse de leur pronotum, à peine transverse. Leurs valeurs structurales lP/LTo et leurs indices LP/lP sont nettement plus élevés que chez leurs parents.

* *Forme.*

Par plusieurs traits le pronotum des F1 est intermédiaire équilibré entre ceux des parents : retrécissement postérieur, fossettes, gouttières latérales, caractères des lobes postérieurs. Mais *splendens* domine fortement pour les angles antérieurs.

Elytres.

* *Forme.*

Les épaules des F1 sont plus effacées que chez les parents; les gouttières élytrales intermédiaires équilibrées.

TABLEAU 33

CROISEMENT *Chrysotribax rutilans (r)* × *Chrysocarabus splendens (s)*.

VALEURS STRUCTURALES ET INDICES CARACTÉRISTIQUES.

Géniteurs et hybrides		Valeurs structurales et indices									
		Valeurs structurales								Indices caractéristiques	
		réelles en mm						relatives à LTo			
		LP	lP	lE	LA	LTi	LTo	$\frac{lP}{LTo}$	$\frac{LA}{LTo}$	$\frac{LP}{lP}$	$\frac{LTi}{LA}$
Géniteurs	♀ *s*	4,7	5,5	9,1	3,9	8,9	25,8	0,2131	0,1511	0,8545	2,2820
	♂ *r*	5,4	6,4	10	4,9	10,2	28,3	0,2261	0,1731	0,8437	2,0816
Hybrides F1	♂ 128	5,7	6,1	10,4	—	10,4	29,4	0,2074	—	0,9344	—
	♂ 129	5,3	5,9	10	4,5	9,8	28,1	0,2099	0,1601	0,8963	2,1777

* *Sculpture* (Planche VI, *a*, *h*, *t*).

Chez les F1 les lignes primaires sont à peine visibles, sans relief appréciable, interrompues par de grosses fossettes moins larges et moins profondes que celles de *rutilans*. Les intervalles entre les primaires des F1 sont pratiquement lisses mais piquetés de petites ponctuations. Cet ensemble de caractères correspond à un équilibre entre espèces parentes.

Protarses des ♂♂.

Les deux ♂♂ ont quatre *pulvilli*. Dominance absolue de *splendens*.

Aile membraneuse.

* *Proportions et dimensions relatives* (tabl. 33).

Les ailes du seul ♂ mesuré sont intermédiaires entre celles des géniteurs avec une faible dominance *splendens* pour LA/LTo et une faible dominance de *rutilans* pour LTi/LA.

* *Forme* (fig. 63).

Par sa morphologie générale et en particulier par sa lame rectiligne, l'aile du ♂ mesuré marque une dominance moyenne de *rutilans*.

Pénis.

L'apex pénien des F1 est, par sa longueur et sa forme, intermédiaire équilibré entre ceux des espèces génitrices (fig. 64).

c. HYBRIDES NATURELS.

Les aires de *rutilans* et *splendens* se recouvrent sur une étendue notable (fig. 24) tant dans les Corbières méridionales (Forêts d'Arques, des Fanges, d'Axat, etc...) que dans les Pyrénées proprement dites (depuis la Forêt de Boucheville et le Col de Jau jusqu'au pied du Montcalm). L'hybridation des deux espèces, quoique très difficile, étant possible, il était fatal qu'un jour quelque heureux chercheur finisse par mettre la main sur un bâtard. La chance a bien voulu favoriser mon épouse en lui faisant découvrir dans les Corbières une magnifique ♀ de très grande taille (4 cm environ) qui rappelle de près mes F1 expérimentaux par sa couleur et sa morphologie générale. Il ne peut s'agir à mon avis ni d'un *rutilans* ni d'un *splendens* purs. La sculpture affaiblie de cet insecte, avec des fossettes primaires diminuées en nombre

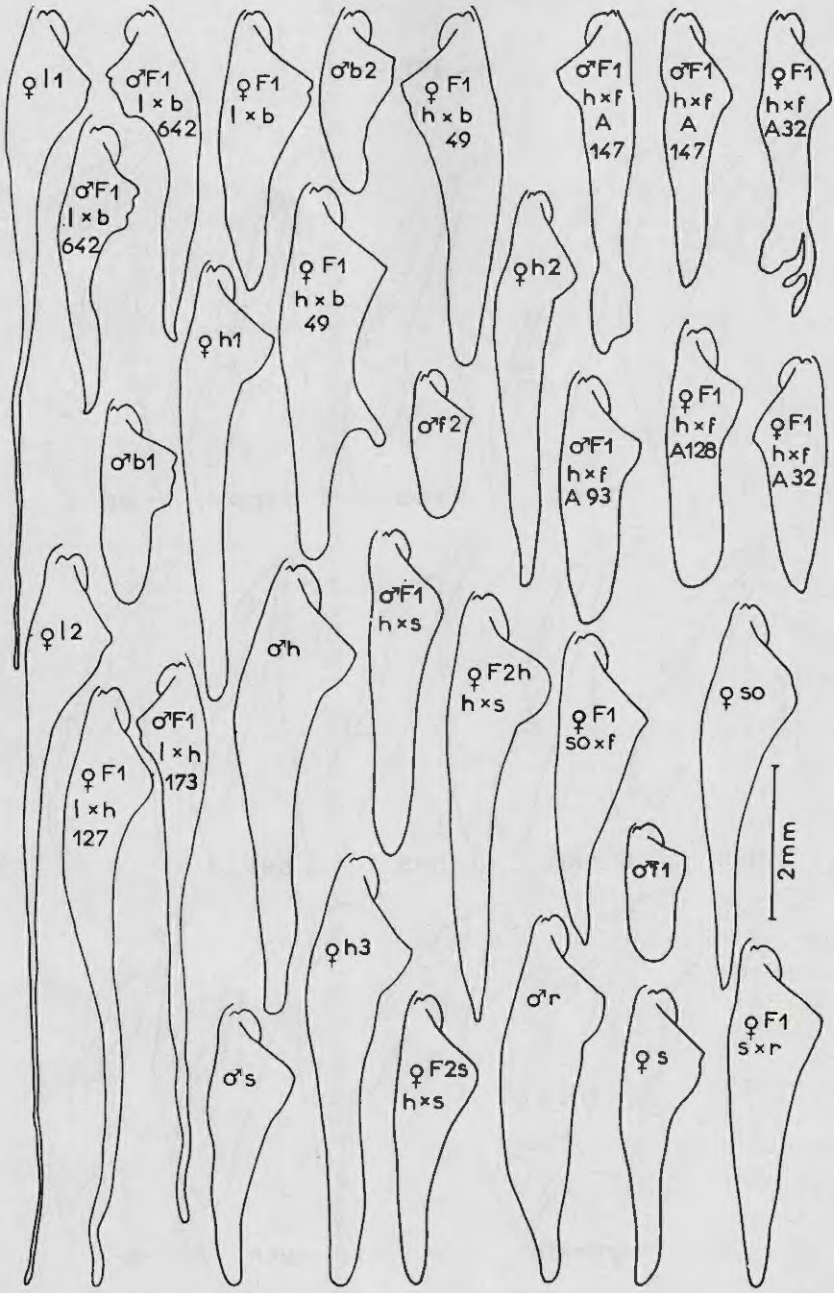


Fig. 63. — Ailes de divers hybrides F1 interspécifiques, intersubgénériques et de leurs espèces génitrices b (*punctatoauratus barthei*), f (*auronitens festivus*), h (*hispanus*), l (*lineatus*), r (*rutilans*), s (*splendens*), so (*solieri*). Désignation particulière des géniteurs; ♀ h1, ♂ b2 (géniteurs des F1 h × b), ♀ h2, ♂ f2 (géniteurs des F1 h × f), ♀ h3, ♂ s (géniteurs des F1 h × s), ♀ l1, ♂ b1 (géniteurs des F1 l × b), ♀ l2, ♂ h (géniteurs des F1 h × l), ♀ s, ♂ r (géniteurs des F1 s × r), ♀ so, ♂ f1, géniteurs de la ♀ F1 so × f).

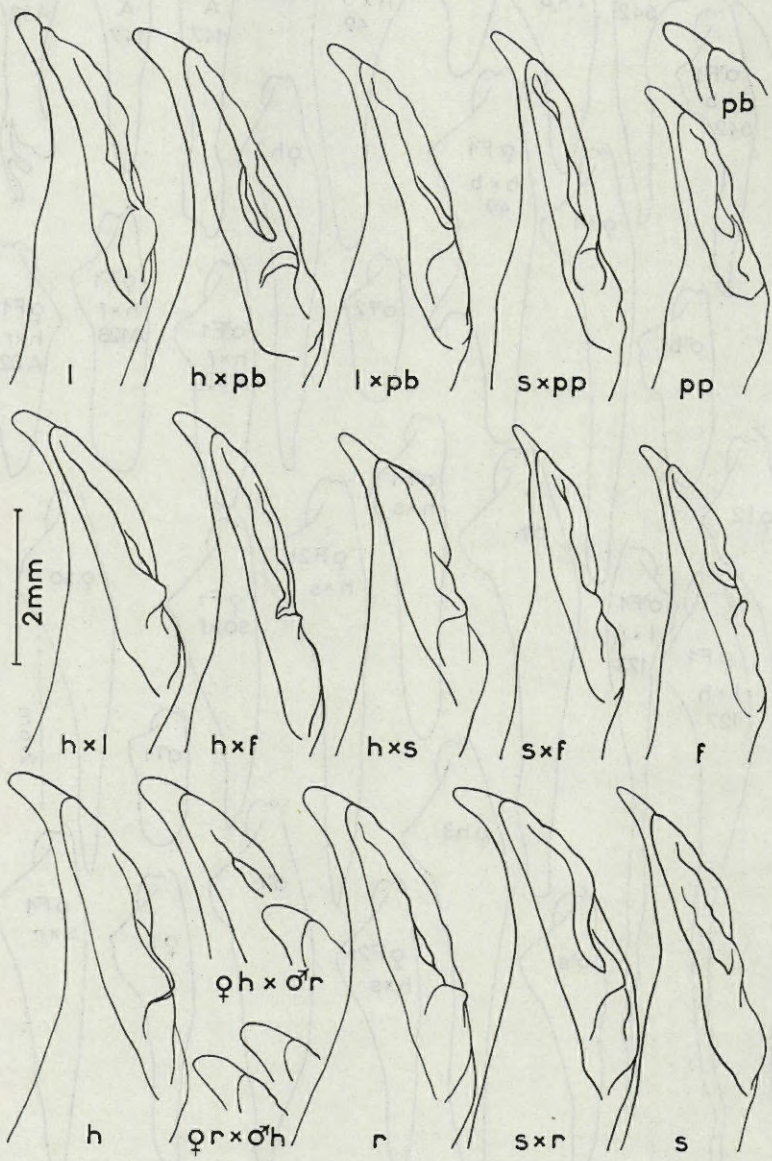


Fig. 64. — Pénis de divers hybrides F1 interspécifiques, intersubgénériques et de leurs espèces génitrices f (*auronitens festivus*), h (*hispanus*), l (*lineatus*), pb (*punctatoauratus barthei*), pp (*punctatoauratus pseudofestivus*), r (*rutilans*), s (*splendens*).

et en vigueur, inciterait à penser qu'on a affaire à un produit de rétrocroisement plutôt qu'à un F1. Son étude minutieuse après sa mort permettra peut-être de le mettre exactement en place.

En attendant, cette ♀, très robuste, a été engagée dans des expériences complémentaires de croisement qui en sont à leur troisième année. Tour à tour associée à *hispanus* ♂ (un an) et à *splendens* ♂ (deux ans), elle a pondu chaque fois. Certains de ces œufs, visiblement embryonnés, n'ont pourtant pas éclos. Deux larves sont nées cependant, l'une de l'union avec *hispanus* ♂ (morte au bout de dix jours) l'autre de l'union avec *splendens* ♂ (morte en moins de 24 heures). L'expérience continue et continuera si possible avec *rutilans* ♂.

Personne jusqu'ici n'a signalé d'hybrides naturels entre *splendens* et *rutilans*. Il n'est toutefois pas impossible que certaines formes aberrantes et rares décrites de la Forêt des Fanges et rattachées à *splendens* puissent être bâtardes. C'est ainsi par exemple que l'aberration *pseudovittatus* Le M. ainsi décrite : « élytres marqués de séries de points et de lignes noirâtres ou brun-rouge foncé jalonnant les primaires » pourrait peut-être correspondre à un produit de rétrocroisement avec *splendens*. L'aberration *goliath* Le M. de « très grande taille, à élytres ponctués en séries, à teinte cuivreuse plus mate » ne serait-elle pas aussi le résultat d'un mélange des deux espèces ? L'hybride naturel décrit plus haut ne semble en différer que par des caractères secondaires.

Seules évidemment l'obtention de produits de rétrocroisement expérimentaux et leur comparaison serrée avec ces insectes naturels litigieux permettraient de lever ces points d'interrogation.

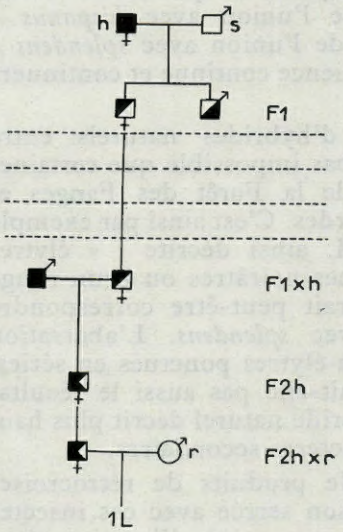
Il faut signaler enfin que les deux espèces sont encore mêlées en Espagne (Haute Catalogne et Haut Aragon) mais il s'agit là de *rutilans perignitus* et *opulentus* et non de *rutilans* unicolore. Quelques essais personnels de croisement *rutilans perignitus* × *splendens* n'ont abouti qu'à des échecs. L'expérience sera renouvelée.

C. CROISEMENT TRISPÉCIFIQUE : *CHYSOCARABUS SPLENDENS* × *CHRYSOTRIBAX HISPANUS* × *CHRYSOTRIBAX RUTILANS*.

Bien qu'il n'ait abouti qu'à un demi-succès, ce croisement complexe mérite d'être mentionné ici. Sa réalisation a été très longue, puisqu'elle a nécessité six années d'efforts (fig. 65).

La ♀ F1 intersubgénérique (♀ *h* × ♂ *s*) n° 206 a donné au cours de sa quatrième année, un hybride F2 *h* (♀ 653). Ce dernier

produit, associé à un ♂ *rutilans*, a pondu cinq œufs dont quatre ont montré un développement embryonnaire poussé, les yeux de la larvule étant bien visibles et animés des mouvements habituels. Trois de ces embryons sont morts sur place sans éclore; du quatrième œuf est sortie une larve qui s'est pigmentée très lentement et incomplètement; faible et peu active, elle ne s'est pas alimentée et est morte au bout de trois jours.



Plus encore que les produits interspécifiques, les hybrides intersubgénériques sont remarquables par leur parcimonie, expérimentale et naturelle.

Seule la combinaison *hispanus* × *splendens* transgresse, péniblement, la F1.

Les caractères de ces hybrides sont du même type génétique que ceux des produits interspécifiques.

Fig. 65. — Croisement trispécifique intersubgénérique *Chrysotribax hispanus* (h) × *Chrysocarabus splendens* (s) × *Chrysotribax rutilans* (r). Résultats. L : larve.

CHAPITRE CINQUIÈME

CROISEMENTS INFRUCTUEUX

Outre les croisements réciproques non productifs déjà signalés, un nombre important de croisements n'ont pu aboutir (tabl. 34).

Trois d'entre eux ont donné lieu à des pontes, deux interspécifiques et un intergénérique :

Interspécifiques :

* ♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chrysocarabus solieri bonneti* : 4 œufs.

* ♀ *Chrysocarabus lineatus* × ♂ *Chrysocarabus solieri solieri* : 42 œufs (premier couple), 7 œufs (2e couple).

Intergénérique :

♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chaetocarabus intricatus* : 19 œufs.

Tous ces œufs sont restés stériles. Aucun d'eux n'a montré d'indice de développement embryonnaire.

Au cours des autres croisements négatifs diverses copulations ont pu être observées, normales apparemment. Des tentatives d'accouplement plus nombreuses encore ont été vues. La plupart de ces essais étaient bien près d'aboutir. Seules des circonstances fortuites ont provoqué leur échec : va-et-vient d'autres insectes dérangeant le couple, tapis de mousse trop serré, contraignant

ce dernier à se désunir pour s'y glisser. Il est très probable que ces tentatives ont été renouvelées par la suite avec succès à un moment et dans des conditions plus favorables, quand les couples ont été isolés et ont disposé de plus d'espace. On reviendra plus loin sur ces combinaisons manquées.

Au moment de mettre sous presse, paraît un très intéressant travail de M. STURANI sur la biologie des Carabes. L'auteur y consacre deux pages à l'hybridation chez ces insectes. Il signale, malheureusement sans précision, l'obtention de nouveaux imagos *Ct. hispanus* × *Ct. rutilans* et aussi d'embryons et de larves de diverses combinaisons restées constamment négatives dans mes propres expériences (*Ch. intricatus* × *Ct. rutilans*, *Ch. intricatus* × *Ct. hispanus*, *Ch. intricatus* × *Cc. splendens*, *Cc. solieri* × *Ct. rutilans*). Ces derniers résultats ne modifient en rien mes conceptions et conclusions biologiques, taxonomiques et phylogénétiques qui suivent.

TABLEAU 34

CROISEMENTS INFRUCTUEUX (—); CROISEMENTS RÉCIPROQUES NON PRODUCTIFS (— R).

♀		♂ *intricatus*	♂ *hispanus*	♂ *rutilans* *rutilans*	♂ *rutilans* *perignitus*	♂ *splendens*	♂ *solieri* *solieri*	♂ *solieri* *liguranus*	♂ *solieri* *bonneti*	♂ *lineatus* *lineatus*	♂ *lineatus* *lateralis*	♂ *punctato-auratus* *barthei*	♂ *punctato-auratus* *pseudofestivus*	♂ *auronitens* *auronitens*	♂ *auronitens* *cupreonitens*	♂ *auronitens* *festivus*
intricatus			—	—		—						—				
hispanus		—						—	—	—R					—	
rutilans	*rutilans*					—R			—							
	perignitus															
splendens		—	—R		—		—		—						—	
solieri	*solieri*		—			—				—	—	—		—	—	
	liguranus											—				
	bonneti	—	—	—		—						—		—		—
lineatus	*lineatus*			—			—	—	—						—	—
	lateralis					—									—	
punctato-auratus	*barthei*		—R						—	—R						
	pseudofestivus		—			—R										
auronitens	*auronitens*		—							—R		—R				
	cupreonitens		—							—						
	festivus		—R			—R	—R			—			—			

DEUXIÈME PARTIE

RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES ÉTUDIÉES

CHAPITRE PREMIER

RELATIONS BIOLOGIQUES

A. PRINCIPALES MODALITÉS DE LA TRANSMISSION DES CARACTÈRES HÉRÉDITAIRES

I. *DIVERS ASPECTS DE LA DOMINANCE.*

La dominance offre des aspects très variés, ce qui est normal dans ces cas complexes de polyhybridisme. Elle ne pose pas de difficultés pour les caractères morphométriques. Tout au long de l'étude comparative des F1 elle a été évaluée avec précision. Les profils graphiques des types structuraux morphométriques (figs. 66-67) la mettent bien en évidence (1).

Mais elle est parfois d'appréciation délicate pour les caractères purement morphologiques en raison du facteur subjectif qui s'attache à toute évaluation de ce genre et risque de la fausser. Il est indispensable pourtant de graduer cette dominance suivant une échelle de valeurs de façon à la rendre plus parlante et à

(1) Construction et utilisation de ces profils graphiques sont simples : les mensurations réelles de l'espèce référence, ici *C. splendens*, portées sur l'axe gauche des ordonnées, permettent de tracer la droite correspondant au caractère référence, ici 10 % de LTo. Les profils graphiques de chaque espèce ou hybride à évaluer, tracés de la même façon sur papiers calques, sont alors superposés à celui de *splendens* de façon à faire coïncider les droites de leurs 10 % respectifs avec celle de *splendens*. Les valeurs relatives au caractère référence de l'axe droit des ordonnées permettent, après calcul rapide, d'évaluer relativement à *splendens* les caractères comparatifs.

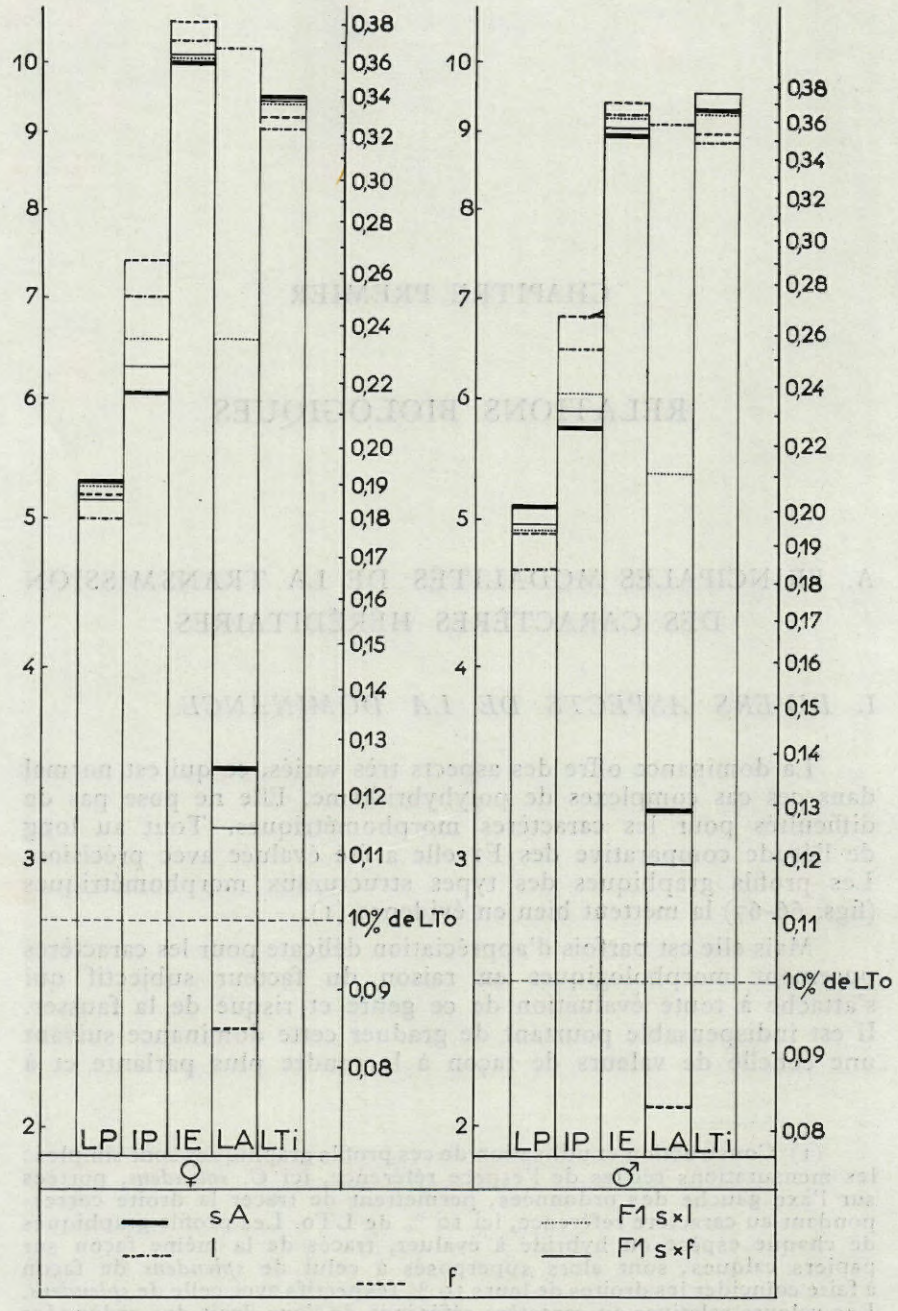


Fig. 66. — Profils graphiques des types structuraux morphométriques de *C. splendens* de l'Aveyron (sA), *lineatus* (l), *auronitens festivus* (f) et des hybrides F1 s × l et s × f. A gauche, valeurs en mm, relatives à l'espèce référence sA; à droite, valeurs relatives au caractère référence LTo. Échelles logarithmiques.

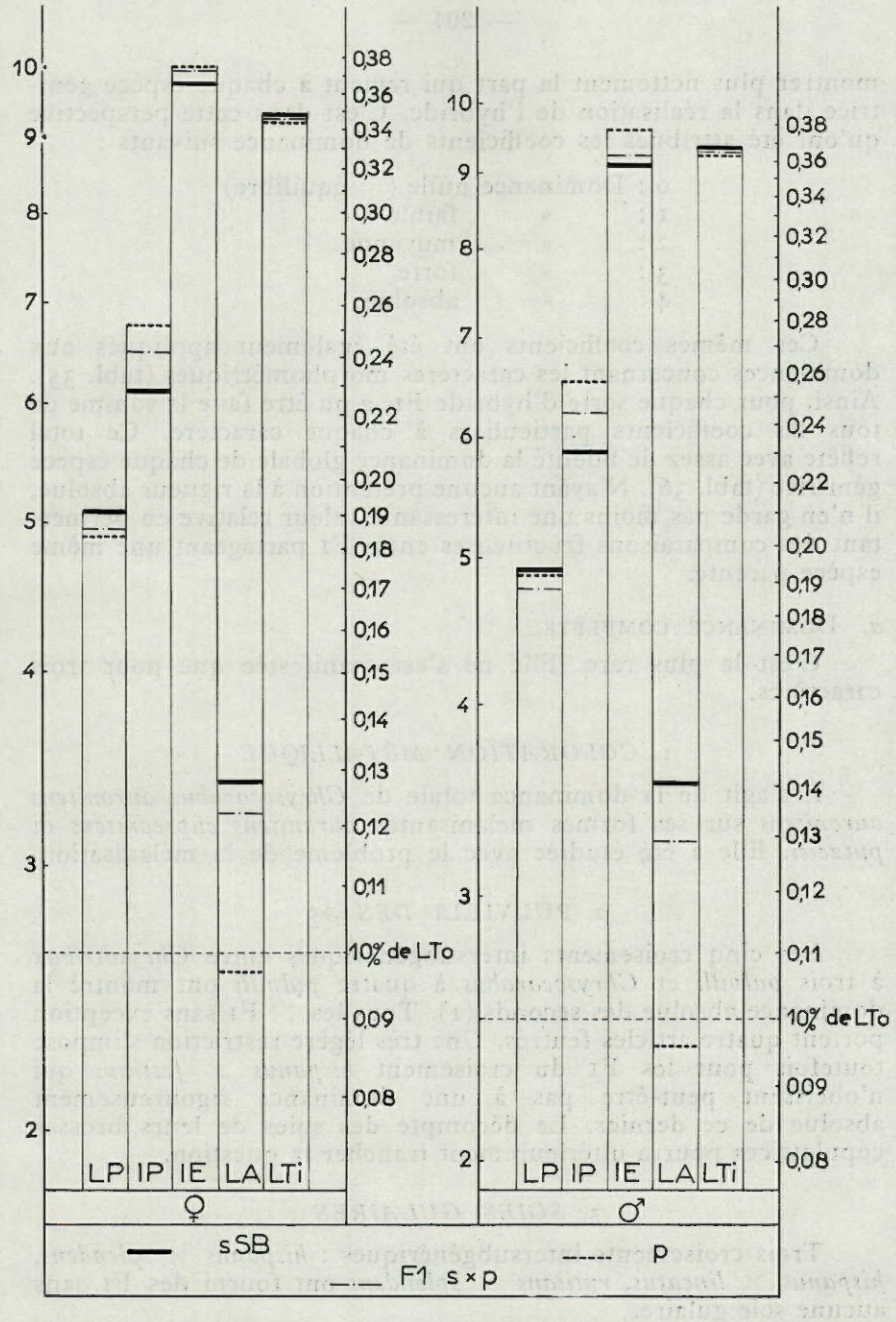


Fig. 67. — Profils graphiques des types structuraux morphométriques de *C. splendens* du Col-St Benoit (s SB), *C. punctatoauratus pseudofestivus* (p) et des hybrides F1 s × p (mêmes dispositions et mêmes échelles qu'à la fig. 66).

montrer plus nettement la part qui revient à chaque espèce génitrice dans la réalisation de l'hybride. C'est dans cette perspective qu'ont été attribués les coefficients de dominance suivants :

0 : Dominance nulle (= équilibre)
1 : » faible
2 : » moyenne
3 : » forte
4 : » absolue.

Ces mêmes coefficients ont été également appliqués aux dominances concernant les caractères morphométriques (tabl. 35). Ainsi, pour chaque sorte d'hybride F1, a pu être faite la somme de tous les coefficients particuliers à chaque caractère. Ce total reflète avec assez de fidélité la dominance globale de chaque espèce génitrice (tabl. 36). N'ayant aucune prétention à la rigueur absolue, il n'en garde pas moins une intéressante valeur relative en permettant des comparaisons fructueuses entre F1 partageant une même espèce parente.

a. DOMINANCE COMPLÈTE.

C'est la plus rare. Elle ne s'est manifestée que pour trois caractères.

1. *COLORATION MÉTALLIQUE*

Il s'agit de la dominance totale de *Chrysocarabus auronitens auronitens* sur ses formes mélanisantes *auronitens cupreonitens* et *putzeisi*. Elle a été étudiée avec le problème de la mélanisation.

2. PULVILLI *DES* ♂♂

Les cinq croisements intersubgénériques entre *Chrysotribax* à trois *pulvilli* et *Chrysocarabus* à quatre *pulvilli* ont montré la dominance absolue des seconds (1). Tous les ♂♂ F1 sans exception portent quatre articles feutrés. Une très légère restriction s'impose toutefois pour les F1 du croisement *hispanus* × *festivus* qui n'obéissent peut-être pas à une dominance rigoureusement absolue de ce dernier. Le décompte des soies de leurs brosses copulatrices pourra ultérieurement trancher la question.

3. *SOIES GULAIRES*

Trois croisements intersubgénériques : *hispanus* × *splendens*, *hispanus* × *lineatus*, *rutilans* × *splendens* ont fourni des F1 sans aucune soie gulaire.

(1) FRADOIS signale par contre la dominance inverse dans son croisement : ♀ *Procrustes coriaceus* × ♂ *Megodontus purpurascens*.

TABLEAU 35

Croisements interspécifiques et intersubgénériques. Caractères morphométriques et morphologiques. Dominances relatives des diverses espèces
(Abréviations spécifiques correspondant a celles des tableaux antérieurs, sauf *so* = *solieri*; 0, 1, 2, 3, 4, coefficients de dominance; inc. : dominance inconstante)

Hybrides			Caractères morphométriques: LTo	lP/LTo	LP/lP	lE/LTo	lE/lP	LTi/LTo	LA/LTo	LTi/LA	Caractères morphologiques: Couleur: Parties métalliq.: Tête + pronotum	Couleur: Parties métalliq.: Elytres	Couleur: Appendices	Tête: Soies gulaires	Tête: Echancrures antennaires ♂	Tête: Palpes labiaux ♂	Tête: Sculpture	Pronotum: Emplacement largeur maxima	Pronotum: Gouttières latérales	Pronotum: Sinuosités latérales	Pronotum: Fossettes	Pronotum: Angles antérieurs	Pronotum: Lobes postérieurs	Pronotum: Sculpture	Élytres: Convexité	Élytres: Epaules	Élytres: Bordures latérales	Élytres: Gouttières latérales	Élytres: Apex élytral	Élytres: Sculpture: Primaires	Élytres: Sculpture: Secondaires + tertiaires	Protarses des ♂	Aile	Sillons ventraux	Pénis
Interspécifiques entre *Chrysocarabus*	*splendens* ×	*lineatus*	*s* 3	*l* 1 (♀) 0 (♂)	*s* 1	*s* 2 (♀) *l* 2 (♂)	*l* 2 (♀) *s* 1 (♂)	*s* 3	*s* 1 (♀) inc. (♂)	*l* 2 (♀) inc. (♂)	*s* 3				*l* 3	*s* 3		0	0	0			*l* 3	*l* 1	*s* 2	0	0	0	0	0			*l* 2		*s* 2
		punctatoauratus pseudofestivus	*s* 3 (♀) *s* 1 (♂)	*p* 1 (♀) 0 (♂)	*p* 1	*p* 3 (♀) *s* 1 (♂)	*p* 1 (♀) *p* 2 (♂)		*s* 3 (♀) *s* 2 (♂)	*s* 3	0		*p* 3				*p* 3	0	*p* 3	0			inc.	*p* 2	inc.					0	*p* 2		*s* 3		0
		auronitens festivus	*s* 3 (♀) *s* 2 (♂)	*s* 3	*s* 2	*s* 1 (♀) *s* 3 (♂)	*s* 1 (♀) *s* 3 (♂)	*s* 4	*s* 3	*s* 3	0		*f* 3		*f* 3		*s* 2	0	0 (♀) *s* 1 (♂)	0	0	0	0	*s* 2	0		0			0	*f* 2		*s* 3		0
	p.a. barthei ×	*lineatus*	*l* 3					*l* 1	*b* 3	0 (♀) *l* 1 (♂)	0		*b* 2		*l* 3	0	0		*l* 3				0	*b* 2		0	0			0			0		0
		auronitens											*a* 3		*a* 3										*a* 5	0				*b* 2	*a* 2				
		solieri × *auronitens festivus*	0		*f* 2			*so* 3	*so* 3	*so* 3	0		*f* 3				0			*so* 3	*f* 3	*so* 3	*f* 3		0					0			*so* 3	*so* 1	
Interspécifiques entre *Chrysotribax*	*hispanus* × *rutilans*	♀*h* × ♂*r*	0								*h* 3	*r* 3			*h* 3		*h* 1				*h* 1			*h* 1				0		*r* 1	0				0
		♀*r* × ♂*h*															*r* 1				*r* 1			*r* 1											
Intersubgénériques	*Chrysotribax hispanus* ×	*splendens*	*s* 1	0	0	0 (♂)	0 (♂)		*h* 1	*h* 1	0			*s* 4			0	0	0 (♀) *s* 1 (♂)	0	0	0 (♀) *s* 1 (♂)	0	0	*s* 1			*s* 3		0		*s* 4	*h* 1		0
		lineatus		*h*2				*h* 4	*h* 2	*h* 2	*l* 3	*h* 3		*l* 4	*h* 2		0	0	*l* 2		0	*l* 4	*h* 2	0	*l* 1			*l* 3	*l* 3 (♀) 0 (♂)	*h* 2		*l* 4	*l* 2		0
		auronitens festivus	0	inc.		inc.			inc.	*h* 2	0	*h* 2	*f* 3	inc.	*f* 3		*h* 2 (♀) 0 (♂)	0	*f* 2	0		*f* 3	0	*h* 3 (♀) *h* 2 (♂)	0	*f* 3		*h* 2		0		*f* 3	0		0
		punctatoauratus barthei	0		inc.				*h* 3		0		*b* 1	*b* 1		*h* 3		*h* 2	*b* 3	0	0		*b* 1	0				*h* 2		0	*h* 3	*b* 4	*h* 1		*h* 2
		Chrysotribax rutilans × *Chrysocarabus splendens*	*r* 3						*s* 1	*r* 1	0			*s* 4	*s* 3	0			0	0	0	*s* 3	0					0		0		*s* 4			0

TABLEAU 36

CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES ET INTERSUBGÉNÉRIQUES.
SOMMES DES DOMINANCES SPÉCIFIQUES ÉTABLIES D'APRÈS LE TABLEAU 35 (IL N'A PAS ÉTÉ TENU COMPTE DES DOMINANCES INCONSTANTES) ET DEGRÉ DE DOMINANCE D'ENSEMBLE DES DIVERSES ESPÈCES.
MÊMES ABRÉVIATIONS QUE DANS LE TABLEAU 35

Hybrides				Dominances								
				Caractères morphométriques			Caractères morphologiques			Ensemble des caractères		
				Nombre de caractères	Sommes des coefficients de dominance	Différences	Nombre de caractères	Sommes des coefficients de dominance	Différences	Nombre total de caractères	Différences totales	Degré de dominance d'ensemble
Interspécifiques	entre *Chrysocarabus* s. str.	*splendens* ×	*lineatus*	8	*s* 10 (♀) *s* 8 (♂) *l* 5 (♀) *l* 2 (♂)	*s* 5 (♀) *s* 6 (♂)	16	*s* 10 *l* 9	*s* 1	24	*s* 6 (♀) *s* 7 (♂)	très faible de *s*
			punctatoauratus pseudofestivus	7	*s* 9 (♀) *s* 7 (♂) *p* 6 (♀) *p* 3 (♂)	*s* 3 (♀) *s* 4 (♂)	11	*s* 3 *p* 13	*p* 10	18	*p* 7 (♀) *p* 6 (♂)	très faible de *p*
			auronitens festivus	8	*s* 20 (♀) *s* 23 (♂) *f* 0 (♀) *f* 0 (♂)	*s* 20 (♀) *s* 23 (♂)	17	*s* 7 (♀) *s* 8 (♂) *f* 8	*f* 1 (♀) 0 (♂)	25	*s* 19 (♀) *s* 23 (♂)	très faible de *s*
		punctatoauratus barthei ×	*lineatus*	4	*b* 3 *l* 4 (♀) *l* 5 (♂)	*l* 1 (♀) *l* 2 (♂)	13	*b* 4 *l* 6	*l* 2	17	*l* 3 (♀) *l* 4 (♂)	subéquilibre
			auronitens				5	*b* 2 *a* 11	*a* 9	5	*a* 9	presque moyenne de *a*
		solieri × *auronitens festivus*		5	*so* 9 *f* 2	*so* 7	10	*so* 10 *f* 9	*so* 1	15	*so* 8	faible de *so*
	entre *Chrysotribax*	♀ *hispanus* × ♂ *rutilans*					10	*h* 9 *r* 4	*h* 5	10	*h* 5	très faible de *h*
		♀ *rutilans* × ♂ *hispanus*					10	*h* 6 *r* 7	*r* 1	10	*r* 1	subéquilibre
Intersubgénériques	*Chrysotribax hispanus* × *Chrysocarabus*		*splendens*	7	*h* 2 *s* 1	*h* 1	16	*h* 1 *s* 12 (♀) *s* 14 (♂)	*s* 11 (♀) *s* 13 (♂)	23	*s* 10 (♀) *s* 12 (♂)	faible de *s*
			lineatus	4	*h* 10 *l* 0	*h* 10	18	*h* 9 *l* 26 (♀) *l* 23 (♂)	*l* 17 (♀) *l* 14 (♂)	22	*l* 7 (♀) *l* 4 (♂)	très faible de *l*
			auronitens festivus	2	*h* 2 *f* 0	*h* 2	18	*h* 9 (♀) *h* 6 (♂) *f* 17	*f* 8 (♀) *f* 11 (♂)	20	*f* 6 (♀) *f* 9 (♂)	très faible de *f*
			punctatoauratus barthei	2	*h* 3 *b* 0	*h* 3	17	*h* 13 *b* 10	*h* 3	19	*h* 6	très faible de *h*
	Chrysotribax rutilans × *Chrysocarabus splendens*			3	*r* 4 *s* 1	*r* 3	13	*r* 0 *s* 14	*s* 14	16	*s* 11	faible de *s*

b. DOMINANCE RELATIVE (= INCOMPLÈTE).

Elle touche un nombre très notable de caractères morphométriques et morphologiques aussi variés que la taille, la couleur, les proportions, la forme, la sculpture d'organes ou de parties d'organes; divers degrés s'y observent :

1. *DOMINANCE FORTE*

Un très bon exemple en est fourni par la couleur des appendices quand s'affrontent le noir et le rouge. Dans tous les croisements, interspécifiques ou intersubgénériques, la couleur rouge domine fortement la noire. Seule la dominance de la couleur brune du tibia de *barthei* est moyenne ou faible.

Les échancrures antennaires des ♂♂ F1 de *Chrysocarabus* s. str. combinés entre eux entrent également dans cette catégorie. A l'intérieur de ce sous-genre, les antennes échancrées sont fortement dominées par les antennes simples.

Illustrent bien également ce type de dominance la taille de *splendens* qui marque une forte dominance d'ensemble vis-à-vis des autres *Chrysocarabus* s. str. ainsi que la dominance presque générale du tibia long sur le tibia court.

2. *DOMINANCE MOYENNE*

Elle est remarquable dans beaucoup de cas de sculpture du pronotum et des élytres (*Chrysocarabus* s. str. entre eux) on la rencontre aussi dans la morphologie alaire et pénienne.

3. *DOMINANCE FAIBLE*

Les exemples les plus nets en sont fournis par les hybrides intersubgénériques (LA/LTo, LTi/LA, forme de l'aile, convexité élytrale, etc). Mais des bâtards interspécifiques la présentent aussi (valeurs structurales et indices divers, sculpture du pronotum).

c. DOMINANCE NULLE (= ÉQUILIBRE = CO-DOMINANCE).

Il est frappant de constater que ce sont presque exclusivement des caractères de pure morphologie qui entrent dans cette catégorie. Cela tient naturellement à l'insuffisance de rigueur des appréciations non basées sur des mesures (1). Au fur et à mesure

(1) Notons en particulier la difficulté d'évaluation exacte des caractères chromatiques, les plus soumis aux incidences des appréciations individuelles : entre une absence totale de dominance et une dominance très atténuée, il est pratiquement impossible de se prononcer.

que des caractères morphologiques deviendront morphométriques le nombre de cas d'équilibre diminuera sûrement.

Quoi qu'il en soit, on peut constater que l'absence de dominance est particulièrement nette dans la majorité des cas de couleurs métalliques, de morphologie pronotale, élytrale et pénienne, de sculpture élytrale. De très bons exemples en ont été fournis au cours de l'étude de croisements avec participation de formes mélanisantes (*solieri bonneti* et *clairi*, *lineatus fuliginosus*, *festivus violaceopurpureus*).

d. DOMINANCE INCONSTANTE.

Dans certains croisements on a pu noter une certaine hétérogénéité de la F1 pour tel ou tel caractère. Cette multiformité résulte d'une inconstance de dominance. Parmi les cas les plus remarquables il faut citer les F1 interspécifiques *splendens* × *pseudofestivus* et intersubgénériques *hispanus* × *festivus*.

Les raisons de cette inconstance n'ont pu dans ce travail être analysées. Elle peut résulter d'une hétérozygotie parentale, d'une altération de l'expressivité, de l'action différentielle de gènes modificateurs. L'hétérozygotie doit à mon sens y jouer un rôle important car les hybrides interspécifiques et à *fortiori* intersubgénériques combinent parfois des géniteurs largement hétérozygotes pour certains caractères, car ils appartiennent à des espèces dont la variabilité est élevée.

e. DOMINANCE VARIABLE SUIVANT LE SEXE.

L'étude morphométrique des hybrides interspécifiques des trois croisements *splendens* × *lineatus*, *splendens* × *pseudofestivus*, *splendens* × *festivus* fait ressortir des différences de dominance entre F1 de même portée mais de sexe opposé. Ces différences peuvent n'être que de faible amplitude (LA/LTo du croisement *splendens* × *pseudofestivus*) mais parfois au contraire elles sont assez sensibles pour inverser le sens de la dominance d'un sexe à l'autre (lE/LTo, lE/lP du croisement *splendens* × *lineatus*).

S'agit-il là de cas d'hérédité liée au sexe ou de manifestations de pénétrance et d'expressivité? En l'absence d'hybrides réciproques des diverses générations il me paraît sage de réserver la réponse.

f. DOMINANCE VARIABLE SUIVANT LE SENS DU CROISEMENT.

Il est regrettable que les circonstances ne me permettent pas encore de traiter en profondeur cette très importante question. Des produits réciproques n'ont en effet été obtenus que dans

deux croisements seulement : *splendens* × *lineatus* et *hispanus* × *rutilans* et seuls les F1 de cette dernière combinaison ont pu être étudiés. Il est dommage que les géniteurs de ce dernier croisement soient morphométriquement très voisins, car la seule comparaison morphologique n'arrive à faire ressortir entre bâtards réciproques que de menues différences. Elles sont relatives à la sculpture de la tête et du pronotum, ainsi qu'aux fossettes. Pour chacun de ces caractères les ♀♀ F1 ressemblent davantage à leur mère qu'à leur père.

Il est logique d'attribuer ces faits à une manifestation de matroclinie cytoplasmique.

II. *DÉTERMINISME POLYFACTORIEL DES CARACTÈRES.*

Il a été mis plus haut en évidence, à propos de la mélanisation. Or cette dernière ne représentant qu'un cas particulier de la coloration, il est normal que le processus polyfactoriel embrasse l'ensemble des couleurs métalliques. La preuve en est facile à tirer de la diversité chromatique des produits F2 P et F3 du croisement *splendens* × *lineatus*; cette variation s'explique aisément par l'interaction de plusieurs facteurs.

Ce déterminisme joue également pour la coloration des appendices. Ainsi s'explique par exemple que les articles du produit F2 *s* du croisement *splendens* × *pseudofestivus* soient plus sombres que ceux de sa mère F1.

Mais d'autres caractères que la couleur obéissent à un déterminisme de ce genre, aussi divers que la profondeur des échancrures antennaires des ♂♂, la longueur et la forme de l'aile, la morphologie de l'apex pénien, etc. Pour tous ces organes, ces caractères, considérés chez les F2 P et F3, ne reproduisent fidèlement ni le type parental, ni le type F1, mais se placent plus ou moins entre celui-ci et celui-là. Autant d'indices que chaque caractère est commandé par plus d'un facteur.

Lorsqu'il sera possible, sur ce matériel difficile, de suivre dans le détail les jeux factoriels, on arrivera sans doute à la conclusion que dans ces croisements interspécifiques tous les caractères tombent sous le coup d'un tel déterminisme.

III. *LIAISON ENTRE FACTEURS.*

Un bon exemple de ce phénomène est fourni par le conditionnement de l'érythrisme du scape et des cuisses de certaines espèces (*auronitens* et *pseudofestivus*). Les hybrides *rufinos* de tous les croisements auxquels ont participé ces deux insectes ont tous sans exception présenté simultanément scape et cuisses rouges. Chez aucun bâtard ces deux caractères ne se sont dissociés. Aucun insecte à cuisses noires et scape rouge, ou inversement, n'a apparu. Les facteurs d'érythrisme du scape et des cuisses sont donc ici liés et indemnes de toute atteinte de crossing-over.

Il est intéressant de noter qu'en dehors des *Chrysocarabus* cette liaison des facteurs de rufinisme du scape et des cuisses se retrouve identiquement chez d'autres genres de Carabes, à titre normal ou exceptionnel; mais elle peut être parfois rompue. Le meilleur exemple en est fourni par certaines formes de *Carabus* (s. str.) *cancellatus* Illig.

Les conclusions relatives aux principales modalités de la dominance ressortent aisément des tableaux 35-36 et figs. 66-67.

Elle varie amplement d'un caractère à l'autre à l'intérieur d'un même croisement et aussi d'un croisement à l'autre pour le même caractère. C'est naturellement dans ce dernier cadre que s'inscrivent les remarques les plus intéressantes. Un exemple de choix est celui des échancrures antennaires. L'antenne simple domine l'antenne échancrée chez les *Chrysocarabus* s. str.; c'est l'inverse chez les *Chrysotribax*; entre *Chrysocarabus* s. str. et *Chrysotribax* s'observent des variations suivant le croisement. C'est ainsi que l'antenne échancrée peut dominer (*splendens* × *rutilans*, *lineatus* × *hispanus*) ou être récessive (*hispanus* × *festivus*).

La dominance quant à la longueur de l'aile fait ressortir le caractère « fort » d'*hispanus*, qui prime plus ou moins toutes les autres espèces, et le caractère « faible » d'*auronitens* et de *lineatus*. La récessivité de ces deux derniers, l'un à aile très courte, l'autre à aile relativement longue, est intéressante car elle montre que contrairement à ce qui se passe chez d'autres Ordres d'insectes, un certain type d'aile ne se comporte pas uniformément vis-à-vis de tous les autres.

D'une façon générale, en élargissant l'horizon, on remarque que malgré de fortes dominances manifestées çà et là pour tel caractère, les F1 tournent en définitive pour l'ensemble de leurs traits morphométriques et morphologiques autour d'un phénotype globla assez équilibré entre les espèces parentes et ne s'en écartent

guère (1). Ainsi s'expliquent certaines ressemblances superficielles entre quelques bâtards de croisements différents, tels par exemple ceux de *splendens* × *festivus* et *splendens* × *pseudofestivus*, ou encore d'*hispanus* × *festivus* et *hispanus* × *barthei*.

Cependant la comparaison des sommes des coefficients de dominance (tabl. 36) fait toujours apparaître une légère dominance de l'une des deux espèces génitrices.

La confrontation des comportements génétiques et des positions systématiques traditionnelles constitue l'un des pôles les plus intéressants de cette question. Envisagés sous cet angle les résultats s'ordonnent selon les grandes lignes suivantes :

— Aucune espèce ne s'impose à toutes les autres. *Cc. splendens* y arrive presque, en dominant les *Chrysotribax* et les *Chrysocarabus*, sauf *pseudofestivus*. Malgré cette restriction, il peut être considéré comme espèce globalement « forte ». Cette emprise de *splendens*, un peu plus accusée vis-à-vis de *festivus*, est généralement perceptible à l'œil. A l'opposé, *barthei*, récessif devant *hispanus*, *lineatus* et *auronitens*, et, à un degré un peu moindre, *rutilans*, peuvent être tenus pour « faibles ».

— On constate une légère récessivité d'ensemble des *Chrysotribax* par rapport aux *Chrysocarabus* s. str., sauf *barthei*. Mais les caractères différentiels majeurs entre les deux sous-genres (soies gulaires, *pulvilli*) attestent la très forte dominance des seconds sur les premiers.

— Deux espèces morphologiquement voisines peuvent présenter des comportements génétiques différents : c'est ainsi que *festivus* s'incline devant *splendens* qui cède à *pseudofestivus*.

— Enfin deux sous-espèces de la même espèce peuvent différer notablement de comportement : *punctatoauratus barthei* et *pseudofestivus* par exemple.

B. COLLABORATION INTERSPÉCIFIQUE

I. *ATTRACTION SEXUELLE.*

a. Accouplements homospécifiques.

A la période favorable, c'est-à-dire au printemps chez les espèces étudiées, certains ♂♂ s'accouplent immédiatement avec la première ♀ homologue rencontrée. L'appétit sexuel est parfois si lancinant que le ♂ bondit littéralement sur la partenaire et

(1) Contrairement à l'opinion de de Lapouge « Tous les hybrides ou métis connus ont une tendance à reproduire avec insistance les caractères d'un seul des parents, l'autre n'intervenant que pour des détails morphologiques secondaires » (*Genera Insectorum*, I,11).

la pourchasse activement si elle se dérobe. Ce comportement paroxysmal est évidemment favorable au maintien de certaines espèces rarissimes. La première rencontre risquant d'être aussi la dernière, elle doit être décisive.

Mais dans d'autres cas, lorsque sont mis en présence des individus des deux sexes, il ne se passe rien. Si le fait se produit dans le milieu naturel, chacun s'en va de son côté, emportant dans ses flancs une occasion perdue. Au contraire, s'il advient au laboratoire, les choses tournent parfois autrement, car les ♂♂ insensibles maintenus longuement dans un espace restreint en compagnie de ♀♀ préalablement délaissées, peuvent au bout d'un temps plus ou moins long, à force de les retrouver sur leur passage, s'intéresser à elles. et entreprendre même la copulation.

Chez les espèces étudiées, il ne semble pas y avoir repérage lointain du partenaire. Le sens visuel me paraît jouer un rôle bien effacé sinon nul. Le déclenchement des réflexes copulateurs du ♂ est déterminé par l'olfaction et surtout le toucher de la ♀. La mobilité de cette dernière est un facteur favorisant. Si le couple se trouve nez à nez, l'impulsion sexuelle est plus faible que si le ♂ aborde la ♀ par derrière.

Tantôt l'intérêt du ♂ pour la ♀ peut être faible au début, puis augmenter à chaque rencontre, pour aboutir à la pariade comme si le seuil de la dynamique d'accouplement n'était atteint que par une sommation d'actions et de réactions stimulantes, tantôt au contraire l'accouplement peut se produire brusquement, après que le ♂ n'ait manifesté qu'un penchant fruste et bref pour la ♀.

Bien entendu, l'acquiescement de cette dernière entre en ligne de compte pour la copulation. Il s'exprime d'abord par l'acceptation prolongée du ♂ sur son dos, ensuite par l'évagination des derniers somites abdominaux qui vont à la rencontre du pénis. Il est assez souvent difficile d'apprécier exactement le degré de consentement de la ♀ qui tarde plus ou moins à effectuer les mouvements de coaptation sexuelle. Pour cette raison et aussi parce que le ♂ joue dans l'accouplement le rôle le plus actif et le plus spectaculaire la mise au point qui va suivre sera consacrée au comportement de ce dernier sexe. Seuls seront retenus quelques exemples particulièrement démonstratifs.

b. Accouplements hétérospécifiques.

Le comportement sexuel de ♂♂ vis-à-vis de ♀♀ non homologues, fondement même de l'édifice de l'hybridation interspécifique, entre dans le cadre des aberrations sexuelles. La rencontre de quelques hybrides naturels montre que ces déviations peuvent se

produire spontanément. Mais dans la perspective d'une étude expérimentale elles peuvent être organisées, dirigées et exploitées au mieux. Au cours des présentes recherches les insectes étudiés se sont prêtés de façons très diverses à ce traitement. Cette diversité découle de certains facteurs essentiels : nature spécifique du couple, permutation des sexes, âge des géniteurs. Il est d'autre part très naturel que le comportement d'insectes tiraillés entre deux forces, l'impulsion sexuelle et le sens spécifique, aboutisse à un nombre notable de variantes.

1. *VARIATIONS AVEC LES ESPÈCES*

Prépondérance de l'impulsion sexuelle.

Elle s'est traduite dans mes élevages par de nombreux accouplements hétérospécifiques dont les déroulements ont mimé la plupart du temps exactement ceux des unions homospécifiques. C'est ainsi, on l'a vu plus haut, qu'entre *Chrysotribax*, qu'entre *Chrysocarabus* s. str. et aussi qu'entre *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* s. str. de nombreux accouplements ont été observés. Même *Chrysocarabus solieri*, sur le particularisme duquel on insistera plus loin, a consenti à s'apparier avec les autres *Chrysocarabus*, ainsi qu'avec des *Chrysotribax*.

Comme dans les confrontations homospécifiques l'influence du contact est déterminante pour le déclenchement de l'acte copulateur : trois ♀♀ *rutilans perignitus* sont réunies avec trois ♂♂ *hispanus*. Dès que l'un de ceux-ci touche une ♀, il s'accouple immédiatement. Au bout d'un instant les trois paires sont en copulation.

Certains couples copulent solidement sans se soucier des allées et venues des autres insectes. Il en est qui résistent aux manœuvres d'autres ♂♂ travaillant furieusement à se substituer à ceux qui sont déjà en place. Il m'est arrivé quelquefois de transvaser à la main certains de ces couples bien coaptés sans provoquer leur séparation. D'autres au contraire ne sont unis que par des liens fragiles que suffit à dénouer la proximité mouvante d'autres insectes. Mais l'impulsion sexuelle est parfois suffisamment forte et durable pour susciter chez un couple désuni un prompt renouvellement de pariade.

La réussite requiert toutefois certaines circonstances favorables : l'époque en premier lieu. La marge de durée de l'activité sexuelle est assez faible; outrepassées ses limites, un ♂ ne tente plus de s'accoupler, même avec une ♀ homospécifique. Les conditions de milieu et de nutrition interviennent aussi. Ventre trop plein n'appelle pas forcément prouesses génésiques.

Prépondérance du sens spécifique.

* *Refus de ♀♀ hétérospécifiques par les ♂♂ qui acceptent des ♀♀ homospécifiques.*

Croisements interspécifiques.

Des ♀♀ *solieri* et des ♂♂ *splendens* sont réunis. Il ne se passe rien. L'introduction d'une ♀ *splendens* entraîne un accouplement homospécifique immédiat.

Croisements intersubgénériques.

Une expérience analogue associe des ♀♀ *hispanus* et des ♂♂ *festivus*. On constate une désaffection généralisée des seconds pour les premières. A peine note-t-on quelques sursauts de la part de certains ♂♂ au contact de ces dernières. L'addition d'une ♀ *festivus* dans l'enceinte aboutit à une union homospécifique instantanée.

Croisements intergénériques.

C'est surtout lorsqu'intervient *Chaetocarabus intricatus* que se manifeste le plus ostensiblement le refus des ♂♂. Cette espèce garde ses distances sexuelles avec toutes les autres. Le seul Carabe avec lequel il m'ait été donné de la voir en pariade est *hispanus*. Encore doit-on ajouter que même avec ce dernier partenaire les accouplements sont rares, surtout dans le sens ♀♀ *intricatus* × ♂♂ *hispanus*. Plus haut a été signalé le cas d'une ♀ *splendens* ayant pondu à la suite de son association avec *Ch. intricatus* ♂; cette ♀ doit avoir été couverte par ce ♂, car je n'ai jamais vu dans mes élevages une ♀ pondre sans qu'elle n'ait préalablement copulé.

* *Manifestations différentielles du sens spécifique.*

Il est intéressant d'étudier le comportement d'un même ♂ vis-à-vis de plusieurs ♀♀ hétérospécifiques à des degrés divers. L'expérience suivante, étudiant les réactions de *Chrysotribax* ♂♂ en face de ♀♀ de *Chaetocarabus*, *Chrysocarabus* et *Chrysotribax* me paraît particulièrement intéressante par ses résultats.

Des ♀♀ *intricatus* et des ♂♂ *hispanus* sont d'abord réunis. Aucune réaction visible des ♂♂ qui rencontrent et coudoient pourtant les ♀♀ à tout instant. Deux ♀♀ *rutilans perignitus* sont alors introduites dans le *copulatorium*. Deux ♂♂ *hispanus* s'accouplent tout de suite avec ces dernières. L'entrée en lice au bout de demi-heure d'une nouvelle ♀ *rutilans perignitus* déclenche un nouveau et prompt accouplement. Deux heures après, la participation d'une ♀ *solieri bonneti* entraîne un essai instantané d'accouplement

de la part d'un premier ♂; ce dernier n'ayant pas abouti, un second y parvient à sa place sans délai. D'autres ♂♂ s'efforcent alors de séparer le couple pour s'installer à la place du ♂ en coït.

* *Transfert du sens spécifique sur d'autres ♂♂ : homosexualité.*

Assez fréquemment le sens spécifique est d'une telle intensité que pour s'assouvir à tout prix il en arrive à s'égarer dans des inversions de comportement : des ♂♂ essayent de copuler entre eux, en présence de ♀♀ hétérospécifiques. Ces excès peuvent s'accomplir suivant deux modalités :

Homosexualité homospécifique.

Un ♂ *solieri* après avoir tenté de s'accoupler avec une ♀ *lineatus* en fait autant avec un autre ♂ *solieri*.

Un ♂ *hispanus* se comporte de même avec un ♂ de sa propre espèce, devant des ♀♀ *splendens*.

Plusieurs ♂ *auronitens* font des efforts pour s'accoupler entre eux, les uns à côté de ♀♀ *hispanus*, les autres à proximité de ♀♀ *barthei*.

Un faux couple d'*hispanus* ♂♂ cherche, avec insistance et à deux reprises, à se former dans une enceinte qui contient des *intricatus* ♀♀.

Une ♀ trispécifique *lineatus* × *splendens* × *auronitens* est délaissée par les ♂♂ *barthei* auxquels elle a été proposée, mais plusieurs de ces ♂♂ entreprennent entre eux des copulations.

Homosexualité hétérospécifique.

Des ♀♀ *solieri* étant réunies avec des ♂♂ *lineatus lateralis barthei*, *festivus* et *splendens*, un ♂ *festivus* est surpris recherchant l'accouplement avec un ♂ *splendens*.

Une ♀ F1 (*lineatus* × *splendens*) ayant reçu pour partenaires des ♂♂ de *cupreonitens*, *festivus*, *barthei* et *hispanus*, aucun de ces derniers ne montre pour elle d'intérêt particulier, mais un ♂ *hispanus* tente à plusieurs reprises de copuler avec un ♂ *festivus*.

2. *VARIATIONS AVEC LE SENS DU CROISEMENT*

Des accouplements hétérospécifiques se sont produits parfois plus volontiers dans un sens que dans l'autre; par exemple dans les croisements : *splendens* × *festivus*, *splendens* × *pseudofestivus* et *hispanus* × *festivus* ils se sont mieux faits dans le sens : ♀ *splendens* × ♂ *festivus*, ♀ *splendens* × ♂ *pseudofestivus*, ♀ *hispanus* × ♂ *festivus*. Peut-être la disproportion des tailles est-elle moins gênante entre un petit ♂ et une grande ♀ que dans la combinaison inverse.

3. *VARIATIONS AVEC L'AGE DES GÉNITEURS*

J'ai pu constater plusieurs fois que l'âge avancé de certaines ♀♀ n'a aucunement émoussé l'ardeur copulatrice de jeunes ♂♂ hétérospécifiques. Certains ♂♂ de deux ou trois ans ont d'autre part, malgré leur vieillesse, copulé de la même manière que des ♂♂ jeunes.

De l'ensemble de ces faits il est aisé d'extraire des conclusions générales :

Ainsi que le remarque PAULIAN chez les Coléoptères « les ♂♂ reconnaissent les ♀♀ et savent distinguer entre ♀♀ d'espèces voisines ». Sans aller jusqu'à dire que les Carabes étudiés font leur taxonomie, il n'en faut pas moins remarquer qu'ils marquent une répugnance caractérisée à sortir du cadre générique pour accomplir l'acte sexuel. Obligé d'opter entre ♀♀ hétérospécifiques, le ♂ travaillé par l'irrésistible force copulatrice choisit, entre deux maux, le moindre, refusant une ♀ hétérogénérique pour se rabattre sur une ♀ homogénérique. Je n'ai relevé, au cours de mes expériences, aucun indice bien caractérisé que les Carabes étudiés établissent un plan de clivage net entre *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* s. str.

En tout cas, l'ancienne et amusante comparaison entre les voies génitales ♀♀ et une serrure d'une part, le pénis et la clé complémentaire d'autre part, pour aussi séduisante qu'elle soit, ne correspond pas à la réalité chez les insectes étudiés. Et si l'on veut rester dans le domaine de la serrurerie, il faut assimiler le pénis d'un ♂ à un passe-partout ouvrant toutes les serrures de plusieurs paliers.

II. *FERTILITÉ ET STÉRILITÉ DES COUPLES HÉTÉROSPÉCIFIQUES.*

La première partie de ce travail a déjà mis en lumière la grande variété de leurs aptitudes sexuelles. Cette diversité dépend de la nature des espèces génitrices, du sens du croisement, de l'âge des géniteurs. Il est indispensable maintenant de rassembler, d'ordonner tous ces résultats dispersés et d'en tirer les conclusions.

a. VARIATIONS AVEC LA NATURE DES ESPÈCES GÉNITRICES (tabl. 37, fig. 68).

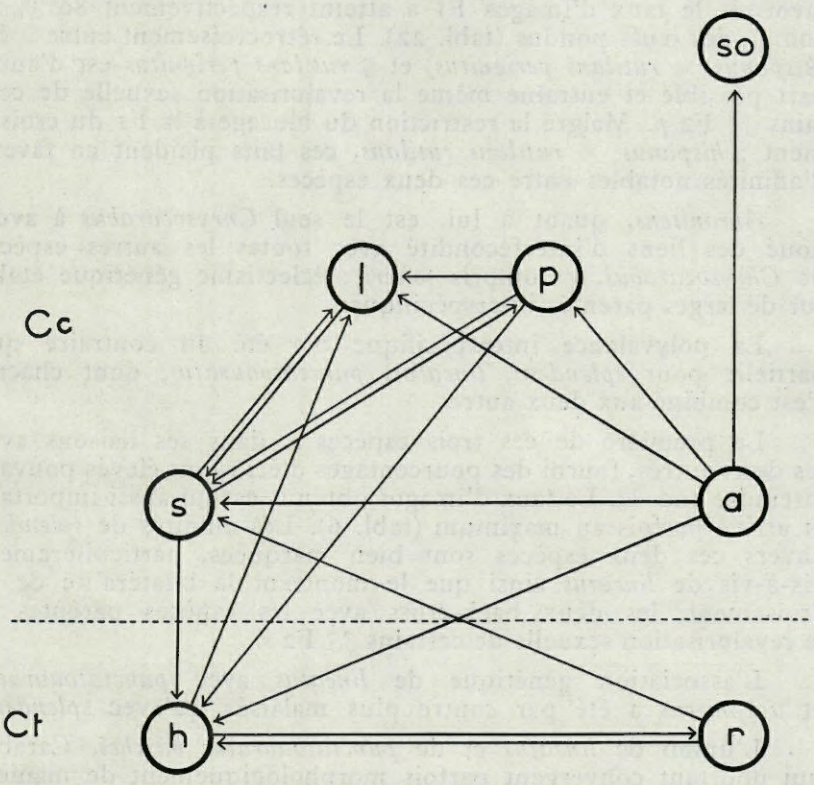


Fig. 68. — Liaisons génétiques positives, naturelles et expérimentales, entre *Chrysocarabus* Cc (a : *auronitens*, l : *lineatus*, p : *punctatoauratus*, s : *splendens*, *so* : *solieri*) et Chrysotribax Ct (h : *hispanus*, r : *rutilans*). Les flèches, dirigées dans le sens ♂→♀, traduisent toutes les possibilités réceptrices des ovules et organisatrices des spermatozoïdes des diverses espèces combinées.

1. *ESPÈCES MICTIQUES*

Polyvalentes.

* *Polyvalence interspécifique.*

Elle est totale pour les *Chrysotribax* et *Chrysocarabus auronitens*.

Les deux *Chrysotribax* se croisent dans les deux sens, qu'il s'agisse de *rutilans* unicolores ou bicolores. L'ovule d'*hispanus* est ainsi organisé par le spermatozoïde de *rutilans* et inversement.

L'hybridation entre *Chrysotribax* est probablement la moins difficile parmi ces Carabes. Chez deux couples particulièrement favorisés le taux d'imagos F1 a atteint respectivement 80 % et 100 % des œufs pondus (tabl. 22). Le rétrocroisement entre ♀ F1 (*hispanus* × *rutilans perignitus*) et ♂ *rutilans perignitus* est d'autre part possible et entraîne même la revalorisation sexuelle de certains ♂♂ F2 *p*. Malgré la restriction du blocage à la F1 du croisement : *hispanus* × *rutilans rutilans*, ces faits plaident en faveur d'affinités notables entre ces deux espèces.

Auronitens, quant à lui, est le seul *Chrysocarabus* à avoir noué des liens d'interfécondité avec toutes les autres espèces de *Chrysocarabus*, y compris *solieri* : éclectisme génétique établi sur de larges parentés interspécifiques.

La polyvalence interspécifique n'a été au contraire que partielle pour *splendens*, *lineatus*, *punctatoauratus*, dont chacun s'est combiné aux deux autres.

La première de ces trois espèces a, dans ses liaisons avec les deux autres, fourni des pourcentages d'éclosions élevés pouvant atteindre 100 %. Le taux d'imagos obtenus est lui aussi important et arrive parfois au maximum (tabl. 6). Les affinités de *splendens* envers ces deux espèces sont bien marquées, particulièrement vis-à-vis de *lineatus* ainsi que le montrent la bilatéralité de ce croisement, les deux back-cross avec les espèces parentes et la revalorisation sexuelle de certains ♂♂ F2 *s*.

L'association génétique de *lineatus* avec *punctatoauratus* et *auronitens* a été par contre plus malaisée qu'avec *splendens*.

L'union de *lineatus* et de *punctatoauratus barthei*, Carabes qui pourtant convergent parfois morphologiquement de manière assez sensible (1), s'est cependant traduite par une ponte bien pauvre et la moitié des larves sont mortes en chemin.

Le déchet larvaire a été encore plus lourd lors du croisement *lineatus* × *auronitens* puisque 27 % d'imagos seulement ont été recueillis par rapport aux larves et 12 % seulement relativement aux œufs pondus (2).

Quant à la combinaison *punctatoauratus barthei* × *auronitens* qui apparie deux Carabes pourtant morphologiquement voisins, elle n'a pas exprimé un taux de réussite élevé.

---

(1) Un bon exemple en est donné par la mère de mon croisement *lineatus* × *hispanus*.

(2) Il convient toutefois de noter que RAYNAUD, lors du même croisement, a obtenu 63 % d'imagos par rapport aux œufs pondus.

* *Polyvalence intersubgénérique.*

Elle n'est totale que pour *Chyrsocarabus splendens* qui échange des gènes avec les deux espèces de *Chyrotribax*, poussant même jusqu'aux rétrocroisements positifs avec *hispanus*.

Elle se montre très large pour *Chrysotribax hispanus*, compatible avec quatre espèces de *Chrysocarabus* s. str. : *splendens*, *lineatus*, *punctatoauratus*, *auronitens*; médiocre pour ces trois dernières espèces, réfractaires avec *rutilans*; très étroite enfin pour ce dernier qui n'admet que *splendens* parmi les *Chrysocarabus* s. str.

Le pourcentage d'imagos par rapport aux larves varie sensiblement d'un croisement à l'autre. Par exemple, lors des unions avec *hispanus* il s'est élevé à 100 % (*punctatoauratus barthei*), 66 % (*splendens*), 62 % (*auronitens festivus*) et 47 % seulement avec *lineatus* en raison d'une mortalité larvaire élevée (tabl. 26). D'une façon générale également le pourcentage d'œufs stériles ou avortés est plus élevé que pour les croisements interspécifiques; toutefois malgré une ponte dérisoire on voit ce taux atteindre 100 % chez la ♀ *splendens* fécondée par un ♂ *rutilans*.

Monovalentes.

Il n'en est qu'une : *solieri*.

Ce carabe tient sur le plan génétique toutes les promesses que lui confèrent ses caractères anatomiques et zoogéographiques particuliers. Malgré un nombre élevé de confrontations très variées dont certaines répétées inlassablement durant des années, cette espèce n'a jusqu'à présent échangé de facteurs qu'avec le seul *auronitens festivus*. Maigre succès on l'a vu, qu'un seul imago mal formé, précocement éteint. De tous les *Chrysocarabus*, *solieri* est donc, et de loin, l'espèce génétiquement le plus à l'écart.

2. *ESPÈCES AMICTIQUES*

Ici se place *Chaetocarabus intricatus*. Quelles que soient les combinaisons essayées avec ce Carabe elles sont restées négatives. Complet apparaît donc l'isolement génétique de cette espèce singulière.

b. VARIATIONS AVEC LE SENS DU CROISEMENT (tabl. 37, fig. 68).

Il a chez ces insectes une importance considérable, car la réussite dépend de lui dans un grand nombre de cas.

1. *CROISEMENTS PRODUCTIFS DANS LES DEUX SENS*

Ils relèvent tous d'unions interspécifiques, soit de *Chrysotribax* (*hispanus* × *rutilans perignitus*) soit de *Chrysocarabus* (*splendens* × *lineatus*, *splendens* × *punctatoauratus*). Dans ces cas les réussites apparaissent égales dans les deux sens. Aucun croisement intersubgénérique n'a pu jusqu'à présent être réussi bilatéralement.

La combinaison *splendens* × *punctatoauratus* représente un cas particulier. Elle a été en effet réalisée dans les deux sens, mais avec deux sous-espèces différentes de *punctatoauratus* : ♀ *splendens* × ♂ *pseudofestivus* et ♀ *barthei* × ♂ *splendens* (RAYNAUD). De nouvelles recherches permettront de savoir si ces deux sous-espèces sont interchangeables en toutes circonstances, ce qui n'est pas du tout sûr.

2. *CROISEMENTS PRODUCTIFS DANS UN SEUL SENS*

C'est le cas le plus répandu. Il concerne plusieurs unions entre *Chrysocarabus* s. str. (♀ *splendens* × ♂ *auronitens festivus*, ♀ *lineatus* × ♂ *punctatoauratus barthei*, ♀ *lineatus* × ♂ *auronitens*, ♀ *barthei* × ♂ *auronitens*, ♀ *solieri* × ♂ *festivus*) et toutes les associations intersubgénériques sans exception (♀ *hispanus* × ♂ *splendens*, ♀ *hispanus* × ♂ *barthei*, ♀ *hispanus* × ♂ *festivus*, ♀ *lineatus* × ♂ *hispanus*, ♀ *rutilans* × ♂ *splendens*).

La proportion très réduite de réussites bilatérales est extrêmement regrettable car elle restreint considérablement l'étude comparée d'hybrides réciproques, chapitre essentiel de la génétique.

Ces faits de collaboration orientée ne font que s'ajouter à une liste déjà longue de cas analogues, depuis longtemps classique, aussi bien chez les Invertébrés que chez les Vertébrés.

c. AGE DES GÉNITEURS.

FRADOIS pose comme « grand principe » de l'élevage des Carabes qu'il est « indispensable que les couples soient formés d'individus jeunes, il faut rejeter impitoyablement tous les insectes paraissant vieillis et usés ». Il me semble qu'en la circonstance cet auteur est trop strict. Si j'avais suivi à la lettre ces conseils rigoureux un certain nombre d'hybrides réussis en faisant confiance à des ♀♀ âgées n'auraient peut-être pas encore vu le jour.

Parmi tous les exemples de génitrices s'étant améliorées avec l'âge, je détache comme particulièrement suggestifs :

TABLEAU 37

RÉCAPITULATION DES RÉSULTATS DES DIVERS CROISEMENTS, POSITIFS AVEC IMAGOS (+), POSITIFS AVEC LARVES (+L), NÉGATIFS (—). EN BLANC, COMBINAISONS ENCORE NON TENTÉES. DÉCOUPAGE TAXONOMIQUE SEULEMENT SPÉCIFIQUE. ABRÉVIATIONS DU TABLEAU 35 SAUF *p* = *punctatoauratus*.

♀		♂ F1								♂ F2 (F1 × F1 et rétrocroisements)												
		Chaetocarabus intricatus	*Chrysocarabus*					*Chrysotribax*														
			solieri	*auronitens*	*punctatoauratus*	*splendens*	*lineatus*	*hispanus*	*rutilans*	*s* × *l*	*s* × *p*	*s* × *a*	*l* × *p*	*l* × *a*	*p* × *a*	*so* × *a*	*r* × *h*	*h* × *s*	*l* × *h*	*h* × *a*	*h* × *p*	*s* × *r*
	Chaetocarabus intricatus	+			—	—		—	—													
F I	*Chrysocarabus* *solieri*	—	+	+	—	—	—	—	—													
	Chrysocarabus *auronitens*		—	+	—	—	—	—												—		
	Chrysocarabus *punctatoauratus*		—	+	+	+	—	—														
	Chrysocarabus *splendens*	—	—	+	+	+	+	—	+													—
	Chrysocarabus *lineatus*		—	+	+	+	+	+	—													
	Chrysocarabus *hispanus*	—	—	+	+	+	—	+	+											—		
	Chrysotribax *rutilans*		—			—		+	+													
F2 (F1 × F1 et rétrocroisements)	*s* × *l*					+	+			—												
	s × *p*				—	+					—											
	s × *a*					+						—										
	l × *p*												—									
	l × *a*																					
	p × *a*																					
	so × *a*		—																			
	r × *h*							+L	+								—					
	h × *s*					+		+														
	l × *h*						+L	—											—			
	h × *a*			—																—		
	h × *p*				—			—													—	
	s × *r*																					
Croisements trispécifiques	*s* × *l*			+																		
	l × *a*					+L																

1. *CROISEMENTS INTERSUBSPÉCIFIQUES*

Des ♀♀ de *festivus violaceopurpureus*, associées à des ♂♂ homosubspécifiques, mélanisants ou non, ont été fertiles, les unes à leur seconde année, les autres à leur troisième, après un ou deux ans de stérilité totale (1).

La ♀ *auronitens auronitens* croisée avec le ♂ *putzeisi* n'a donné de métis qu'à la seconde année de l'expérience.

2. *CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES*

Une ♀ *rutilans perignitus* associée à un ♂ *hispanus* reste stérile au cours de la première année et donne de la descendance durant la seconde.

Une ♀ *punctatoauratus barthei* n'ayant rien produit pendant deux ans avec des ♂♂ homologues engendre des F1 avec *auronitens festivus* ♂ dans sa troisième année (1).

3. *CROISEMENTS INTERSUBGÉNÉRIQUES*

Une ♀ *hispanus* associée à un ♂ d'*auronitens festivus* n'a eu de descendance qu'au bout de deux ans.

Ainsi donc certaines ♀♀ gardent longtemps, en la renforçant même avec l'âge, la vertu reproductrice.

On peut désormais, à partir de tous ces faits, et en guise de conclusion générale à cette très importante question, classer de diverses manières les *Chrysocarabus* étudiés :

— suivant l'ampleur de la collaboration interspécifique :

Espèces pentavalentes : *Chrysotribax hispanus*
Chrysocarabus splendens
» *auronitens*
» tétravalentes : *Chrysocarabus lineatus*
» *punctatoauratus*
» bivalentes : *Chrysotribax rutilans*
» monovalentes : *Chrysocarabus solieri*

— suivant l'aptitude à franchir les limites intersubgénériques :

Elle est particulièrement élevée chez *hispanus* et *splendens*, nulle chez *solieri*.

— Suivant les polyvalences respectives des gamètes :

---

(1) Croisements en cours au moment où ces lignes sont écrites.

Polyvalences ovulaire et spermique subégales :

splendens (fortes)
punctatoauratus (moyennes)

Polyvalence spermique très forte, polyvalence ovulaire très faible :
auronitens

Polyvalence spermique très faible, polyvalence ovulaire très faible :
rutilans

Polyvalence ovulaire forte, polyvalence spermique faible :
hispanus, *lineatus*

Polyvalence ovulaire très faible, polyvalence spermique nulle :
solieri.

Ainsi des dysharmonies entre potentialités des gamètes s'observent-elles chez les Carabes, comme dans d'autres groupes. Dans une analyse extrêmement pénétrante, G. COUSIN a mis en relief chez diverses espèces de Grillons des modalités encore plus diverses.

Il est enfin intéressant de remarquer que les deux espèces très faiblement polyvalente (*rutilans*) et monovalente (*solieri*) sont d'extension géographique réduite (1) et pratiquement isolées des autres *Chrysocarabus*, *rutilans* ne partageant son aire (avec *hispanus* et *splendens*) que sur quelques étroites lisières, et *solieri* ne la partageant probablement pas du tout.

C. MODIFICATIONS ET PERTURBATIONS CONSÉCUTIVES A L'HYBRIDATION

I. *APTITUDES DES HYBRIDES A LA COPULATION.*

Les ♀♀ hybrides ne m'ont pas semblé mériter sur ce point une attention particulière. Seuls les bâtards ♂♂ seront étudiés ici. J'ai fréquemment remarqué que comme pour les ♂♂ non hybrides le contact des ♀♀ est le stimulus fondamental déclenchant les réflexes de copulation, l'accouplement pouvant suivre immédiatement ou avec une latence plus ou moins prolongée.

Face à ce problème, le comportement des ♂♂ hybrides, dont l'âge n'est pas sans intérêt, est très variable suivant leur propre nature et celle des ♀♀ partenaires.

---

(1) L'aire de *Chrysocarabus olympiae*, est encore plus rétrécie. Il y a les plus grandes chances que cette espèce si particulière soit totalement amictique.

a. VARIATIONS DE L'IMPULSION COPULATRICE AVEC LA NATURE DE L'HYBRIDE.

1. *INTENSITÉ NORMALE*

F1.

Beaucoup de ♂♂ F1 se sont montrés aussi entreprenants que les ♂♂ non hybrides, s'accouplant sans tarder avec les ♀♀ proposées. Ainsi se sont constitués des couples F1 de *Chrysocarabus* s. str. (F1 *splendens* × *lineatus*, *splendens* × *pseudofestivus*), de *Chrysotribax* (F1 *hispanus* × *rutilans perignitus*), de *Chrysotribax* × *Chrysocarabus* (F1 *hispanus* × *barthei*); des ♂♂ F1 en ont fait de même avec des ♀♀ F3 (Planche V, *f*) ou avec des ♀♀ des espèces parentes : ♂ F1 (*splendens* × *festivus*) avec ♀ *splendens* et *festivus*, ♂ F1 (*lineatus* × *barthei*) avec ♀ *lineatus*, ♂ F1 (*hispanus* × *festivus*) avec ♀ *hispanus* et *festivus*. Certains ♂♂ F1 se sont conduits de façon tout à fait similaire avec des ♀♀ d'une tierce espèce : ♂ F1 (*hispanus* × *festivus*) avec ♀ *solieri bonneti* (Planche I), ♂ F1 (*splendens* × *festivus*) avec ♀ *hispanus*, ♂ F1 (*hispanus* × *rutilans perignitus*) avec ♀ *solieri* (Planche V, *g*).

F2 P et F3.

Le maintien intégral de l'impulsion copulatrice s'est trouvé réalisé chez des ♂♂ F2 *s*, F2 *l* et F3 du croisement : *splendens* × *lineatus*, et des ♂♂ F2 *h* et F2 *p* de la combinaison *hispanus* × *rutilans perignitus*.

2. *INTENSITÉ AFFAIBLIE*

F1.

Dans certains cas la tendance à la copulation marque un fléchissement manifeste, passager ou durable, le ♂ manquant d'ardeur et de persévérance, montant sur la ♀ après bien des hésitations, sans sortir son pénis ou sans essayer de le placer. Ces faits ont été observés par exemple entre F1 (*lineatus* × *bartheis* entre F1 (*splendens* × *pseudofestivus*) entre F1 (*hispanus* × *rutilan*) *perignitus*).

F2 P.

Un ♂ F2 *s* du croisement (*splendens* × *lineatus*) a montré des déficiences du même ordre.

3. *INTENSITÉ NULLE*

F1.

Aucun ♂ F1 (*lineatus* × *hispanus*) n'a amorcé le moindre geste d'accouplement avec une ♀ homologue. Tous les F1 (*hispanus* × *rutilans rutilans*) se sont conduits de même, sauf un, mentionné plus haut.

La désaffection de certains ♂♂ F1 s'est manifestée également pour des ♀♀ des espèces génitrices : Le ♂ F1 (*lineatus* × *auronitens*) n'a rien entrepris avec une ♀ *lineatus*, les deux ♂♂ F1 (*splendens* × *rutilans*) ont totalement ignoré les ♀♀ *rutilans* offertes.

F2 P.

Semblables ont été les comportements de ♂♂ F2 *h* et F2 *p* du croisement (*hispanus* × *rutilans perignitus*), de ♂♂ F2 *s* de la combinaison (*splendens* × *pseudofestivus*).

b. APTITUDE A L'ACCOUPLEMENT ET AGE DU ♂.

Tout comme chez les ♂♂ non hybrides la longévité n'enlève rien au potentiel de certains ♂♂ F1. C'est ainsi que deux d'entre eux, l'un (*splendens* × *festivus*), l'autre (*hispanus* × *festivus*) ont fait étalage, en leur troisième année, de plus d'ardeur encore que dans leur jeune âge, en particulier le dernier qui s'est accouplé ou a tenté de le faire alors avec les ♀♀ les plus diverses, hybrides ou non, de *Chrysocarabus* s. l.

c. MANIFESTATIONS DIFFÉRENTIELLES DU SENS SPÉCIFIQUE.

Comparables à celles des ♂♂ non hybrides, elles ressortent des expériences suivantes :

Au ♂ F1 (*hispanus* × *festivus*) qui s'apparie ou essaye de le faire très éclectiquement avec des ♀♀ variées de *Chrysocarabus* s. l. (montrant toutefois une inclination plus marquée pour sa ♀ homologue) sont fournies des ♀♀ de *Chaetocarabus intricatus* et *Megodontus purpurascens*. Elles ne suscitent de sa part aucune réaction apparente; il les délaisse complètement.

Un second ♂ F1 (*hispanus* × *festivus*) est laissé dans le *copulatorium* en compagnie d'une ♀ *festivus*. Aucun accouplement. A deux reprises le ♂ effectue une sorte de mise en place sur la ♀ mais il n'insiste pas, se dégage et se sépare d'elle. La ♀ est alors retirée et remplacée par une ♀ *hispanus*. Le ♂ ne modifie guère son attitude. La nouvelle ♀, inspectée, est promptement et complètement abandonnée. Elle fait place à son tour à une ♀ F1 (*hispanus* × *festivus*). Le ♂ lui porte immédiatement le plus vif intérêt et, sans tarder, se met en position pour la copulation. Seule mon intervention empêche cette dernière.

Une grande prudence s'impose au moment d'enfermer dans des conclusions générales des faits très divers et quelquefois discordants. Beaucoup d'hybrides ont fait preuve d'un appétit sexuel aussi puissant et prolongé que celui des ♂♂ non hybrides. Certains ♂♂ F1 ont pratiqué de façon flagrante une discrimination

entre ♀♀ et préféré des ♀♀ homologues. A l'opposé des ♂♂ ardents il en est de complètement éteints. Une même génération de bâtards peut comporter les deux. Les ♂♂ réfractaires peuvent tout aussi bien être des produits interspécifiques ou intersubgénériques.

II. *STÉRILITÉ ET FERTILITÉ DES HYBRIDES.*

Le nombre important de croisements interspécifiques réussis m'a permis, malgré la parcimonie de certains résultats, de soumettre à l'épreuve de la fertilité une quantité notable d'hybrides de diverses générations. Leur comportement, fort divers, varie avec la nature de l'hybride, le sens du croisement, l'âge du produit.

a. Variations avec la nature de l'hybride.

1. *HYBRIDES F1*

Mes conclusions de 1960 : « Les ♂♂ F1 étudiés se sont toujours montrés stériles, même lorsqu'ils sont la résultante de deux espèces considérées comme voisines... Les ♀♀ F1, au contraire, peuvent être fertiles dans certains cas » sont toujours valables aujourd'hui, tous les nouveaux croisements réussis depuis lors leur apportant entière confirmation.

Stérilité des ♂♂ F1.

Elle a été générale dans mes croisements, que ces ♂♂ F1 aient été confrontés avec des ♀♀ homologues ou avec des ♀♀ des espèces parentes, aussi bien dans le cadre interspécifique qu'intersubgénérique. En de très rares circonstances, l'union d'un couple F1 a abouti à une ponte, mais les œufs sont restés stériles sans indice de développement embryonnaire.

Mais ces résultats personnels sont en désaccord avec un autre publié par Raynaud.

D'après cet auteur la combinaison entre eux d'hybrides F1 du croisement *hispanus* × *rutilans* serait productive. Son expérience mérite d'être revue en détail :

« En 1935, écrit-il, j'ai veillé à la conservation du couple (1) arrivé à terme. Malheureusement le ♂ est mort dans le courant de janvier 1936 après six mois de vie active. La ♀ subsiste cependant en excellente forme dans la loge qu'elle s'est confectionnée

(1) Il s'agit d'un couple de F1 (♀ *hispanus* × ♂ *rutilans*).

au début de l'hiver... Les hybrides ainsi obtenus peuvent-ils se reproduire et que sont les résultats obtenus? L'expérience tentée à ce sujet répond catégoriquement que les hybrides tels que *croesus* se reproduisent parfaitement et donnent des individus dont les caractères confirment les règles établies par MENDEL. En effet, les deux hybrides *croesus*, mis en élevage, ont dû s'unir dans des conditions tout à fait normales, sans que j'aie pu le constater car, bien que le ♂ soit mort prématurément, la ♀ n'en a pas moins continué, sans autre compagnon, car les circonstances ne m'avaient pas permis de lui en donner, à pondre des œufs qui ont éclos et ont donné des larves qui se sont développées, sans incident pour la plupart. »

On voit donc que de pareils résultats sont en contradiction formelle avec ceux de toutes mes expériences échelonnées sur neuf années. Il me paraît donc indispensable d'analyser de très près les conditions de l'expérience de RAYNAUD pour en tirer tous les enseignements possibles. Trois points essentiels me paraissent à retenir.

* *Age du ♂ F1 utilisé par* RAYNAUD.

Il ressort clairement des déclarations de cet auteur que ce ♂, mort en janvier à l'âge de six mois, était donc né au début de l'été précédent, et qu'il n'a pu féconder la ♀ offerte qu'entre juillet et janvier.

Or, parmi des centaines de Carabes ♂♂ expérimentalement obtenus, nés comme ce ♂ F1 en été, je n'en ai jamais observé aucun qui s'accouple ou tente de le faire, au cours des premiers mois de son existence, avant le premier hiver. A maintes reprises, j'ai associé, en été et en automne, des ♀♀, jeunes ou âgées, et de jeunes ♂♂ homologues nés au début ou dans le courant de l'été et cette réunion, mise sur pied avec divers *Chrysocarabus*, *Chrysotribax*, *Chaetocarabus* et *Archicarabus*, a toujours abouti au même résultat négatif : les jeunes ♂♂ sont constamment restés réfractaires. Certains d'entre eux se sont pourtant révélés d'une ardeur exceptionnelle à l'accouplement dès le printemps suivant, après le repos hivernal. Il peut donc paraître bizarre qu'un ♂ F1 (*hispanus* × *rutilans*) né en juillet ait pu s'accoupler prématurément en dehors de la période normale d'activité sexuelle.

* *Extrême rareté des hybrides naturels* hispanus × rutilans rutilans.

Elle ne cadre aucunement avec les déclarations de RAYNAUD. Il est bien évident en effet que si les F1 se reproduisent « parfaitement » comme l'assure cet auteur, on devrait en trouver un pourcentage important sur le terrain en admettant qu'ils n'aient

pas supplanté les espèces parentes. J'ai insisté au contraire plus haut sur la rareté extrême de ces bâtards naturels. Tout au moins, si tous les F1 étaient aisément fertiles, devrait-on rencontrer aussi dans la région sympatrique des produits F2 à phénotypes variés, s'échelonnant entre ceux des espèces génitrices. Il semble bien qu'il n'en soit rien. Personne, à ma connaissance, n'a jamais cité de cette région le moindre exemple d'un quelconque produit de ce genre.

* *Confirmation par la stérilité des ♂♂ F1 du croisement* hispanus × rutilans perignitus.

On a vu plus haut que ce dernier croisement allait plus loin que le croisement *hispanus* × *rutilans rutilans*. Alors que dans mes élevages celui-ci est resté obstinément bloqué à la F1, par suite de la stérilité générale de tous les F1 des deux sexes, on a vu que grâce à la fertilité partielle des ♀♀ F1 du croisement *hispanus* × *rutilans perignitus* une relance des générations pouvait se produire. Or les ♂♂ F1 de ce croisement plus favorable ont été, eux aussi, tous stériles.

On reviendra plus loin sur ce problème lors de l'étude des relations cytogénétiques entre ces espèces.

Stérilité et fertilité des ♀♀ F1.

Les ♀♀ F1 des diverses combinaisons ont manifesté des aptitudes sexuelles différentes suivant les croisements :

* *Stérilité générale.*

L'exemple le plus remarquable est celui des ♀♀ du croisement *hispanus* × *rutilans rutilans* qui n'ont pu être rétrocroisées avec aucune des deux espèces génitrices.

L'avenir montrera probablement que la stérilité des ♀♀ F1 des croisements *lineatus* × *punctatoauratus barthei* et surtout *solieri* × *auronitens festivus*, établie sur une seule ♀, est générale.

* *Gonomothélydie.*

GHIGI (1923) a désigné par ce terme la fertilité des ♀♀ F1, opposée à la stérilité des ♂♂ homologues. Certains Carabes étudiés entrent dans ce cadre car à la stérilité générale de leurs ♂♂ F1 les ♀♀ correspondantes répondent, de manière plus nuancée, par une fertilité partielle. Telles sont les ♀♀ F1 des croisements :

interspécifiques :

splendens × *lineatus*
splendens × *pseudofestivus*
splendens × *festivus*
hispanus × *rutilans perignitus*

intersubgénériques

hispanus × *splendens*

Il ne m'a pas encore été possible d'établir les pourcentages des ♀♀ F1 fertiles, mais j'ai de bonnes raisons de croire qu'ils doivent être très variables avec la nature du croisement et en tout cas minoritaires, même dans les croisements interspécifiques les moins malaisés.

Quoi qu'il en soit, par le processus de rétrocroisements, une chaîne de générations hybrides, brisée dès le début par la dévalorisation des ♂♂ F1, peut encore forger de nouveaux maillons grâce à la participation de ♀♀ F1 fertiles.

2. *HYBRIDES F2 P, F3*

La fertilité des ♂♂ hybrides, perdue chez tous à la F1, peut réapparaître au cours d'une génération ultérieure.

Dans le cas où les deux espèces sont génétiquement assez accordées, la fertilité peut se rétablir dés la seconde génération. Deux résultats de cet ordre ont été enregistrés, l'un concernant des *Chrysocarabus* s. str., l'autre des *Chrysotribax* :

— *Chrysocarabus* s. str.

Dans le croisement *splendens* × *lineatus*, la fertilité, récupérée par un ♂ F2 *s* sur quatre, a permis la genèse d'une F3, et un ♂ F3 lui-même s'est montré fertile.

— *Chrysotribax.*

Dans le croisement *hispanus* × *rutilans perignitus*, un ♂ F2 *p* sur six a eu une descendance F3 avec une ♀ *perignitus.*

Ces phénomènes, extrêmement importants au point de vue théorique, n'ont sur le plan pratique qu'un intérêt restreint, en raison de la faiblesse de leur incidence sur le cours des générations. La revalorisation sexuelle des ♂♂ hybrides n'a ni assez de fréquence ni assez de force pour régénérer un croisement. Peut-être aussi une consanguinité trop étroite a-t-elle ajouté ses effets maléfiques, de telle sorte que les croisements, au lieu de prendre un nouvel essor, se sont éteints au bout de la troisième génération ou au cours de la quatrième.

b. Sens du croisement.

Les back-cross à partir de ♀♀ F1 ont eu des fortunes diverses selon l'appartenance du ♂ choisi à l'une ou à l'autre des espèces génitrices.

1. *Rétrocroisements de difficultés égales dans les deux sens*

Cette modalité se rencontre dans la combinaison *splendens* × *lineatus*. Les pourcentages d'imagos par rapport aux œufs pondus et éclos sont très voisins pour les deux rétrocroisements (tabl. 6).

2. *Rétrocroisements plus difficiles dans un sens*

Croisement interspécifique *splendens* × *festivus*.

Le back-cross avec *festivus* est bien plus ardu qu'avec *splendens*. Cette combinaison, tentée à plusieurs reprises sans résultat positif, est seulement réussie (une ♀ F2 *f*) au moment où ces lignes sont écrites, à partir d'ailleurs d'une ♀ de Montagne Noire, dont la nature F1 n'est pas absolument certaine.

Croisement intersubgénérique *hispanus* × *splendens*.

Le rétrocroisement est plus difficile avec *hispanus* qu'avec *splendens*.

La raison de ces deux croisements de retour unilatéralement plus malaisés est sans doute à rechercher dans le fléchissement du potentiel organisateur du spermatozoïde de *festivus* et d'*hispanus*, la faiblesse organisatrice de ce dernier déjà mise en relief lors de l'étude de la F1.

3. *Rétrocroisements réalisés dans un seul sens*

Cette restriction majeure s'est rencontrée deux fois :

Entre *Chrysocarabus* s. str.

Croisement *splendens* × *pseudofestivus*. Le rétrocroisement avec *pseudofestivus* a jusqu'ici échoué.

Entre *Chrysotribax*.

Croisement *hispanus* × *rutilans perignitus*. Même résultat négatif lors du rétrocroisement avec *hispanus*.

c. AGE DES HYBRIDES.

Après m'être aperçu que certaines ♀♀ non hybrides montraient davantage d'aptitudes sexuelles avec l'âge, j'ai pensé qu'il était possible que de pareils faits se reproduisent chez des ♀♀ hybrides. Aussi, désireux d'exploiter au maximum les bâtards obtenus, ai-je tenu, autant que je l'ai pu, à tester leurs capacités reproductrices jusqu'à l'extrême limite de leur vie. Bien m'en a pris, car cette persévérance a amené quelques résultats intéressants. Si aucun ♂ F1 interspécifique ou intersubgénérique n'a acquis la fertilité avec l'âge, il n'en a pas été de même de certains ♂♂ intersubspécifiques et de diverses bâtardes, dont la fertilité s'est augmentée avec les années :

1. *CROISEMENTS INTERSUBGÉNÉRIQUES*

La ♀ F1 (*bonneti* × *solieri*) ne donne rien la première année avec un ♂ homologue, rien non plus la seconde en rétrocroisement avec *bonneti* ♂, mais engendre une F2 *b* l'année suivante avec *bonneti* ♂.

Un couple F1 (*clairi* × *solieri*), un autre (*rutilans aragonensis* × *rutilans opulentus*) restent stériles la première année, mais sont productifs la seconde (1).

2. *CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES*

Une ♀ F1 du croisement *hispanus* × *perignitus*, unie trois années consécutives à *hispanus* ♂, n'a donné de larves qu'à la troisième année (1).

3. *CROISEMENTS INTERSUBGÉNÉRIQUES*

C'est l'exemple déjà cité de la ♀ F1 *hispanus* × *splendens* (figs. 58-65).

Mais il existe des ♀♀ endurcies dont la stérilité embrasse sans défaillance une longue existence. Parmi les plus remarquables il faut retenir des ♀♀ F1 *lineatus* × *hispanus* et surtout *hispanus* × *rutilans rutilans* dont certaines ont été suivies trois et même quatre ans.

Des recherches ultérieures, axées sur le cycle sexuel des Carabes, permettront sans doute d'expliquer ces phénomènes de valorisation sexuelle avec l'âge ainsi que les grandes différences de comportement observées parfois jusque chez les divers individus d'une même portée.

---

(1) Expériences actuellement en cours.

Trois points essentiels se dégagent en dernier ressort des résultats expérimentaux :

— Chez les F1 le sexe ♂, hétérogamétique, le plus affecté par le brassage interspécifique s'est montré constamment stérile, tandis que suivant les combinaisons et les affinités interspécifiques le sexe ♀, homogamétique, l'est ou bien tout à fait ou seulement partiellement. Ce dernier cas rappelle celui des mulets et des mules et s'accorde avec la règle de HALDANE (1). Les ♀♀ F1 fertiles sont l'apanage presque exclusif de produits interspécifiques. La seule combinaison intersubgénérique qui les présente (*hispanus* × *splendens*) met en jeu deux des espèces les plus polyvalentes.

— La revalorisation précoce, dès la F2 P, du complexe génique de certains ♂ hybrides, outre son intérêt cytologique intrinsèque, offre un critère hautement significatif des affinités interspécifiques et permet de rapprocher les deux couples *splendens-lineatus* et *hispanus - rutilans perignitus*.

— Enfin il convient de remarquer l'absence de concordance entre aptitudes copulatrices et reproductrices chez les ♂♂ hybrides : nouvelle preuve, s'il en était besoin, de l'indépendance entre fertilité et instinct sexuel. Il est inutile d'insister sur ce dernier point, illustré depuis longtemps par une foule d'exemples.

III. *SEX-RATIO CHEZ LES HYBRIDES.*

Il est depuis longtemps classique que l'hybridation interspécifique perturbe fréquemment la proportion numérique des sexes des bâtards en donnant l'avantage, relatif ou absolu, au sexe homogamétique (2). Ces faits, érigés en règle par HALDANE, sont connus parmi les groupes zoologiques les plus divers. Chez les Insectes les Diptères, Lépidoptères et Orthoptères (G. COUSIN) constituent le matériel le plus remarquable. Ce problème mérite d'être examiné chez les Carabes.

Dans des conditions naturelles et aussi expérimentales la sex-ratio de ces insectes est sensiblement égale chez les deux sexes pour les individus non hybrides. En l'absence d'étude statistique spéciale, il ne m'est pas encore possible d'affirmer que le léger avantage en faveur des ♀♀, observé à diverses reprises sur le terrain, puisse revêtir une portée générale.

---

(1) En cas de divergence entre sexes dans la fécondité des hybrides, c'est le sexe homogamétique qui est fertile et le sexe hétérogamétique qui ne l'est pas.

(2) La disproportion inverse au profit du sexe hétérogamétique a dans quelques cas été observée chez certains Grillons (G. COUSIN).

FRADOIS et RAYNAUD ont donné quelques indications, malheureusement incomplètes chez ce dernier auteur, sur la sex-ratio de leurs hybrides expérimentaux :

— FRADOIS.

♀ *Procrustes coriaceus* × ♂ *Megodontus purpurascens* 2 ♀♀
♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chrysocarabus auronitens* 1 ♀ 1 ♂

— RAYNAUD.

♀ *Chrysotribax hispanus* × ♂ *Chrysotribax rutilans rutilans* 3 ♀♀ 2 ♂♂
♀ *Chrysotribax hispanus* × ♂ *Chrysocarabus splendens* 3 ♀♀

A leur suite et après mes premières expériences personnelles (1957) j'écrivais : « La disproportion numérique des sexes chez les hybrides d'élevage... ressort de mes résultats, concordants avec ceux de RAYNAUD et de FRADOIS. Dans l'ensemble le nombre des ♀♀ est nettement plus élevé ».

Les nouveaux résultats enregistrés depuis cette date ne confirment pas les antérieurs (tabl. 38). En effet, sur 132 hybrides étudiés en tout, on dénombre 66 ♀♀ et 66 ♂♂, soit exactement 50 % pour chaque sexe. Une égalité parfaite de taux s'observe pour l'ensemble des croisements entre *Chrysotribax* alors qu'entre *Chrysocarabus* s. str. une notable prépondérance d'ensemble du sexe ♂ (58,8 %) se fait jour dans les combinaisons bispécifiques, les ♀♀ étant au contraire nettement plus nombreuses (63,6 %) chez les produits trispécifiques et seulement un peu plus abondantes (55 %) pour l'ensemble des croisements intersubgénériques. Quant aux hybrides F2 P ils montrent une sex-ratio d'ensemble de 50 % pour chaque sexe, tandis que les ♀♀ l'emportent légèrement (57,1 %) sur les ♂♂ parmi les F3.

Dans le détail apparaissent quelques déséquilibres extrêmes allant jusqu'à l'élimination totale de l'un des sexes, soit le ♂ (F1 *solieri* × *festivus*, F2 *s* de *splendens* × *festivus*, F2 *s* et F2 *h* d'*hispanus* × *splendens*, F3 d'*hispanus* × *perignitus*) soit la ♀ (F1 *splendens* × *rutilans*).

Le nombre de produits obtenus ne permet encore de tirer que des conclusions très prudentes et probablement pas définitives. Sauf dans les combinaisons les plus délicates (interspécifiques trispécifiques et intersubgénériques) où il accuse un certain fléchissement numérique d'ensemble, le sexe hétérogamétique s'est imposé jusqu'ici à armes égales au sexe homogamétique.

TABLEAU 38

SEX-RATIO CHEZ DES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES ET INTERSUBGÉNÉRIQUES DE CARABES

Hybrides				SEX-RATIO											
				♀		♂		Totaux							
								Partiels				Généraux			
								♀		♂		♀		♂	
				Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
F1	*Chrysocarabus* × *Chrysotribax*	*splendens* × *lineatus*	♀*s* × ♂*l*	3	60 %	2	40 %	14	41,2 %	20	58,8 %	66	50 %	66	50 %
			♀*l* × ♂*s*	1	20 %	4	80 %								
		splendens × *pseudofestivus*		5	41,7 %	7	58,3 %								
		splendens × *festivus*		1	50 %	1	50 %								
		lineatus × *barthei*		1	50 %	1	50 %								
		lineatus × *auronitens*		1	33,3 %	2	66,6 %								
		barthei × *auronitens*		1	25 %	3	75 %								
		solieri × *festivus*		1	100 %	—	—								
	Chrysotribax × *Chrysotribax*	*hispanus* × *rutilans rutilans*	♀*h* × ♂*r*	5	45,5 %	6	54,5 %	16	50 %	16	50 %				
			♀*r* × ♂*h*	6	66,6 %	3	33,3 %								
		hispanus × *rutilans perignitus*	♀*h* × ♂*p*	3	33,3 %	6	66,6 %								
			♀*p* × ♂*h*	2	66,6 %	1	33,3 %								
	Chrysocarabus × *Chrysotribax*	*hispanus* × *splendens*		1	50 %	1	50 %	11	55 %	9	45 %				
		hispanus × *lineatus*		5	62,5 %	3	37,5 %								
		hispanus × *festivus*		3	60 %	2	40 %								
		hispanus × *barthei*		2	66,6 %	1	33,3 %								
		splendens × *rutilans*		—	—	2	100 %								
F2 P	*Chrysocarabus* × *Chrysotribax*	*splendens* × *lineatus*	F2 *s*	2	33,3 %	4	66,6 %	14	50 %	14	50 %				
			F2 *l*	6	66,6 %	3	33,3 %								
		splendens × *pseudofestivus*	F2 *s*	2	66,6 %	1	33,3 %								
		splendens × *festivus*	F2 *s*	1	100 %	—	—								
	Chrysotr. × *Chrysotr.*	*hispanus* × *perignitus*	F2 *p*	1	14,3 %	6	85,7 %								
	Chrysocar. × *Chrysotr.*	*hispanus* × *splendens*	F2 *s*	1	100 %	—	—								
			F2 *h*	1	100 %	—	—								
Combinaison trispécifique *splendens* × *lineatus* × *auronitens*				7	63,6 %	4	36,4 %	7	63,6 %	4	36,4 %				
F3	*Chrysocarabus*	*splendens* × *lineatus*		2	40 %	3	60 %	4	57,1 %	3	42,9 %				
	Chrysotribax	*hispanus* × *perignitus*		2	100 %	—	—								

IV. *LUXURIANCE ET DÉBILITÉ CHEZ LES HYBRIDES.*

Parmi toutes les modifications nées de l'hybridation l'une des plus banales et des plus spectaculaires à la fois réside dans l'avantage (luxuriance ou hétérosis) ou la déficience conférées par l'état hétérozygote sur les plans anatomique et physiologique (1)

a. LUXURIANCE.

Très répandu aussi bien chez les Végétaux que chez les Animaux, ce phénomène « habituel à la suite de croisements interspécifiques » (CUÉNOT) se révèle au contraire inconstant et mal caractérisé chez les Carabes.

1. *ANATOMIQUE*

Les tailles des divers hybrides F1, F2 P, F3 montrent que ces insectes, tout en étant parfois aussi grands que le plus grand des géniteurs, ne le dépassent pas sensiblement.

Remarquons toutefois que si les regards ne nous ont point abusé, la longueur de la ♀ hybride (*splendens* × *rutilans*) découverte aux Corbières, ainsi que celle de la majorité des produits trispécifiques (*splendens* × *lineatus* × *auronitens*) traduira probablement aux mensurations une légère hétérosis de ces bâtards aux proportions avantageuses.

2. *PHYSIOLOGIQUE*

Quelques F1 ou F2 P ont fait preuve d'une vigueur, d'une résistance, d'une longévité remarquables (2), au moins égales et en quelques circonstances plutôt supérieures à celles des individus les plus favorisés des espèces parentes (tabl. 39). La plupart de ces insectes ont gardé jusqu'à l'extrême limite une activité normale au lieu de décliner progressivement. C'est ainsi que des ♀♀ F1 ont pondu et que des ♂♂ F1 se sont accouplés fougueusement quelques jours à peine avant leur mort. On peut considérer que ces insectes se trouvaient à la limite de la luxuriance physiologique. Leur nombre serait à coup sûr plus élevé si certains d'entre eux, en particulier des ♂♂, n'avaient pas dû être sacrifiés à un moment où ils semblaient en parfaite santé et appelés sans doute à vivre longtemps encore.

---

(1) Il s'agit ici des fonctions végétatives.

(2) Je souscris aux indications de DE LAPOUGE qui déclare à propos des Carabes autres qu'*Autocarabus auratus* L. qu' « ils vivent normalement deux à trois ans en captivité » en précisant que le premier chiffre convient davantage aux ♂♂ et le second davantage aux ♀♀.

b. DÉBILITÉ.

1. *ANATOMIQUE*

Les exemples en sont rares chez les Carabes étudiés. Je citerai les tailles médiocres du produit F1 intersubspécifique (*solieri liguranus* × *solieri bonneti*) et surtout le faible gabarit de tous les F1 intersubgénériques (*lineatus* × *hispanus*), particulièrement des ♂♂, notablement inférieurs à leurs ascendants sous ce rapport.

2. *PHYSIOLOGIQUE*

La déficience physiologique n'est pas phénomène courant chez les hybrides. Elle est cependant plus répandue que l'insuffisance anatomique.

Très brève (de quelques jours à quelques semaines seulement) a été l'existence des bâtards suivants :

F1.

* *intersubspécifiques.*

Le ♂ F1 *solieri* ci-dessus, cumulant ainsi tares physiques et fonctionnelles.

* *interspécifiques.*

Deux ♂♂ (*barthei* × *auronitens*)
la ♀ (*solieri* × *festivus*)
une ♀ et un ♂ (*hispanus* × *rutilans*)

* *intersubgénériques.*

une ♀ (*hispanus* × *festivus*), à élytres déformés et sans doute à la limite de la tératologie.
le ♂ (*hispanus* × *splendens*).

F2 P.

la ♀ (*splendens* × *festivus*) × *splendens*
deux ♀♀ (*splendens* × *pseudofestivus*) × *splendens*
la ♀ (*hispanus* × *splendens*) × *splendens*

F3.

Trois produits sur cinq F2 *s* × F2 *s* du croisement *splendens* × *lineatus*.

Comme il fallait s'y attendre dans un complexe de croisements où se combinent en tous sens plusieurs espèces à parentés diverses, les aptitudes physiques varient dans une large mesure entre produits de combinaisons différentes et parfois entre frères et sœurs.

TABLEAU 39

LONGÉVITÉ MAXIMA D'HYBRIDES EXPÉRIMENTAUX ET NATURELS DE CARABES

Hybrides				LONGÉVITÉS ♀	LONGÉVITÉS ♂	Observations
F1	Inter-subspécifiques	*solieri bonneti* × *solieri solieri*		3 ans	2 ans	sacrifiés
				3 ans		
		rutilans aragonensis × *rutilans opulentus*		2 ans 8 mois	2 ans	♀ : sacrifiée ♂ : mort naturelle
	inter-spécifiques	*Chrysocarabus* × *Chrysocarabus*	*splendens* × *lineatus*	2 ans		sacrifiés
				2 ans		
			splendens × *festivus*	2 ans 4 mois	2 ans 10 mois	morts naturelles
				3 ans au moins		capturée en Montagne Noire encore vivante
		Chrysotribax × *Chrysotribax*	*hispanus* × *rutilans rutilans*	21 mois	21 mois	sacrifiés
				23 mois		
				2 ans		
				2 ans 9 mois		morts naturelles
				3 ans 10 mois		
				4 ans		
			hispanus × *r. perignitus*		2 ans	encore vivant
	intersub-génériques	*Chrysotribax* × *Chrysocarabus*	*hispanus* × *splendens*	4 ans 7 mois		mort naturelle
			hispanus × *lineatus*	3 ans		sacrifiées
				3 ans		
				3 ans		
			hispanus × *festivus*		3 ans	mort naturelle
F2 P	*rutilans* × *splendens*			3 ans au moins		capturée dans les Corbières encore vivante
	hispanus × *rutilans perignitus*				3 ans	encore vivant
F3	*hispanus* × *rutilans perignitus*			2 ans		morts naturelles
				2 ans		

Jusqu'à présent, il apparaît que les bâtards F1, s'ils ne présentent que rarement et à un faible degré des marques de luxuriance anatomique, sont au contraire dans bien des cas favorisés quant à la résistance physique. A l'amoindrissement sexuel de ces produits génétiquement sacrifiés l'hybridation apporte ainsi une compensation sur le plan végétatif.

Au contraire, certains F2 P et F3 marquent par rapport aux F1 une faiblesse physiologique indéniable, accompagnée de l'extinction rapide de la lignée. Il est probable que dans ces cas l'inaptitude foncière de deux génomes disparates à la collaboration durable est renforcée par l'intervention de nouveaux spermatozoïdes faiblement organisateurs et surtout par la consanguinité.

V. *TÉRATOLOGIE.*

Si l'hybridation, en réunissant au sein d'un organisme mixte des matériels cellulaires plus ou moins étrangers, réussit souvent à en obtenir un développement harmonieux, des imagos bien proportionnés et sans tares, elle entraîne toutefois dans certains cas des anomalies ontogéniques. Ces faits sont connus depuis très longtemps dans tous les groupes.

BALAZUC est le premier à avoir évoqué ce sujet à propos des Carabes. Dans son beau travail sur la tératologie des Coléoptères on peut lire : « Les hybrides artificiels de Carabes, par exemple ceux qui résultent du croisement *Chrysocarabus auronitens* × *C. splendens*, présentent souvent des malformations : pronotum asymétrique, élytres chiffonnés, etc... ».

Cet auteur, que je remercie ici, a bien voulu m'adresser par la suite la rectification suivante : « J'ai appris plus tard que l'authenticité de l'hybridation ne reposait sur rien de précis et qu'il s'agissait d'espèces pures avec des dysplasies provenant des conditions d'élevage. »

Cette mise au point est plus conforme à mes résultats expérimentaux, car ils ne m'ont fourni jusqu'à présent qu'un taux d'ensemble relativement modeste d'hybrides mal formés.

Les tares physiques touchent diverses régions du corps et différents caractères : antennes, pronotum, élytres, ailes membraneuses, soies céphaliques. Elle peuvent être isolées ou combinées. Ces dernières seront étudiées à part.

a. ANOMALIES PRONOTALES

1. *HYBRIDES EXPÉRIMENTAUX*

Croisement interspécifique *splendens* × *lineatus*. Deux exemples :

♂ F2 *s* 75 : pronotum épaissi en avant des lobes postérieurs (fig. 12).
♂ F3 610 : pronotum asymétrique (fig. 69).

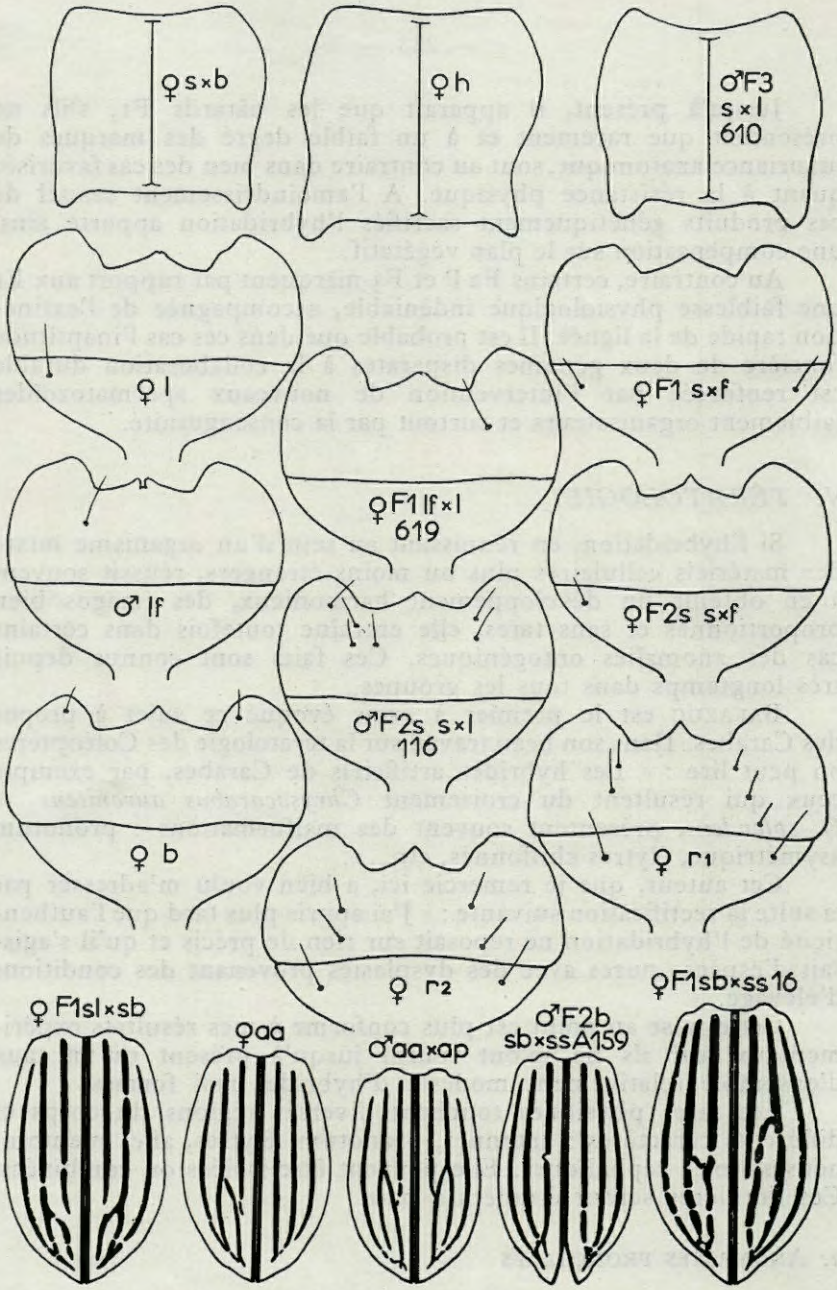


Fig. 69. — Caractères tératologiques de *Chrysocarabus* non hybrides ou hybrides. En haut, pronotum; au milieu labium + gula; en bas, élytres (aa : *auronitens auronitens*, ap : *auronitens putzeisi*, b : *punctato-auratus barthei*, f : *auronitens festivus*, h : *hispanus*, l : *lineatus*, lf : *lineatus fuliginosus*, r1 r2 : *rutilans de* la Seo, s : *splendens*, sb : *solieri bonneti*, sl : *solieri liguranus*, ss : *solieri solieri*).

2. HYBRIDES NATURELS

Croisement interspécifique *splendens* × *barthei.*

♀ F ? de la Forêt de Coumefroide (Ariège) : pronotum asymétrique (fig. 69).

b. ANOMALIES ÉLYTRALES.

1. ÉLYTRES PLISSÉS OU FRIPÉS

Croisement intersubspécifique *lineatus fuliginosus* × *lineatus lineatus.*

♀ F2 A 19 : élytre droit embouti dans sa seconde moitié.

Cette malformation entre dans le cadre des dysplasies de maturation imaginale. Ses rapports avec l'hybridation sont bien incertains, car elle se rencontre aussi chez les espèces pures.

2. ASYMÉTRIE ÉLYTRALE

Une légère imperfection de ce genre a été décrite chez les deux produits F2 *s* du croisement *splendens* × *pseudofestivus.*

3. *BIFURCATIONS DE COTES PRIMAIRES* (fig. 69).

Les trois exemples concernent des croisements intersubspécifiques :

auronitens auronitens × auronitens putzeisi.

Un ♂ F1 présente sur ses deux élytres, avec une symétrie presque parfaite, une côte moyenne bifurquée dont une branche rejoint la côte interne. La génitrice de cet hybride est elle aussi affectée d'une anomalie de costulation, mais unilatérale gauche : côte interne interrompue un peu au-delà du milieu élytral, et relayée par une côte surnuméraire dont l'origine se place entre côte interne et côte médiane.

solieri liguranus × solieri bonneti.

Issu de parents normaux le seul F1 obtenu, ♂, dessine sur chaque élytre une bifurcation de la côte médiane vers son tiers postérieur, tandis que la côte interne cesse au même niveau.

solieri bonneti × solieri solieri.

Alors que ses géniteurs sont normaux, la ♀ F1 16 porte, sur l'élytre droit, une bifurcation de la côte médiane avant son milieu, tandis que la côte interne voisine cesse un peu après la

moitié de l'élytre. La costulation de l'élytre gauche est aussi un peu aberrante. Ces particularités ne se retrouvent pas dans la descendance de cette ♀, associée à un ♂ *bonneti* normal.

Par contre, le ♂ F2 *b* A 159 dérivé de deux géniteurs normaux, montre à chaque élytre une confluence subterminale des côtes médiane et interne.

A propos d'anomalies de ce genre, BALAZUC écrit : « Le rôle de l'hérédité n'a pas été étudié et mériterait de l'être ». L'exemple de l'hybride *auronitens* × *putzeisi* incline à penser — bien que son frère soit sans tare — que les deux malformations rencontrées dans ce croisement doivent avoir un lien génétique. *Auronitens*, pauvre en déviations élytrales, se prête mal à de telles recherches. Au contraire certaines populations de *solieri* en sont si bien pourvues qu'on a même nommé ces formes aberrantes (*furcillatus* Bleuse). Des recherches axées sur cette dernière espèce apporteraient à mon avis la meilleure contribution à la solution de ce délicat problème.

c. ANOMALIES ALAIRES.

Rappelons les expansions, prolongements, diverticules, symétriques ou non, portés par les ailes de certains bâtards *splendens* × *lineatus*, *splendens* × *pseudofestivus*, *hispanus* × *festivus*.

d. ANOMALIES DE LA CHAETOTAXIE CÉPHALIQUE.

Elles constituent une part importante du domaine tératologique des Carabes. Aussi méritent-elles une particulière attention. Seules seront retenues ici en raison de leur intérêt les soies gulaires, labiales, des scapes et des orbites (1). Typiquement leur nombre s'établit ainsi chez les insectes étudiés (2) :

Sous-genres	Soies				
	Gula	Labium	Palpes labiaux	Scapes	Orbites
Chrysocarabus s. str.	0 — 0	0 — 0	2 — 2	1 — 1	1 — 1
Chrysotribax	1 — 1				

(1) Il sera à peine question dans ce travail des soies des palpes labiaux, dont l'étude comparée me paraît trop peu significative chez ces insectes.

(2) Le premier chiffre se rapporte au côté gauche, le second au côté droit (disposition valable pour les tableaux suivants).

TABLEAU 40

VARIATIONS NUMÉRIQUES DE LA CHAETOTAXIE GULAIRE ET LABIALE CHEZ LES *Chrysocarabus*

Espèces				Soies															
				Gula								Labium							
				1-3	2,2	2-1	1-2	1-1	1-0	0-1	0-0	2-3	2-2	2-1	1-2	1-1	1-0	0-1	0-0
Chrysocarabus s. str.	*lineatus*	Sierra Mencilla	33 ex.								33								33
		Iraty	22 ex.								22								22
	splendens	Col St-Benoît	63 ex.								63								63
		Aveyron	86 ex.								86								86
		Iraty	62 ex.								62								62
	auronitens festivus	Aveyron	66 ex.								66								66
	punctato-auratus *pseudofestivus*	Rille	80 ex.								80								80
	punctato-auratus *barthei*	Bélesta	72 ex.								72								72
	solieri *solieri*	Turini	37 ex.								37								37
	solieri *bonneti*	Tanneron	38 ex.								38								38
Chrysotribax	*hispanus*	Aubrac	38 ex.		1	1	7	25		2	2								38
		Saou	63 ex.		1		1	53	4	3	1						1		62
		Jalcreste	79 ex.	1	1	3		63	5	4	2								79
	rutilans *rutilans*	Albères	47 ex.			6	3	26	1	4	7						1	2	44
	rutilans *aragonensis*	La Preste + San Pablo	24 ex.			2	3	19								1	3	3	17
	rutilans *perignitus* + *opulentus*	Andorre	6 ex.		1			1	2	1	1					1	1	1	3
		Seo	16 ex.				1	11		2	2	1	1		1	5	1	2	5
		Bohi	12 ex.				1	3	1	1	6						1		11

Mais ces chiffres présentent une certaine variabilité, plus ou moins grande suivant les caractères considérés et les divisions taxomiques. Sur le matériel étudié cette variabilité a souvent dépassé les chiffres donnés par de LAPOUGE (1).

Plusieurs remarques liminaires s'imposent lorsqu'on compare la chaetotaxie de ces Carabes :

En premier lieu la constance de l'achétisme gulaire et labial chez les *Chrysocarabus* s. str. (tabl. 40). Cette fixité se prend rarement en défaut (2). C'est *lineatus* qui m'a fourni le plus d'exceptions : 2 ♀♀ des Sierras Palombera et Arbolente (une soie gulaire droite, fig. 69), un ♂ des environs de Burguete et le ♂ *nigrino* de la Sierra de Andia (une soie mentonnière droite, fig. 69). En outre, une ♀ *barthei* d'élevage a montré un labium dichète (fig. 69). A l'inverse, les *Chrysotribax* sont manifestement variables pour ces deux caractères, surtout *rutilans* et tout particulièrement ses formes bicolores. Il n'est pas sans intérêt de noter que la persistance de soies labiales est un caractère calosomien.

En second lieu, la singularisation de *solieri* pour la chaetotaxie des scapes et des orbites. Chez ce Carabe, en effet, et au premier rang chez *bonneti*, le taux d'individus anormaux à scapes et orbites dichètes est bien plus élevé que chez les autres espèces étudiées de *Chrysocarabus*, qui restent toutes très proches de la norme. Sur 36 *bonneti* examinés, 18,4 % portent une soie supplémentaire à l'un des scapes et 26,3 % une ou deux soies orbitaires surnuméraires.

Ces notions de base ainsi établies, il est désormais possible de déterminer les incidences de l'hybridation sur la chaetotaxie céphalique.

1. *HYBRIDES DE MUTANTS* NIGRINOS

Croisement *lineatus fuliginosus* × *lineatus lineatus.*

Alors que la chaetotaxie de ses géniteurs est normale, la ♀ F1 619 a une soie labiale gauche (fig. 69).

2. *HYBRIDES INTERSUBSPÉCIFIQUES*

Croisement *solieri bonneti* × *solieri solieri.*

Deux modalités tératologiques s'observent (tabl. 41).

---

(1) *Genera Insectorum*, pp. 81,83, 84, 91, 96, 166.

(2) Il est important de noter au passage qu'elle est aussi grande dans les populations sympatriques.

Augmentation de la fréquence des anomalies (scapes et orbites).

On remarque que 100 % des F1 et 80 % des F2 *b* sont tarés, chiffres très supérieurs à ceux des sous-espèces pures. Un seul bâtard échappe à toute altération.

TABLEAU 41

ANOMALIES DE LA CHAETOTAXIE CÉPHALIQUE DANS LE CROISEMENT *solieri bonneti* (*b*) × *solieri solieri* (*s*).

Géniteurs et Hybrides				SOIES			
				Gula	Labium	Scapes	Orbites
Géniteurs de la F1		♀	*b*	0 — 0	0 — 0	2 — 1	2 — 1
		♂	*s*	0 — 0	0 — 0	1 — 1	1 — 1
F1		♀	16	0 — 0	0 — 0	1 — 2	2 — 1
			22	0 — 0	0 — 0	1 — 2	1 — 2
		♂	15	0 — 0	0 — 0	1 — 1	2 — 1
F2 *b*	Premier couple de géniteurs	♀	F1 16	0 — 0	0 — 0	1 — 2	2 — 1
		♂	*b*	0 — 0	0 — 0	1 — 2	1 — 1
	F2 *b*	♀	A 217	0 — 1	0 — 0	1 — 1	2 — 1
			A 219	0 — 0	0 — 0	1 — 1	1 — 1
	Second couple de géniteurs	♀	F1 22	0 — 0	0 — 0	1 — 2	1 — 2
		♂	*b*	0 — 0	0 — 0	2 — 1	1 — 1
	F2 *b*	♀	A 161	0 — 0	0 — 0	2 — 1	1 — 1
			A 157	0 — 0	0 — 0	1 — 2	1 — 1
		♂	A 159	0 — 0	0 — 0	1 — 1	2 — 1

Novations chaetotaxiques.

La ♀ F2 A 217 possède une soie gulaire, absente chez tous les *solieri* non hybrides examinés. Cet insecte cumule cette anomalie avec d'autres (voir plus loin).

TABLEAU 42

ANOMALIES DE LA CHAETOTAXIE GULAIRE ET LABIALE DANS LE CROISEMENT *splendens* (*s*) × *lineatus* (*l*).

Géniteurs et hybrides			SOIES Gula	SOIES Labium
Géniteurs de la F1	♀	*s*	0 — 0	0 — 0
	♂	*l*	0 — 0	0 — 0
F1	♀	115	0 — 0	0 — 0
		116	0 — 0	0 — 0
		120	0 — 0	1 — 0
	♂	114	0 — 0	0 — 0
		121	0 — 0	0 — 0
Géniteurs de la F2 *s*	♀	F1 116	0 — 0	0 — 0
	♂	*s*	0 — 0	0 — 0
F2 *s*	♀	76	0 — 0	0 — 0
		114	0 — 0	0 — 0
	♂	75	0 — 0	0 — 0
		113	0 — 0	0 — 2
		116	0 — 0	2 — 4
		117	0 — 0	1 — 1

Géniteurs et hybrides			SOIES Gula	SOIES Labium
Géniteurs de la F2 *l*	♀	F1 120	0 — 0	1 — 0
	♂	*l*	0 — 0	0 — 0
F2 *l*	♀	544	0 — 0	0 — 0
		545	0 — 0	0 — 0
		546	0 — 0	0 — 0
	♂	661	0 — 0	0 — 0
		663	0 — 0	0 — 0
		666	0 — 0	0 — 0
		657	0 — 0	0 — 0
		658	0 — 0	1 — 1
		664	0 — 1	0 — 0
Géniteurs de la F3	♀	F2 *s* 114	0 — 0	0 — 0
	♂	F2 *s* 113	0 — 0	0 — 2
F3	♀	609	0 — 0	0 — 0
		705	0 — 0	0 — 0
	♂	611	0 — 0	0 — 0
		612	0 — 0	0 — 0
		610	0 — 0	0 — 1

3. *HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES*

Chrysotribax × Chrysotribax.

L'irrégularité des soies gulaires chez ces insectes est trop élevée pour qu'elle puisse fournir des enseignements décisifs à partir d'un matériel malheureusement restreint. Seule la chaetotaxie labiale peut nous apporter matière à réflexion car si elle est notable chez *rutilans*, elle est pratiquement nulle chez *hispanus*.

* *rutilans rutilans* × *hispanus*.

Un seul produit F1, ♂, issu de la combinaison d'un couple normal (♀ *r* × ♂ *h*) montre une très petite soie labiale, gauche.

* *rutilans perignitus* × *hispanus*

Un seul bâtard F1, ♀, né de l'union (♀ *p* × ♂ *h*) de deux parents normaux, porte une soie labiale gauche de taille moyenne.

C'est donc bien timidement que la propension tératologique de *rutilans* émerge lors de son association avec *hispanus*.

Chrysocarabus s. str. × Chrysocarabus s. str.

Il n'en est pas de même au cours de certains croisements entre espèces de ce dernier sous-genre :

* *splendens* × *lineatus* (tabl. 42).

On remarque d'abord la présence d'une soie gulaire chez un produit ♂ F2 *l*, alors qu'aucun ascendant direct ou éloigné n'en possède; ensuite que les soies labiales sont représentées à toutes les générations et fortement à la F2 *s* où trois ♂♂ sur quatre en ont, l'un d'entre eux, même, un nombre élevé (fig. 69). Ces soies labiales se manifestent même si les géniteurs en sont privés (F1 et F2 *s*). Par contre la F3 présente une chaetotaxie presque régularisée : seul en effet le ♂ 610 porte une petite soie labiale gauche.

Dans ce croisement l'hybridation a porté à un plus haut degré l'aptitude aux soies gulaires et labiales, faculté qui, on l'a vu, s'exprime de loin en loin chez *lineatus*.

* *splendens* × *festivus* (tabl. 43).

On constate l'apparition d'une paire de soies gulaires chez la ♀ F1, alors que ses géniteurs ne la possèdent pas (fig. 69).

En outre la tare se transmet, atténuée, à la F2 *s* (fig. 69).

Cet exemple traduit plus éloquemment encore que le précédent l'influence perturbatrice de l'hybridation car les deux espèces associées ici sont toutes deux à stabilité chaetotaxique très élevée.

TABLEAU 43

ANOMALIE DE LA CHAETOTAXIE GULAIRE ET LABIALE DANS LE CROISEMENT *splendens* (*s*) × *festivus* (*f*)

Géniteurs et Hybrides		Soies		Géniteurs et Hybrides		Soies	
		Gula	Labium			Gula	Labium
Géniteurs de la F1	♀ *s*	0 — 0	0 — 0	Géniteurs de la F2 *s*	♀F1	1 — 1	0 — 0
	♂ *f*	0 — 0	0 — 0		♂ *s*	0 — 0	0 — 0
F1	♀	1 — 1	0 — 0	F2 *s*	♀	1 — 0	0 — 0
	♂	0 — 0	0 — 0				

4. *HYBRIDES INTERSUBGÉNÉRIQUES*

Chrysotribax hispanus × Chrysocarabus s. str.

La chaetotaxie céphalique de ces bâtards n'a donné lieu qu'à peu de jeux tératologiques. L'une d'elles, combinée, sera vue plus loin. La transmission des soies gulaires s'explique, on l'a vu, par certaines particularités de dominance. Les soies labiales sont d'autre part absentes chez tous les hybrides F1 et F2 P.

Mais la possession de quatre soies orbitaires symétriques deux à deux, par la ♀ F2 *h* du croisement *hispanus* × *splendens*, doit être à coup sûr imputée à l'hybridation, car le matériel examiné ne m'a pas jusqu'à présent montré de duplicature bilatérale des soies orbitaires chez ces deux espèces.

Chrysotribax rutilans × Chrysocarabus s. str.

Les deux F1 du croisement *rutilans* × *splendens* sont normaux pour l'ensemble de leur garniture chaetotaxique, comme leurs géniteurs.

e. COMBINAISONS D'ANOMALIES.

Sans être fréquent, ce cas se rencontre chez certains hybrides de Carabes, comme il advient aussi quelquefois, mais plus rarement, chez les espèces pures, surtout à la suite de vicissitudes au cours de la dynamique imaginale de la métamorphose. Les groupements d'anomalies les plus courants et les plus simples concernent

les soies (tabl. 41). Dans ce domaine, une mention particulière doit être faite du ♂ F2 *s* 116 du croisement *splendens* × *lineatus*, pourvu à la fois de six soies mentonnières (fig. 69) et de deux palpes labiaux trichètes.

Parfois cependant se distinguent des bâtards porteurs de véritables complexes tératologiques impliquant divers organes. Cinq manifestations de ce genre ont été notées :

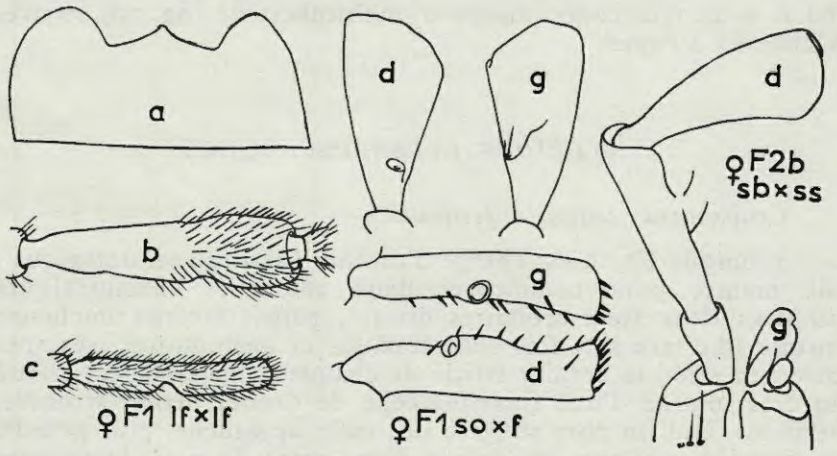


Fig. 70. — Caractères tératologiques de *Chrysocarabus* (suite). A gauche, ♀ F1 *lineatus fuliginosus* (lf) × *lineatus fuliginosus* (lf) : a, labium; b, articles antennaires 4 et 5 soudés; c, dernier article antennaire droit. A droite, ♀ F2b intersubspécifique *solieri bonneti* (sb) × *solieri solieri* (ss) : palpes labiaux droit (d) et gauche (g). Au milieu, ♀ F1 interspécifique *solieri* (so) × *auronitens festivus* (f) : en haut, derniers articles droit (d) et gauche (g) des palpes labiaux; en bas, premiers articles droit (d) et gauche (g) des protarses.

1. *PRODUITS DE MUTANTS* NIGRINOS

Croisement ♀ *lineatus fuliginosus* × ♂ *lineatus fuliginosus.*

La ♀ F1 combine le monochétisme de son palpe labial droit avec une asymétrie du labium, par réduction de son lobe gauche, et surtout avec deux anomalies antennaires, dont l'une au moins symétrique (la mutilation partielle d'une antenne n'ayant pas permis de savoir si l'autre l'était aussi). A chaque antenne, les quatrième et cinquième articles, raccourcis, sont soudés en un gros élément mixte, lisse à la base, poilu au sommet; une constriction affecte la région moyenne. D'autre part le dernier article antennaire droit, de longueur anormale, est à demi partagé en deux vers son milieu par une profonde échancrure (fig. 70).

2. *HYBRIDES INTERSUBSPÉCIFIQUES*

Croisement *solieri bonneti* × *solieri solieri.*

Chez la ♀ F2 *b* A 217 la présence extraordinaire d'une soie gulaire s'associe d'abord à d'autres anomalies chaetotaxiques : deux soies orbitaires gauches, palpigère labial droit polychète, soies surnuméraires au pronotum, mais elle se conjugue également avec des tares anatomiques d'un autre genre : palpe labial gauche réduit à un très court moignon multituberculé (fig. 70), élytres déhiscents à l'apex.

3. *HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES*

Croisement *solieri* × *festivus.*

L'unique F1, ♀, est chargé d'un lourd fardeau tératologique : elle montre pour commencer deux anomalies chaetotaxiques simples : deux soies orbitaires droites, palpes labiaux unichètes; ensuite une tare à la fois chaetotaxique et anatomique, très spéciale : en effet, le dernier article de chaque palpe labial est creusé du côté interne d'une fossette; celle de droite, petite, arrondie, porte au fond un pore sétigère nu; celle de gauche, plus grande, en gouttière oblique, est munie d'une soie; de plus, le premier article de chaque protarse se gonfle d'une tumeur noduleuse; ces deux expansions se répondent symétriquement; l'une d'elles est tranchée d'une curieuse facette circulaire (fig. 70). On a d'autre part déjà signalé la voussure anormale de cet insecte ainsi que la déhiscence apicale de ses élytres à côtes déviées, sa rugosité anormalement élevée. Ce n'est pas tout, car ce déshérité montre encore des bizarreries de pigmentation d'appendices : le scape et la seconde cuisse du côté droit sont nettement plus clairs que les articles homologues de gauche.

4. *HYBRIDES INTERSUBGÉNÉRIQUES*

Croisement *hispanus* × *festivus.*

Deux F1 sur cinq sont anormaux, tous deux ♀. La première, à chaetotaxie céphalique sans défaut, est affectée d'élytres mal mis en place (le gauche plissé sur lui-même, le droit tordu dans le sens de la longueur), d'une antenne droite à premiers articles noueux, et d'une sculpture exagérément rugueuse. La seconde

s'éloigne de la précédente par une modification de sa chaetotaxie (orbite gauche et scape droit achètes) associée à un pronotum légèrement asymétrique (1).

Un nombre encore trop parcimonieux d'hybrides ne permet d'extraire de ce qui précède que des conclusions générales prudentes. Toutefois quelques remarques fondamentales se font jour :

L'hybridation entraîne incontestablement chez les *Chrysocarabus* des troubles ontogéniques dont ampleur et fréquence varient selon les croisements.

Parfois le brassage, même intersubgénérique, n'apporte aucune malformation. L'ontogenèse, une fois mise en route, se poursuit sans accroc jusqu'à la fin. A l'opposé, il arrive que la simple combinaison de deux mutants de la même sous-espèce perturbe fortement la descendance (*lineatus* mélanisants).

Parfois encore le mélange de certaines espèces, très stables à l'état pur, marque ostensiblement leurs bâtards. Il en est ainsi surtout lors des croisements entre *Chrysocarabus* s. str. *splendens* × *lineatus*, *splendens* × *festivus*.

De toutes les espèces croisées, *solieri* est tératologiquement la plus sensible. Déjà très affectée à l'échelon intersubspécifique elle est ébranlée de façon spectaculaire à la suite de l'union de son génome avec *festivus*.

La débilité physiologique accompagne les fortes tares anatomiques.

Enfin, en ce qui concerne la chaetotaxie céphalique, on retiendra que l'hybridation, plutôt que de susciter une descente du courant évolutif, tend au contraire vers la remontée aux sources. C'est ainsi qu'un véritable atavisme calosomien s'observe chez les *Chrysocarabus* pour la pilosité labiale.

---

(1) L'asymétrie du pronotum est rare chez les individus d'espèces pures : je n'en ai jusqu'à présent rencontré que très peu d'exemples (fig. 69).

CHAPITRE DEUXIÈME

RELATIONS CYTOGÉNÉTIQUES

Parmi les liens qui peuvent se nouer entre espèces différentes à la faveur des phénomènes d'hybridation les plus intéressants sont à coup sûr ceux qui se rapportent à la collaboration la plus intime de deux êtres, celle de leurs constituants cellulaires.

Pour délicats qu'ils soient, les problèmes cytologiques posés par les bâtards ont séduit de nombreux chercheurs. Dans le seul domaine entomologique, sont particulièrement à retenir les travaux de FEDERLEY et BYTINSKY-SALZ sur des Papillons, DOBZHANSKY, KERKIS et KOLLER sur des Drosophiles, et, très récemment, de ST. SMITH sur des Coccinellides et Curculionides.

La cytologie des hybrides repose sur deux assises fondamentales, d'ailleurs complémentaires : l'étude comparée des garnitures chromosomiques des espèces combinées, la dynamique du matériel chromatique mixte dans la lignée germinale; cette dernière question sera ici limitée aux ♂♂.

A. GARNITURES CHROMOSOMIQUES DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

I. *NOTIONS DESCRIPTIVES.*

L'étude des garnitures, ayant été faite en collaboration (PUISSÉGUR et BOUIX, 1963), n'entre pas dans le cadre de ce travail personnel. Elle n'en est d'ailleurs qu'à sa phase initiale. D'abord, en raison de sa difficulté : le pourcentage de métaphases favorables, franches et sans ambiguïté, est très faible, à cause de la petitesse, du nombre, du peu de dispersion des chromosomes. Malgré

la quantité de préparations étudiées, de persévérantes vérifications sont indispensables. Ensuite il n'est pas impossible qu'à l'intérieur de la même espèce existent du polymorphisme et des variations numériques de chromosomes, comme il s'en trouve par exemple, parmi les Coléoptères, chez des Coccinelles et des Charençons. Enfin, *punctatoauratus* n'a pas encore été étudié.

Malgré toutes ces restrictions, les résultats actuellement acquis n'en présentent pas moins un grand intérêt en permettant de fructueuses comparaisons entre structures nucléaires et comportements génétiques.

a. NOMBRE DE CHROMOSOMES (fig. 71).

Espèces				Nombre de chromosomes	
				$2n$ ♂	Hétéro-chromo-somes
Chaeto-carabus	*intricatus*	*intricatus*	Aveyron	28	X Y
Chryso-carabus	*solieri*	*solieri*	Alpes Maritimes	27	X O
	lineatus	*lineatus*	Asturies	28	X Y
		lateralis	Galice	28	X Y
	splendens	*splendens*	Aude	29	X O
	auronitens	*festivus*	Montagne Noire	29	X O
Chryso-tribax	*hispanus*	*hispanus*	Cévennes	28	X Y
	rutilans	*rutilans*	Albères	29	X O

On remarque ainsi que :

Le nombre varie de 27 à 29 sans qu'il soit possible de considérer avec certitude 28 comme nombre de base, bien qu'il se rencontre chez l'espèce la plus archaïque (*intricatus*) ainsi que chez une autre paraissant fixée depuis longtemps (*hispanus*), alors qu'au contraire les espèces plus dynamiques montrent 29 chromosomes (*auronitens* et *rutilans*).

Solieri s'écarte de toutes les autres espèces par son nombre réduit.

Chrysocarabus s. str. et *Chrysotribax* présentent chacun les nombres de 28 et 29.

Chaetocarabus ne se singularise aucunement pour ce caractère.

Ces recherches cytologiques manquent encore de profondeur pour nous aider à comprendre si les petites variations numériques d'une espèce à l'autre ne sont pas le fait de fusions ou de fragmentations de chromosomes.

b. HÉTÉROCHROMOSOMES.

Sauf *splendens* les espèces primitives ou stabilisées de longue date sont de type XY, les espèces dynamiques de type XO.

c. MORPHOLOGIE CHROMOSOMIQUE (fig. 71).

Intricatus se distingue des six autres espèces par certains caractères (taille plus grande de ses chromosomes, attachement submétacentrique de ses deux plus grandes paires d'autosomes).

Aucun trait général ne sépare par contre les *Chrysotribax* des *Chrysocarabus* s. str. Par exemple les chromosomes de *festivus* et de *rutilans* sont en courts bâtonnets, ceux de *splendens* et d'*hispanus* plus massifs.

II. *RELATIONS ENTRE CARACTÈRES CHROMOSOMIQUES ET COMPORTEMENT GÉNÉTIQUE.*

La limitation de la compatibilité génétique interspécifique dans tous les croisements réalisés a son fondement dans un désaccord plus ou moins profond entre les constituants cellulaires, cytoplasmiques et nucléaires, des espèces confrontées. La part revenant aux divers cytoplasmes dans les processus de stérilisation doit être importante, à en juger par le nombre d'hybrides réciproques non réussis. Celle du matériel chromosomique s'exerce, elle, suivant deux modalités :

a. STÉRILITÉ CONSÉCUTIVE A UNE DYSHARMONIE STRUCTURALE.

Des espèces à nombre de chromosomes identiques sont interstériles, soit qu'elles n'engendrent même pas des F1 (*intricatus* et *hispanus*, *intricatus* et *splendens*, $2n\,♂ = 28$), soit qu'elles produisent des F1 entièrement ou partiellement stériles (*hispanus*

Fig. 71. — Garnitures chromosomiques. *Chrysocarabus auronitens festivus* : 1a, métaphase spermatogoniale; 1b, première métaphase réductionnelle. *Chaetocarabus intricatus* : 2, métaphase spermatogoniale. *Chrysotribax hispanus* : 3a, métaphase spermatogoniale; 3b, première métaphase réductionnelle; X, Y, hétérochromosomes (d'après PUISSÉGUR et BOUIX).

et *lineatus*, 2n ♂ = 28, *rutilans* et *splendens*, 2n ♂ = 29). Dans tous ces cas la stérilité, initiale ou tardive, est en rapport avec des architectures chromosomiques trop dissemblables, avec des différences rédhibitoires de nature et de configuration des molécules d'ADN de chromosomes qui s'apparient mal ou pas du tout.

b. Stérilité associée a une dysharmonie numérique.

C'est le cas de *solieri* (2n ♂ = 27) qui ne se conjugue pas avec des espèces à 2n ♂ = 28 (*hispanus*, *lineatus*) et 29 (*rutilans*, *splendens*).

L'importance de la disparité numérique ne doit pas être cependant surestimée dans ce groupe, car elle se surajoute à une dysharmonie structurale. C'est cette dernière qui prime. Une preuve évidente en est la réussite de combinaisons d'espèces numériquement désaccordées (*splendens* × *lineatus*).

B. DYNAMIQUE DU MATÉRIEL CHROMATIQUE DANS LA LIGNÉE GERMINALE DES ♂♂ HYBRIDES

Il est du plus haut intérêt d'interroger les cellules germinales des déshérités de l'hybridation pour savoir à quel moment et dans quelles conditions la mésentente entre chromatines étrangères y atteint son point culminant.

Appliquée en détail à tous les hybrides, une telle entreprise permettrait à elle seule d'accumuler la substance d'un important mémoire. Aussi cette question ne sera-t-elle abordée ici qu'à grands traits (1). D'autant que la rareté de la matière première m'a imposé une inévitable limite, la mort inattendue de bâtards destinés simultanément à des tests expérimentaux et cytologiques ayant coupé court à ces derniers.

Le classement établi par Poll, logique et séduisant, a été adopté. Rappelons-le brièvement :

Hybrides *tokonothes* : formateurs de gamètes, fertiles ou stériles.

Hybrides *steironothes* : non formateurs de gamètes. La lignée germinale est coupée soit aux spermatogonies (hybrides *apomitotiques*) soit aux spermatocytes I (h. *monomitotiques*), soit à la première division de maturation, complète ou non (h. *dimitotiques*).

---

(1) Le matériel utilisé a été fixé au Duboscq-Brazil, coloré soit à l'hématoxyline soit au Feulgen, et débité en coupes microscopiques.

I. *TOKONOTHES.*

a. FERTILES.

Prennent place ici les F1 et F2 des croisements intersubspécifiques, ainsi que, dans les combinaisons interspécifiques, certains F2 *s* et F3 (*splendens* × *lineatus*) et F2 *p* (*rutilans perignitus* × *hispanus*).

Les gonades de ces hybrides n'ont pas été étudiées en raison de leur moindre intérêt.

b. STÉRILES.

Ce type germinal, caractérisé par la juxtaposition de deux lignées, l'une apparemment normale, l'autre dégénérescente, peut se rencontrer chez diverses générations :

1. *F1*

Chrysotribax (Planche VII, *a*).

L'exemple étudié concerne un produit : ♀ *rutilans rutilans* × ♂ *hispanus*, âgé de deux ans, à gonades seulement un peu réduites, à tube testiculaire de calibre presque normal, dont les multiples sections montrent une évolution germinale plus ou moins complète.

* *Lignée germinale normale.*

Elle débute aux spermatogonies avec une prépondérance des spermatogonies II, bien représentées malgré l'âge avancé de l'insecte, se poursuit par de larges plages de spermatocytes I, avec, à profusion, des stades zygotène et synapsis. Les bouquets correspondants sont particulièrement nombreux et caractéristiques. Bien que les métaphases de la première division de maturation soient rares dans les préparations, la lignée germinale n'en évolue pas moins, au travers d'une spermiogenèse notablement représentée, jusqu'aux spermatozoïdes eux-mêmes.

* *Lignée germinale atypique.*

L'atypisme débute dès les spermatogonies, dont certaines sont géantes, probablement doubles, se poursuit de la même manière chez certains spermatocytes I. Mais le gigantisme de cellules germinales initiales ne représente pas la physionomie essentielle du trouble de cette lignée. Le phénomène majeur concerne en effet la dégénérescence des spermatocytes I. Elle affecte deux aspects :

Dégénérescence en sphérules syncytiales.

Elle intéresse tout ou partie seulement de l'ensemble cellulaire cystaire. Des spermatocytes I s'assemblent et se soudent en un complexe plurinucléé de forme souvent régulière, subsphérique ou sphérique. Cette fusion peut réunir des spermatocytes en début de prophase; une de ces boules, bien régulière et cohérente, est ainsi constituée d'un assemblage de spermatocytes à noyau petit, dense, à chromatine finement granuleuse, sans région centrale claire; mais elle se fait généralement à un stade plus tardif, plus particulièrement aux stades zygotène et synapsis. Après la concentration synaptique de la chromatine, les noyaux apparaissent hyperchromatiques, astructurés, souvent sphériques. La pycnose est définitive : ils se désagrègent ensuite progressivement, soit au niveau des spermatocytes survivants, soit à celui des cystes en spermiogenèse.

Ces sphérules syncytiales existent déjà chez les individus des espèces parentes. Chez l'hybride F1 étudié leur nombre, quoique supérieur à la norme, n'est pas élevé.

Dégénérescence poussiéreuse.

Certains spermatocytes I diffèrent leur dégénérescence jusqu'à la diacinèse. Mais à ce stade la genèse des tétrades subit une profonde altération. Le phénomène est malheureusement difficile à préciser en raison du nombre infime de métaphases de première division de maturation rencontrées. Quoi qu'il en soit, occupant la place des tétrades normales, se forment des masses chromatiques pycnotiques, des blocs égaux ou inégaux, le plus souvent par deux ou trois. A ce stade, les cystes offrent des images particulièrement suggestives, mimant une fine pulvérisation d'encre. Ces éléments pycnotiques peuvent secondairement se souder, ce qui aboutit à un ensemble de grains parfois très inégaux.

Ces spermatocytes aberrants se retrouvent, attardés, au milieu des stades de spermiogenèse. Dans ce cas les cystes peuvent être holodégénérescents, ne contenant plus que des résidus spermatocytaires, ou hémidégénérescents, composés à la fois de ces derniers et de spermatides.

En outre se rencontrent des spermatides géantes, au moins doubles, peut-être quadruples. Par places elles sont assez abondantes. Des caryogamies incomplètes aboutissant à de curieux noyaux bilobés, s'observent également à ce stade. Enfin des différences sensibles de tailles entre spermies inclinent à penser qu'il en est de *polypyrènes*. Mais la technique des coupes utilisée ne permet pas d'être absolument affirmatif sur ce dernier point.

Chrysocarabus s. str.

* *Premier exemple* : ♂ F1 *splendens* × *pseudofestivus.*

Les deux produits étudiés, âgés d'un an, très semblables entre eux quant à leurs gonades, montrent deux pelotons testiculaires subnormaux de développement et de calibre. L'analyse de la lignée dégénérescente offre des ressemblances poussées avec celle du *Chrysotribax* précédent : quelques spermatocytes I géants, mais le plus grand nombre en dégénérescence sphérulaire (boules syncytiales peu nombreuses et petites) ou poussiéreuse, ces derniers égarés parfois parmi les cystes à spermatides; forte présomption de spermies *polypyrènes* d'après leur taille, leur forme, leur vacuolisation.

* *Deuxième exemple* : ♂ F1 *barthei* × *auronitens* (Planche VII, *d*).

Ce ♂, sacrifié à un an, montre, malgré des gonades fortement réduites, une structure germinale très voisine de celles des précédents. En particulier les deux types de dégénérescence spermatocytaire sont bien nets, avec des sphérules syncytiales peu nombreuses et oligovalentes (2-12 cellules seulement) et des cystes à chromatine pycnotique poussiéreuse, dont certains noyés au milieu de cystes pleins de spermatozoïdes (la spermiogenèse, très avancée, ne montre que très peu de spermatides).

2. *F2 P*

Exemple étudié : ♂ F2 *l* du croisement *splendens* × *lineatus* (Planche VII, *f*).

Sacrifié à l'âge de deux ans, porteur de gonades réduites de près de leur moitié, il présente des altérations du même ordre que les précédents, avec des spermatocytes I géants, de nombreuses sphérules syncytiales, les unes très petites, les autres grandes, dont certaines se retrouvent, avec une chromatine très finement pulvérisée, au niveau des cystes en spermiogenèse. A ce même niveau on peut observer des cystes retardataires holospermatocytaires ou hémispermatocytaires. Enfin les dimensions de certaines spermies semblent indiquer leur caractère *polypyrène.*

II. *STEIRONOTHES.*

L'absence de lignée germinale complète est leur caractéristique fondamentale. Leur étude concerne uniquement des F1 :

a. CHRYSOTRIBAX.

♀ *hispanus* × ♂ *rutilans* (Planche VII, *c*).

Trois ♂♂ de cette combinaison, âgés d'un an, ont pu être étudiés. Leurs gonades sont réduites. L'atypisme de la lignée germinale s'y présente avec les mêmes caractères que chez les *tokonothes* : spermatogonies et spermatocytes géants, au moins doubles, sphérules syncytiales de spermatocytes I très caractéristiques. La dégénérescence poussiéreuse est plus ou moins nette. Aucune image typique de diakinèse et de tétrades n'a pu être repérée.

b. CHRYSOCARABUS S. STR.

Premier exemple : ♂ **F1** *splendens* × *festivus.*

Deux exemplaires étudiés, issus de la Montagne Noire, probablement F1, d'âge incertain.

Les gonades du premier, inégales, l'une subnormale, l'autre plus petite, et du second, réduites toutes deux, l'une plus fortement, sont très voisines de structure; l'atypisme de leur lignée germinale est pratiquement identique à ceux des insectes précédents : des spermatogonies et des spermatocytes géants et binucléés, spermatocytes en dégénérescence poussiéreuse. L'un des exemplaires, moins avancé, est dépourvu de sphérules syncytiales spermatocytaires, l'autre en possède. Ce dernier montre également un petit nombre de tétrades dont il est impossible d'apprécier le degré d'atypisme.

Deuxième exemple : ♂ **F1** *lineatus* × *barthei* (Planche VII, *b*, *b'*).

Le seul produit ♂ obtenu a pu être étudié, âgé de deux ans. Ses gonades sont inégales, l'une un peu réduite, l'autre de moitié. Elles reproduisent les structures troublées vues plus haut : quelques spermatocytes géants et binucléés çà et là, mais la dégénérescence des spermatocytes prend chez cet hybride une grande extension. D'abord quant à la profusion des sphérules syncytiales. Si par places il n'en existe que peu, formées de la coalescence d'un petit nombre de cellules, en d'autres endroits elles foisonnent à tel point qu'on a l'impression que tous les cystes se résolvent en sphérules inégales, le nombre des masses chromatiques de la boule pouvant dépasser la vingtaine. Certaines sphérules contiennent des spermatocytes en métaphase. Mais l'avortement de ces cinèses méiotiques engendre des résidus hyperchromatiques formant sur place des masses pycnotiques globuleuses très inégales,

certaines extrêmement petites, d'autres moyennes ou très volumineuses, nées de fusions secondaires, le plus souvent en position marginale dans les sphérules. La dégénérescence en poussière des spermatocytes I isolés se rencontre également, elle se traduit aussi par des masses hyperchromatiques de tailles très diverses, les plus grosses résultant de la fusion d'un petit nombre de cellules.

Ces processus d'atypisme sont généreusement offerts par cet hybride, en sorte que peu de spermatocytes subsistent intacts dans ce vaste champ d'altération germinale.

c. CHRYSOTRIBAX × CHRYSOCARABUS s. str.

Un seul produit a pu être étudié : ♂ F1 *hispanus* × *auronitens festivus* (Planche VII, e, e').

Sacrifié en sa première année, ce ♂ à gonades fort réduites, montre un tube testiculaire atrophié, très étroit, et une lignée germinale misérable, fortement égarée : cystes très irréguliers, étriqués, oligocytaires, lâches; spermatogonies géantes et binucléées plus fréquentes que dans les exemples précédents; très large participation de l'ensemble des cystes à la formation de petites sphérules syncytiales et surtout de pycnoses isolées, ces dernières à gros globules nucléaires directement issus de bouquets synaptiques ou à fine poussière hyperchromatique dérivant de résidus diacinétiques.

Ainsi, ces recherches cytologiques, bien qu'à leur début, permettent de mettre l'accent sur un certain nombre de points :

Prépondérance de la stérilité génique chez les ♂♂ hybrides de Carabes.

Nature *dimitotique* des *steironothes.*

Existence simultanée, dans un même croisement et suivant le sens de ce dernier, d'hybrides F1 *tokonotes* et *steironothes* (*hispanus* × *rutilans*) (1).

Perturbation maxima de la lignée germinale chez le seul bâtard intersubgénérique étudié.

L'extension de ces études est indispensable pour donner une portée plus générale à certains de ces résultats. Elle permettra de plus de déterminer la part éventuelle que peuvent prendre chez les hybrides interspécifiques de Carabes les phénomènes d'introgression, découverts par les botanistes, mais retrouvés chez les animaux et en particulier chez des Papillons (Federley, 1953).

(1) Rappelons que le ♂ F1 de Raynaud à fécondité litigieuse est un produit ♀ *h* × ♂ *r*, c'est-à-dire de la combinaison la plus affectée dans sa lignée germinale.

CHAPITRE TROISIÈME

RELATIONS TAXONOMIQUES

L'un des objectifs de la génétique expérimentale, enrichie des données biométriques et cytologiques, est d'apporter une large contribution à l'édification d'une systématique sûre. Ainsi comprise, elle constitue l'un des plus solides piliers de toute taxonomie moderne. C'est pourquoi le moment est venu de rénover par ses apports la classification traditionnelle des Carabes, à base uniquement morphologique.

A. CONCEPTIONS EN COURS

I. *DIVISIONS SUPRASPÉCIFIQUES*

a. POSITION SYSTÉMATIQUE DE *Chaetocarabus intricatus*

Ce Carabe occupe des places taxonomiques différentes suivant les auteurs :

DE LAPOUGE en fait un sous-genre parmi les Pliochètes (palpes labiaux polychètes) et le sépare des *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* s. str. (palpes labiaux dichètes).

BREUNING l'associe au contraire aux *Chrysotribax* dans le genre *Tribax*.

JEANNEL l'érige en genre et le sépare de tous les autres.

b. POSITION SYSTÉMATIQUE DE *Chrysotribax* ET *Chrysocarabus*

DE LAPOUGE les dissocie en deux genres entre les Tribacogéniens (deux soies gulaires) pour les premiers et les Psilogoniens (pas de soies gulaires) pour les seconds.

BREUNING l'imite, intégrant *Chrysotribax* dans le sous-genre *Tribax* et *Chrysocarabus* dans le sous-genre *Coptolabrus*.

JEANNEL les réunit au contraire suivant deux divisions subgénériques dans le genre *Chrysocarabus* s. l.

II. *DIVISIONS SPÉCIFIQUES*

a. *Chrysotribax*

Tous les classificateurs les divisent en deux espèces, *hispanus* et *rutilans*, sauf JEANNEL qui leur en ajoute une troisième : *bugareti*.

b. *Chrysocarabus* S. STR.

Presque tout le monde est d'accord pour y distinguer six espèces : *olympiae*, *solieri*, *splendens*, *lineatus*, *auronitens*, *punctatoauratus*.

Toutefois STURANI, se fondant sur des caractères larvaires, tend à isoler *olympiae* suivant une nouvelle unité supraspécifique : *Sellaecarabus*.

D'autre part BREUNING considère *auronitens* et *punctatoauratus* comme deux sous-espèces d'une grande espèce *auronitens*.

Enfin JEANNEL tient *lineatus* comme « espèce bien distincte du *lateralis* des Cantabres et de la Galice, dont le pronotum est ponctué comme chez *punctatoauratus*, les élytres subparallèles et bicolores, l'apex du pénis bien différent ».

III. *DIVISIONS INFRASPÉCIFIQUES*

Pour éviter toute surcharge inutile, il ne sera ici question que des formes litigieuses. Le statut taxonomique de certaines d'entre elles est non établi, imprécis ou variable suivant les auteurs :

auronitens cupreonitens	: sans statut (BREUNING, JEANNEL) variété (BARTHE)
a. putzeisi et *letacqui*	: sans statut (BREUNING) variétés ou aberrations (BARTHE, JEANNEL)
a. festivus violaceopurpureus	: sans statut (BREUNING, JEANNEL) aberration (BARTHE)
punctatoauratus pseudofestivus	: sans statut (BREUNING) aberration (BARTHE) mutation (JEANNEL)

B. CONCEPTIONS PERSONNELLES

I. *DIVISIONS SUPRASPÉCIFIQUES.*

a. GÉNÉRIQUES.

Ce cas concerne *Chaetocarabus intricatus*. Il me paraît simple : en raison de caractères anatomiques singuliers, d'une physionomie chromosomique bien à lui, et surtout du refus de toute concession génétique complète aux autres espèces, il doit être génériquement séparé.

b. SUBGÉNÉRIQUES.

1. *SÉPARATION DE* CHRYSOTRIBAX *DE* CHRYSOCARABUS s. str.

L'échange multiple de gènes entre *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* est évidemment en opposition avec tout écartèlement générique de ces deux groupes d'insectes. Mais d'autre part le fait que les combinaisons *Chrysotribax* × *Chrysocarabus* ont dans l'ensemble une moindre réussite que celles qui conjuguent des *Chrysotribax* entre eux ou des *Chrysocarabus* entre eux est favorable à une démarcation taxonomique supraspécifique (1). La conception de JEANNEL est donc justifiée.

2. *POSITION SYSTÉMATIQUE DE* SOLIERI

Tout au long de ce travail je me suis efforcé de mettre en lumière les singularités de ce Carabe. Certains de ses caractères anatomiques, normaux ou tératologiques, son karyogramme spécial et surtout son comportement génétique très à part ouvrent entre cette espèce et ses collatérales un fossé plus large que celui qui sépare les *Chrysotribax* des *Chrysocarabus* s. str.

Aussi, tout bien pesé, me semble-t-il conforme à la logique de détacher cette espèce des *Chrysocarabus* et d'en faire un sous-genre distinct, pour lequel je propose le nom de *Dysmictocarabus* (2).

II. *DIVISIONS SPÉCIFIQUES*

a. CHRYSOTRIBAX.

On ne reviendra plus sur la nature hybride de *bugareti*.

Ct. hispanus et *rutilans*, à formule chromosomique différente, à gonomothélydie même chez les bâtards de la combinaison *hispanus* × *rutilans perignitus*, constituent deux espèces distinctes, malgré la ressemblance si étonnante entre *hispanus* et certains *rutilans* bicolores qu'on peut parler d'espèces *pseudojumelles*.

b. CHRYSOCARABUS s. str.

Les divers cloisonnements génétiques mis en évidence, accompagnés parfois d'une inégalité numérique des chromosomes et toujours d'amples déviations de la lignée germinale des ♂♂ hybri-

(1) La perturbation particulièrement sévère de la lignée germinale du ♂ F1 *hispanus* × *festivus* est un argument favorable supplémentaire.

(2) De *dysmictos*, de nature à ne pas se mêler.

des, confirment les quatre divisions traditionnelles à critère morphologique établies de longue date dans un groupe ayant toujours connu la faveur des systématiciens : *lineatus*, *splendens*, *auronitens*, *punctatoauratus*. Quelques remarques et rectifications relatives aux conceptions personnelles de JEANNEL et BREUNING s'imposent toutefois :

D'abord le plan de clivage entre *lineatus* et *lateralis* ne doit pas passer, comme le pense JEANNEL, au niveau spécifique, mais au niveau subspécifique. En effet non seulement l'étude cytologique a révélé des karyogrammes identiques entre ces deux formes, mais encore des expériences personnelles encore non publiées m'ont permis de m'assurer de leur interfécondité durable. La compatibilité génétique complète n'ayant jamais, chez les *Chrysocarabus* s. l. expérimentés, franchi les limites subspécifiques, il me paraît logique de considérer *lineatus* et *lateralis* comme deux sous-espèces de *lineatus*. Malgré des différences morphologiques appréciables elles partagent un caractère anatomique très caractéristique et très constant chez cette espèce, la longueur et la forme de l'aile membraneuse.

Ensuite la séparation morphologique d'*auronitens* et de *punctatoauratus* n'est pas toujours facile en raison de fortes convergences de certaines de leurs sous-espèces, *auronitens festivus* et *punctatoauratus pseudofestivus* par exemple. Si la distinction des ♂♂, pourvus de bons critères sexuels séparateurs, ne pose pas de problèmes, celle de certaines ♀♀ est parfois malaisée. Les ailes membraneuses de ces deux Carabes, trop voisines de taille et de forme, ne peuvent servir ici de critères sûrs de détermination. Le seul caractère distinctif stable entre ces deux sous-espèces est la coloration des tibias, noirs chez *festivus*, bruns rouges chez *pseudofestivus*. *Auronitens* et *punctatoauratus* sont donc anatomiquement presque tangents par ces deux sous-espèces. Ici encore, les deux espèces sont *pseudojumelles*.

Ce sont certainement des considérations de cet ordre qui ont incité BREUNING à les reléguer au rang de sous-espèces.

Je partagerais volontiers ce point de vue si la génétique le confirmait. Mais *auronitens* et *punctatoauratus* n'ont pas, entre eux, donné de meilleurs résultats que les autres combinaisons interspécifiques sur les plans de la fertilité et de la luxuriance physiologique des hybrides (1) ; la gonomothélydie observée, la dégénérescence partielle de la lignée germinale du ♂ F1 étudié, me poussent au contraire, malgré d'étroites ressemblances anatomiques et écologiques, à les séparer en deux entités spécifiques.

---

(1) Mis à part, bien entendu, *solieri* × *festivus*.

Le tableau 44 qui s'efforce de réhabiliter les caractères alaires, injustement ignorés des systématiciens, met en lumière les rapports spécifiques des espèces étudiées.

III. *DIVISIONS INFRASPÉCIFIQUES.*

a. Sous-espèces.

Cupreonitens, formant à lui seul toute la population de Cerisy, est évidemment une sous-espèce géographique mélanisante typique, récessive par rapport à *auronitens auronitens*.

Pseudofestivus est une sous-espèce rufinisante mais dominante qui occupe de vastes régions du Saint-Gironnais.

b Formes infrasubspécifiques.

Mes résultats expérimentaux concernant la mélanisation permettent de ranger définitivement au nombre des mutants (1) les formes *lineatus fuliginosus*, *festivus violaceopurpureus* et *auronitens putzeisi* (= *letacqui*).

Mais parallèlement les mêmes résultats amènent à éliminer de la nomenclature les formes *festivus purpureorutilans* et *holochrysus*, *solieri cyaneoviridis* et *louveti* dont l'expérience a démontré sans contestation le caractère métis. Seule la rencontre de ces dernières formes au sein de populations totalement dépourvues de *nigrinos* plus foncés entraînerait leur résurrection en qualité de mutants.

Ainsi, la génétique contribue-t-elle à mettre chacun à leur place les divers composants du complexe systématique étudié. Elle l'enrichit d'un sous-genre nouveau, mais l'allège par contre de deux espèces dont l'une disparaît, dont l'autre glisse au rang subspécifique, confirme des sous-espèces, valorise en tant que mutations des insectes à statut taxonomique jusqu'ici confus.

(1) Le terme d'aberration, si employé par certains, recouvrant à la fois mutation, forme hybride, somation, doit s'effacer chaque fois que l'expérience le permet devant ces vocables plus précis.

TABLEAU 44
CLÉ DICHOTOMIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

1. Palpes labiaux polychètes. Palpes maxillaires à dernier article sillonné, à avant-dernier article polychète. Apophyse prosternale fortement bombée ..... Gen. *Chaetocarabus*. Espèce unique : *intricatus*.
— Palpes labiaux dichètes. Palpes maxillaires à dernier article non sillonné, à avant-dernier article achète. Apophyse prosternale peu bombée..... Gen. *Chrysocarabus* s. l.

Gen. *CHRYSOCARABUS* s. l.

1. Des sillons abdominaux. Fossettes du pronotum fortes. Trois *pulvilli*. Aile membraneuse effilée, non linéaire. Pas de soies gulaires ..... Subgen. *Dysmictocarabus* nov.
Espèce unique : *solieri*
— Pas de sillons abdominaux. Fossettes du pronotum moins accusées. Trois ou quatre *pulvilli*. Aile membraneuse variable. Soies gulaires absentes ou présentes 2
2. Pas de soies gulaires. Quatre *pulvilli*. Fossettes primaires réduites ou absentes .... Subgen. *Chrysocarabus* s. str.
4 espèces
— Deux soies gulaires (sauf exceptions). Trois *pulvilli*. Fossettes primaires développées ..... Subgen. *Chrysotribax*
2 espèces

Subgen. *CHRYSOCARABUS* s. str.

1. LTi/LA très proche de 1. Aile membraneuse linéaire ..... *lineatus*
— LTi/LA très supérieur à 1. Aile membraneuse non linéaire..... 2
2. Aile en triangle allongé. LP / lP > 0,8. Elytres lisses ou sublisses ..... *splendens*
— Aile très courte en triangle large. LP/lP < 0,8. Elytres plus ou moins rugueux ponctués et costulés 3
3. Scape et cuisses toujours rougeâtres. Articles antennaires 7-8 (♂) non échancrés ... *auronitens*
— Scape et cuisses rougeâtres, bruns ou noirs suivant les races. Tibias toujours bruns. Articles antennaires 7-8 (♂) échancrés. Points costaux plus constants et plus nets. *punctatoauratus*

Subgen. *CHRYSOTRIBAX*

1. Tête et pronotum très fortement ponctués. Articles antennaires 7-8 (♂) fortement échancrés. Toujours bicolore ..... *hispanus*

— Tête et pronotum non ou très peu ponctués. Articles antennaires 7-8 (♂) non ou peu échancrés. Unicolore ou bicolore ... *rutilans*

CHAPITRE QUATRIÈME

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

La phylogénie, véritable systématique dynamique, est si directement liée à la génétique qu'il ne me semble pas possible, dans un travail de ce genre, d'en éluder même une brève esquisse, malgré l'inévitable brume dont les hypothèses entourent tout essai d'enchaînement généalogique.

Celle des Carabes a intéressé trois auteurs principaux :

De Lapouge et Jeannel s'appuient sur des arguments anatomiques (larves et adultes), zoogéographiques et, dans une très faible mesure pour le premier, paléontologiques (1). Fradois a le grand mérite d'y ajouter des arguments biologiques, systématiquement négligés ou écartés par ses prédécesseurs (périodes reproductrices, aptitudes génétiques).

Les résultats du présent travail vont apporter quelques lueurs supplémentaires à cette question.

A. CONCEPTIONS EN COURS

I. *CHAETOCARABUS INTRICATUS*

De Lapouge et Jeannel sont d'accord sur les caractères singuliers de cet insecte. Le premier insiste fort sur l'archaïsme des *Chaetocarabus :* « Il semble qu'on ait affaire à des survivants d'un groupe à peu près éteint, très ancien, très rapproché des communs ancêtres des Pliochètes, Tribacogéniens et Psilogoniens » (2). Fradois rattache également les *Chaetocarabus* au rameau ancestral des *Chrysotribax.*

---

(1) Nos connaissances sur les Carabes fossiles sont encore très fragmentaires.

(2) *Genera Insectorum,* II, p. 219.

II. *MEGODONTUS*

Bien que mes recherches n'aient pas porté sur ce sous-genre, il ne peut être passé sous silence ici, en raison des problèmes que posent les présumés hybrides *Megodontus* × *Chrysocarabus*.

De Lapouge écrit prudemment : « Il n'est pas impossible... que les Pliochètes desquels dérivent indirectement les *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* aient été voisins des ancêtres des *Megodontus* » (1). Se fondant sur la présence en Espagne et aux Pyrénées des races les plus primitives, l'auteur conclut aussi à l'origine atlantique possible de ce sous-genre.

Fradois fait dériver les deux ensembles *Megodontus* — *Procrustes* et *Chrysotribax* — *Chrysocarabus* d'une souche asiatique angarienne commune dont la vague colonisatrice, dirigée vers l'ouest à partir de l'ère Secondaire, est venue occuper des positions européennes.

III. *CHRYSOCARABUS* s. l.

Bien que les situant dans deux ensembles différents, de Lapouge attribue aux *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* une origine commune. Pour lui les *Chrysotribax* « sont probablement arrivés par la Galice et le versant sud des Pyrénées, les formes attardées étant localisées en Aragon et en Andorre ».

Pour les *Chrysocarabus* les choses sont plus complexes. Si l'unanimité se fait entre les auteurs sur le caractère relicte d'*olympiae* et *solieri*, leurs conceptions divergent notablement pour les quatre autres espèces : *splendens*, *lineatus*, *auronitens* et *punctatoauratus*.

Le désaccord porte d'abord sur l'origine géographique. Selon de Lapouge cet ensemble est « venu des terres à l'ouest de l'Espagne et de la France, qui se sont englouties lors de la formation de l'Atlantique nord ». Pour Jeannel au contraire (et Fradois épouse ses vues) « les *Chrysocarabus* forment une grande lignée dont les souches se sont différenciées sur la chaîne pyrénéo-provençale du Nummulitique. Aussi sont-ils abondamment représentés dans les Pyrénées et la Montagne Noire ». Le même auteur poursuit : « D'autre part les *Chrysocarabus* se rattachent certainement aux *Tribax* de la faune caucasienne... Nul doute que les *Tribax* et les *Chrysocarabus* soient la descendance de Carabes primitifs qui peuplaient au Montien la Mésogéide, chaîne montagneuse continue depuis les Pyrénées jusqu'au Caucase, à travers la Tyrrhénide et l'Egéide ».

La divergence porte ensuite sur les enchaînements phylétiques eux-mêmes.

De Lapouge aboutit à *auronitens* par un tronc phylétique rectiligne dont les rameaux portent, de la base au sommet, suivant un ordre d'ancienneté décroissante : *olympiae*, *solieri*, *lineatus*, *splendens* et *punctatoauratus*, ces trois derniers formant avec *auronitens* le « complexe *splendens* — *auronitens* ». Cet ensemble, sans filiation directe avec les deux autres espèces, ni dans un sens ni dans l'autre, est « à généalogie difficile à dresser ». Du long développement qui suit retenons l'origine commune de *lineatus* et de *splendens*, ainsi que les évolutions parallèles de ces deux espèces vers des formes de plus en plus lisses, le particularisme de

(1) *Genera Insectorum*, II, p. 212.

punctatoauratus qui « cherche sa voie dans plusieurs directions » et l'évolution spéciale *d'auronitens* » exemple aussi parfait que le *violaceus* d'espèce polygénique (1).

Pour FRADOIS le phylum originel mésogéidien des *Chrysocarabus* s. l. s'est épanoui suivant trois lignées : La première vers les *Chrysotribax*, la seconde aboutissant à l'*auronitens*, « bel exemple de spécification sur place », la troisième plus diverse puisqu'elle mène à partir d'une forme nodale modifiée dans le sens *festivus* à des « mutations *festivus*, *punctatoauratus*, *splendens* ». Ce dernier serait enfin à l'origine de *lineatus*.

On voit donc que les conceptions phylogénétiques des trois auteurs sont loin de se confondre.

B. CONCEPTIONS PERSONNELLES

I. *CHAETOCARABUS INTRICATUS.*

Les caractères archaïques de ce Carabe et la rupture de ses liens génétiques avec les autres espèces doivent faire reporter très loin dans le passé la différenciation de sa lignée sans qu'il soit possible de la situer exactement dans le temps. Sa puissance colonisatrice a été grande, puisqu'il occupe l'Europe continentale sauf l'Espagne et la Russie. Mais ses aptitudes novatrices semblent actuellement taries. La position présente des races les plus primitives (Grèce, Sicile, Calabre) donne à penser à une probable étape évolutive égéidienne.

II. *MEGODONTUS.*

Dans la mesure où l'expérience confirmera ou infirmera la possibilité d'hybrides intergénériques *Megodontus* × *Chrysocarabus* indiqués plus haut, on pourra se prononcer sur les affinités entre les deux genres et établir si le lien entre ces Carabes est « non pas un vague cousinage, mais vraiment une parenté... indéniable permettant d'envisager dans un passé éloigné un ancêtre unique »(FRADOIS). Peut-être sera-t-il possible aussi, à ce moment-là de se prononcer sur le centre de séparation et de dispersion des *Megodontus* (2).

---

(1) On remarque dans la généalogie d'*auronitens* selon DE LAPOUGE la place indue occupée par *lemoulti* et *faustulus*, dont cet auteur méconnaît la nature hybride.

(2) Il est bon de souligner que la possibilité de ce croisement est rendue extrêmement aléatoire par le large décalage des périodes d'activité sexuelle des deux espèces génitrices.

III. COMPLEXE *CHRYSOCARABUS* S. L.

Les relations phylogénétiques entre ses espèces sont délicates à établir. Les degrés de parenté apparaissent en effet confus quand on ne les révèle que d'après les physionomies larvaires (1) et adultes. D'abord, chez une même espèce, la *génépistase* (2) est courante. Ensuite, entre plusieurs espèces des ressemblances secondaires plus ou moins étroites peuvent dissimuler les différences foncières. Dévoiler les caprices d'une évolution en dents de scie, lire au travers des masques des convergences doivent être soucis constants. C'est dans ces circonstances difficiles que la mission phylétique de la génétique pourra le plus utilement s'exercer.

Ces remarques liminaires faites, on peut essayer de comprendre de la façon suivante la mise en place et la dynamique généalogique de ce complexe d'espèces :

Contrairement aux *Tribax*, leurs parents caucasiens éloignés dont diversification et évolution se sont faites, au moins dès le début du Tertiaire, à l'extrémité orientale de la Mésogéide, ces Carabes ont opéré les leurs dans la moitié occidentale de ce territoire. Cinq ensembles phylétiques très divers par l'implantation géographique et les potentialités évolutives peuvent se dégager :

a. PHYLUM DE *Sellaecarabus olympiae.*

C'est celui qui suscite l'accord de tous. Pour de LAPOUGE cette espèce avec ses caractères primitifs est celle qui rappelle le mieux l'archétype du groupe. Sa ressemblance avec *Megodontus* est-elle convergence secondaire ou signe d'une très lointaine parenté dont la manifestation phénotypique a défié les âges? Si cette seconde alternative est la bonne, et il y a à mon sens des chances qu'il en soit ainsi, nous avons affaire, non seulement à une relique très ancienne, mais encore à une sorte de forme nodale attardée qui meurt de ne pas s'être renouvelée. L'épreuve génétique nous renseignerait utilement sur le degré de son isolement actuel qui doit être profond. Son extinction prochaine nous laissera-t-elle le temps de résoudre tous les problèmes qui la concernent?

b. PHYLUM DE *Dysmictocarabus solieri.*

La bifurcation a dû se faire très tôt entre le petit rameau peu branchu de *solieri* et l'énorme tronc très ramifié des *Chryso-*

(1) Comme BREUNING, je considère qu'il faut se garder de donner trop d'importance à la morphologie larvaire dans la classification détaillée de ces insectes.

(2) Évolution indépendante des caractères, en avance pour les uns, en retard pour les autres.

carabus s. l. Les liens très fragiles qui subsistent encore de nos jours entre *solieri* et *auronitens*, ainsi que certaines ressemblances morphologiques et chromatiques entre ces deux espèces, sont à mon sens les indices d'un fonds commun d'aptitudes factorielles originelles qui autorisent à rapprocher *solieri* d'*auronitens* plus que de toutes les autres espèces de *Chrysocarabus* s. l.

S'isolant géographiquement pour des raisons difficiles à préciser, *solieri* a colonisé les Alpes méridionales, à la limite des influences méditerranéennes. S'adaptant péniblement à ces conditions il n'en a pas moins réussi à exprimer une notable variabilité, presque intégralement tournée vers la mélanisation, mais l'espèce, peu prolifique, décline doucement, représentée par des colonies dispersées dont certaines misérables.

c. PHYLUM DE *Chrysocarabus auronitens-punctatoauratus.*

Au contraire, face à ces décadences, quelle vigueur dans la lignée de l'ensemble *auronitens-punctatoauratus* ! Quelle prolifération, au service d'une conquête géographique allant de la Roumanie à la Bretagne et aux Pyrénées ! Quelle explosion de formes, quel fourmillement de mutations !

L'emplacement précis du foyer originel de différenciation et d'expansion de ce complexe reste conjectural. Il devait sans doute se trouver quelque part vers le milieu de la Mésogéide.

La rupture des communications entre Massif Central et Pyrénées a en tout cas scindé l'aire primitive en deux territoires très inégaux, le domaine pyrénéen où s'est différencié *punctatoauratus* et le reste où *auronitens*, continuant sur sa lancée, ne s'est arrêté qu'à la Manche et à l'Océan, s'épanouissant en multiples variations surtout périphériques. Le complexe *auronitens-punctatoauratus* est ainsi devenu l'ensemble le plus puissant et le plus varié parmi les *Chrysocarabus*.

La spéciation par découpage du *punctatoauratus* à partir d'*auronitens* leur a laissé en partage des vocations à la mélanisation et surtout à l'érythrisme des appendices, des besoins écologiques sinon identiques, du moins extrêmement voisins. Cette communauté doit plonger de profondes racines dans la constitution génotypique. Il ne m'étonnerait aucunement que *punctatoauratus* possède une garniture chromosomique très proche de celle d'*auronitens*.

Mais, d'un autre côté, la séparation des populations pyrénéennes a été suffisante pour dresser entre ces deux Carabes une barrière de stérilité, bien qu'ils soient mictiques et les F1 *tokonothes*. La multiplication de confrontations génétiques entre *auronitens* et *punctatoauratus* de diverses sous-espèces permettra seule

de savoir si la rupture des liens génétiques entre les deux espèces est totale ou s'il ne subsiste pas quelques possibilités restreintes de syngamies.

d. PHYLUM DE *Chrysocarabus lineatus-splendens.*

Ces deux espèces endémiques et largement sympatriques sont génétiquement les moins désaccordées parmi les *Carabus* s. str., malgré leurs disparité numérique chromosomique. Le fait génétique plaide en faveur de liens généalogiques assez étroits. Il me paraît difficile de suivre FRADOIS dans la filiation : *splendens* → *lineatus*. En effet le second est plus riche en caractères primitifs : aile membraneuse moins réduite, articles antennaires (♂) non ou faiblement échancrés, présence anormale de soies labiales. Je ferais plus volontiers dériver *lineatus* et *splendens* d'une souche primitive commune, différenciée tout à l'ouest des terres mésogéidiennes. *Lineatus*, plus faiblement expansif que *splendens*, n'a guère débordé de son aire originelle, tandis que *splendens*, non content d'occuper toute la chaîne pyrénéenne jusqu'à la limite des influences méditerranéennes, a colonisé une partie des Landes, du Béarn, des Corbières et s'est implanté dans le Massif Central.

e. PHYLUM DES *Chrysotribax.*

Ces Carabes qui gardent des affinités morphologiques avec les *Tribax* caucasiens, se sont différenciés par rapport à ces derniers à l'autre extrémité de la Mésogéide, suivant une ségrégation centrifuge.

Leur foyer de différenciation est bien entendu difficile à situer exactement de même que la zone de séparation des *Chrysotribax* et des *Chrysocarabus* s. str. La conception de l'origine ibérique des *Chrysotribax* (de LAPOUGE) ne heurte ni les données essentielles de la répartition géographique actuelle de ces insectes, ni les échanges de facteurs entre les *Chrysotribax* et les *Chrysocarabus* s. str. pyrénéens; elle s'accorde en outre avec certaines particularités marquantes présentées par des *Chrysotribax rutilans* espagnols d'une région voisine de l'Andorre :

— Bicolorisme de la plupart des individus.

— Amplitude de la variation chromatique, depuis le bicolorisme le plus accusé jusqu'à l'unicolorisme strict (1), par une série graduée d'intermédiaires, ce qui ressort d'un métissage

(1) Cette forme unicolore héréditaire qui présente les autres caractères morphologiques de *perignitus* et diffère par là des autres *rutilans* unicolores, sera décrite ultérieurement.

généralisé, au sein d'une population fortement hétérozygote. Il est d'ailleurs très possible que cette impureté ait favorisé la réussite au-delà de la F1 du croisement *hispanus* × *rutilans perignitus* car le géniteur de cette dernière espèce a justement été prélevé dans cette région. « L'hybridation entretient... le matériel génétique dans une condition éminemment dynamique » (G. COUSIN) (1).

— Présence fréquente de soies labiales, caractère primitif calosomien, qu'aucune autre population de *rutilans* ne montre pareillement élevée.

Il m'apparaît que cette région si particulière constitue de nos jours encore un creuset dont sortent, curieusement mêlés et même combinés, souvenirs ancestraux et expressions nouvelles. Ce coin d'Espagne est-il un morceau épargné de l'ancien centre de diversification des *Chrysotribax* où l'évolution s'est poursuivie sans discontinuer, ou bien un microfoyer secondaire et récent du seul *rutilans*? Les résultats génétiques, en tout cas, inclinent à considérer les *rutilans bicolores* comme les plus primitifs et les plus proches des ancêtres de tous les *Chrysotribax*.

Individualisant à partir de la souche commune sa propre lignée, *hispanus* a colonisé presque exclusivement le Massif Central (2). Cette espèce assez prolifique, supportant des biotopes assez chauds jusqu'aux marges méditerranéennes, ne me paraît pas encore au bout de son rouleau.

Quant à *rutilans*, le plus « méditerranéen » avec *solieri* des *Chrysocarabus* s. l. sa position géographique lui a imposé comme à ce dernier des réponses adaptatives nouvelles, se traduisant par de notables variations et des convergences remarquables.

En conclusion, on peut ainsi résumer dans leurs grandes lignes les processus de spéciation chez ces Carabes :

Sur le plan anatomique, à l'inverse des Grillons où beaucoup d'espèces sont peu différentes de formes, la spéciation des Carabes s'est traduite par une grande diversité morphologique. Aussi la subspéciation elle-même est-elle florissante chez ces derniers.

Sur le plan cytologique, le rôle joué dans l'isolement des espèces par la non-homologie structurale des chromosomes est plus important que celui dévolu à leur disparité numérique.

---

(1) Le croisement *solieri* × *festivus* a été réussi également avec un *festivus* hétérozygote de Montagne Noire.

(2) Il n'est pas impossible que sa minuscule colonie des Corbières représente pour cette espèce un jalon persistant sur le trajet d'un ancien courant colonisateur d'origine ibérique.

Sur le plan génétique, à l'inverse encore des Grillons où maintes espèces sont syngames, les Carabes étudiés montrent toujours une limitation plus ou moins poussée des échanges génétiques. Certaines sous-espèces homospécifiques sont également peu compatibles entre elles. C'est un fait bien connu, comme le remarquent RENSCH et CUÉNOT, que « certaines races géographiques extrêmes sont à fécondité diminuée ou même interstériles ».

Il est intéressant d'en trouver des exemples chez *solieri*, manifestement sur son déclin. Ici la variété bien marquée n'est pas une « espèce commençante » mais une espèce manquée.

Sur le plan géographique, la spéciation par découpage à la suite d'isolements a joué un rôle éminent, dont les meilleurs exemples sont proposés par *olympiae*, *solieri* et surtout *punctato-auratus*.

Sur le plan de la réussite des espèces, enfin, on peut distinguer des paléoendémiques au bord de l'extinction (*olympiae*) ou simplement régressives (*solieri*), des espèces stabilisées de longue date sur leurs positions structurales et territoriales (*intricatus*, *hispanus*, *splendens*), des espèces expansives anatomiquement mais non géographiquement (*lineatus*, *rutilans*) et des espèces jeunes, transgressives, élargissant continuellement par la variation leurs limites spécifiques (*auronitens* et son satellite néoendémique *punctatoauratus*). C'est donc le triomphe des espèces « atlantiques » sur les espèces « méditerranéennes ».

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La génétique étant l'une des sciences majeures qui permettent d'accéder à la « vision générale de l'espèce » (CUÉNOT), le présent travail s'est donc attaché avant tout à découvrir, d'après des données essentiellement expérimentales mais aussi naturelles, l'ampleur et les modalités des rapports génétiques entre les espèces choisies. A ce titre, il réhabilite un groupe injustement négligé par les biologistes, mais accaparé par des systématiciens pas toujours désintéressés.

Il ressort en définitive de cette étude que le cercle d'espèces de *Chrysocarabus*, malgré certaines réussites spectaculaires d'hybridation, subit trop d'entraves dans les liaisons génétiques entre ses constituants pour pouvoir être considéré comme un *syngameon*.

A ces cloisonnements génétiques correspondent des séparations morphologiques reposant sur des caractères différemment hiérarchisés d'une espèce à l'autre. La forme de l'apex pénien, les échancrures antennaires, la largeur relative et la ponctuation du pronotum, les dimensions et le contour de l'aile membraneuse en fournissent les meilleurs exemples.

La plupart des espèces étudiées, polymorphes et polytypiques, subissent encore les jeux de la microévolution : des sous-espèces ne semblent pas loin d'atteindre le palier spécifique, des mutants forgent sous nos yeux des sous-espèces naissantes; la richesse des potentialités de variation est parfois telle qu'à quelques kilomètres de distance des différences notables s'expriment, même dans une aire pratiquement continue.

Toutefois, la variabilité morphologique a ses limites. Même dans ce groupe, elle ne peut broder à l'infini. Aussi des convergences naissent-elles. Il est intéressant de remarquer qu'elles se manifestent plus volontiers entre les espèces aux liaisons génétiques les moins lâches. Mais, toujours incomplètes, ces convergences laissent subsister une marge plus ou moins étroite de caractères différentiels.

Il est fatal que la nomenclature de ce groupe en foisonnement reflète cette tendance et suive le mouvement. De même que la vie ne résiste pas au courant évolutif, de même serait-il vain d'établir un barrage aveugle à la poussée taxonomique d'un ensemble expansif. La question n'est pas de déclarer lourde la nomenclature, mais de l'ajuster aux faits. Il ne s'agit donc, ni comme le réclament certains, de pratiquer sans discrimination et au petit bonheur des coupes sombres dans la taxonomie, ni comme le font d'autres, de mettre une étiquette nouvelle sur toute variation. La systématique est œuvre de discernement et d'honnêteté.

Encore faut-il s'entendre sur les critères taxonomiques. La classification traditionnelle des Carabes, fondée sur les seuls caractères morphologiques, apparaît aujourd'hui dépassée. Au binoculaire, outil de toujours du systématicien, doivent désormais s'adjoindre microscope et instruments de mesures. Grâce à ces derniers, véritables régénérateurs de systématiques sclérosées, pourra s'élaborer une classification solide, bâtie ailleurs que sur du sable.

Animé par cet esprit, ce travail a fait, pour la première fois chez ces insectes, un large appel aux données de la biométrie et de la cytologie, assises indispensables à la génétique, cette dernière couronnant l'édifice taxonomique. La conjugaison des trois sciences n'a pas manqué d'être féconde en permettant la révélation de l'importance de certains caractères métriques, l'évaluation réciproque chiffrée de diverses espèces et de leurs hybrides, l'institution d'un découpage taxonomique nouveau.

Le champ me semble maintenant bien défriché, la voie bien tracée, pour que de telles recherches soient progressivement étendues à toute la tribu des *Carabini*.

RÉSUMÉ

Chez diverses espèces de *Chrysocarabus* s. str. existent des formes mélanisantes héréditaires, soit simples mutations, soit sous-espèces. La transmission de la couleur foncée s'effectue suivant deux modes : absence de dominance ou recessivité complète. L'obtention de générations F2 (F1 × F1 et F2P) met en évidence le déterminisme polyfactoriel de la coloration (facteurs quantitatifs et qualitatifs). On constate d'autre part l'absence de dénominateur écologique commun aux divers mélanisants.

De multiples confrontations entre les huit espèces étudiées ont abouti aux résultats positifs suivants :

Hybrides interspécifiques entre *Chrysocarabus* s. str. :

Cc. splendens × *Cc. lineatus*	F1, F2*s*, F2*l*, F3
Cc. splendens × *Cc. punctatoauratus pseudofestivus*	F1, F2*s*
Cc. splendens × *Cc. auronitens festivus*	F1, F2*s*
Cc. lineatus × *Cc. punctatoauratus barthei*	F1
Cc. lineatus × *Cc. auronitens*	F1
Cc. punctatoauratus barthei × *Cc. auronitens*	F1
Cc. solieri × *Cc. auronitens festivus*	F1

Des hybrides trispécifiques *Cc. lineatus* × *Cc. splendens* × *Cc. auronitens* ont également été réussis.

Hybrides interspécifiques entre *Chrysotribax* :

Ct. hispanus × *Ct. rutilans perignitus*	F1, F2*p*, F3
Ct. hispanus × *Ct. rutilans rutilans*	F1

Hybrides intersubgénériques entre *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* s. str. :

Ct. hispanus × *Cc. splendens*	F1, F2*s*, F2*h*
Ct. hispanus × *Cc. lineatus*	F1
Ct. hispanus × *Cc. auronitens festivus*	F1
Ct. hispanus × *Cc. punctatoauratus barthei*	F1
Ct. rutilans × *Cc. splendens*	F1

Un croisement trispécifique entre *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* s. str. a engendré une larve.

Hybrides intergénériques :

Toutes les combinaisons tentées avec participation de *Chaetocarabus intricatus* sont restées négatives.

Les relations entre espèces étudiées sont envisagées sous de multiples aspects :

La dominance se gradue, suivant les caractères considérés, entre dominance complète et co-dominance. Le phénotype global des hybrides s'équilibre plus ou moins entre ceux des espèces parentes chez les F1, tandis qu'une ségrégation apparaît nettement chez les générations ultérieures.

L'attraction sexuelle interspécifique, très diverse dans ses manifestations, parfois très aberrante, montre que les ♂♂ savent distinguer, d'une part entre ♀♀ homospécifiques et hétérospécifiques, d'autre part entre ♀♀ hétérospécifiques elles-mêmes.

L'étude comparative de l'amplitude de la collaboration interspécifique fait ressortir des différences graduées suivant les espèces et surtout le particularisme de *C. solieri*.

L'hybridation entraîne chez ces insectes diverses modifications et perturbations :

L'aptitude des bâtards à la copulation varie avec leur nature et parfois selon les individus.

La stérilité des ♂♂ F1 a été la règle sans aucune exception, alors que certaines ♀♀ F1 ont été fertiles (Gonomothélydie). Dans deux croisements une revalorisation sexuelle des ♂♂ hybrides est advenue dès la F2P.

La sex-ratio apparaît dans l'ensemble peu affectée par l'hybridation.

Divers cas de luxuriance et de débilité anatomiques et physiologiques, ainsi que de tératologie, consécutifs à l'hybridation, ont été rencontrés. Les bâtards de *C. solieri* payent un lourd tribut à la tératologie.

Les relations entre caractères chromosomiques et comportement génétique montrent que la dysharmonie structurale des chromosomes l'emporte sur leur disparité numérique comme facteur limitant des liaisons entre espèces. La dynamique du matériel chromatique amène toujours dans la lignée germinale des ♂♂ hybrides interspécifiques des perturbations plus ou moins poussées (tokonothes et steironothes).

L'ensemble des résultats acquis conduit à pratiquer quelques remaniements dans le découpage systématique traditionnel :

érection de *C. solieri* en un sous-genre nouveau, disparition de *C. bugareti* en tant qu'espèce autonome, réunion en une même entité spécifique de *C. lineatus* et *C. lateralis*.

Quelques considérations phylogénétiques terminent cette étude, mettant l'accent sur l'importance géographique de certains foyers d'élaboration et de dispersion, ainsi que sur la vitalité actuelle des diverses lignées.

SUMMARY

Among various species of *Chrysocarabus* s. str. there exist several hereditary melanic forms, either the result of simple mutations, or real subspecies. The transmission of the dark colour is effected in two ways : the absence of dominance or complete recessivity. The obtention of generations of the F2 type (F1 × F1 and F2P) shows the polyfactorial determinism of the coloration (quantitative and qualitative factors). On the other hand, one notes the absence of any ecological denominator common to the several melanic types.

Multiple confrontations between the eight species under study have enabled us to reach the following positive results :

Interspecific hybrids between *Chrysocarabus* s. str. :

Cc. splendens × *Cc. lineatus*	F1, F2*s*, F2*l*, F3
Cc. splendens × *Cc. punctatoauratus pseudofestivus*	F1, F2*s*
Cc. splendens × *Cc. auronitens festivus*	F1, F2*s*
Cc. lineatus × *Cc. punctatoauratus barthei*	F1
Cc. lineatus × *Cc. auronitens*	F1
Cc. punctatoauratus barthei × *Cc. auronitens*	F1
Cc. solieri × *Cc. auronitens festivus*	F1

Trispecific hybrids between *Cc. lineatus* × *Cc. splendens* × *Cc. auronitens* have been also obtained.

Interspecific hybrids between *Chrysotribax* :

Ct. hispanus × *Ct. rutilans perignitus*	F1, F2*p*, F3
Ct. hispanus × *Ct. rutilans rutilans*	F1

Intersubgeneric hybrids between *Chrysotribax* and *Chrysocarabus* s. str. :

Ct. hispanus × *Cc. splendens*	F1, F2*s*, F2*h*
Ct. hispanus × *Cc. lineatus*	F1

Ct. hispanus × *Cc. auronitens festivus*	F1
Ct. hispanus × *Cc. punctatoauratus barthei*	F1
Ct. rutilans × *Cc. splendens*	F1

A trispecific cross between *Chrysotribax* and *Chrysocarabus* s. str. has resulted in a larva.

Intergeneric hybrids :

All the combinations attempted with the participation of *Chaetocarabus* have remained negative.

Relationships between the species under study are considered from several viewpoints.

According to the characters under consideration all the degrees of dominance can be found, ranging from complete dominance to co-dominance.

The total phenotype is more or less balanced between those of the parental species among the F1, whereas a segregation appears distinctly among the later generations.

The interspecific sexual attraction, quite diversified in its manifestations, sometimes quite erratic, shows that the ♂♂ can distinguish, on the one hand between homospecific and heterospecific ♀♀, on the other hand between heterospecific ♀♀ themselves.

The comparative study of the amplitude of interspecific collaboration brings out graded differences according to the species and chiefly the particularism of *C. solieri.*

Among the latter, hybridisation produces several modifications and perturbations.

The aptitude of cross-bred for copulation varies according to their nature and sometimes according to the individual.

The sterility of F1 ♂♂ has been the rule without any exception, whereas certain F1 ♀♀ have been fertile (Gonomothelydy).

In two crosses a sexual restoration of hybrids ♂♂ has occurred as early as the F2P.

On the whole the sex-ratio does not seem much affected by hybridisation.

Following hybridisation we have met with several cases of anatomical and physiological luxuriance and debility as well as teratology. The hybrids of *C. solieri* are especially affected with teratology.

The connections between chromosomic characters and genetic behavior show that the structural antagonism of chromosomes is a more important factor in the limitation of the relations between species than their numerical disparity. The dynamic

evolution inside the chromatine element always brings about more or less intense perturbations (tokonoths and steironoths) inside the germinal cell-complex of interspecific hybrids ♂♂.

The sum total of the results leads us to more or less recast the traditional systematic divisions : *C. solieri* is established as a new subgenus, *C. bugareti* disappears as a distinct species, *C. lineatus* and *C. lateralis* emerge as one specific entity.

This study closes with some phylogenetic considerations stressing the geographical importance of certain areas of elaboration and dispersion, as well as the present vitality of several lines.

BIBLIOGRAPHIE

ARENDSEN-HEIN, S.A., 1924. — Studies on variation in the Mealworm, *Tenebrio molitor*, II. *Journ. of Genet.*, **XIV** : 1-38.

BALAZUC, Dr J., 1946. — Sur l'existence en Forêt de Marly d'une aberration de *Chrysocarabus auronitens*. *L'Entomologiste*, 2e année, **1** : 7.

BALAZUC, Dr J., 1948. — La Tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation sur *Tenebrio molitor* L. *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur.*, **XXV** : 1-293.

BARTHE, E., 1909. — Tableaux analytiques des Coléoptères de la faune franco-rhénane. Fam. II. *Carabidae*. *Miscell. Entomol.*, XVI-XXVI.

BARTHE, E., 1936. — Contribution à l'étude des races du *Carabus punctatoauratus*. *Miscell. Entomol.*, **XXXVII** (3) : 25-27.

BARTHE, Dr R., 1957. — Biogéographie et formes ariégeoises du *Chrysocarabus punctatoauratus* Germar (Col. *Carabidae*). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **126** : 31-57.

BATTAGLIA, B. et SARA, M., 1951. — Sulla degenerazioni di cellule nella spermatogenesi di alcuni insetti. *Sc. Gen. It.*, **4** (1-2) : 36-40.

BENAZZI, M., 1947. — Problemi biologici della sessualita. *Lycinio Cappelli, Edit.* Bologna.

BOUIX, G., 1962. — Phénomènes de dégénérescence dans les organes sexuels des Carabes (Col. *Carab.*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **LXXXVII** (1) : 139-150.

BOURGIN, P., 1946. — Note préliminaire sur les effets de la température au cours du développement de *Cetonia aurata* L. (Col. *Scarabaeidae*). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **LI** (3) : 35-37.

BRAUER, A., 1928. — Spermatogenesis of *Bruchus quadrimaculatus*. *Coleoptera Bruchidae*. *Journ. of Morphol.*, **46** : 217-239.

BREITENBECHER, J. K., 1921. — The genetic evidence of a multiple (triple) allelomorph system in *Bruchus* and its relation to sex limited inheritance. *Genetics*, **VI** : 65-90.

BREITENBECHER, J. K., 1923. — A red-spotted sex limited mutation in *Bruchus*. *Amer. Nat.*, **LVII** : 59-65.

BREITENBECHER, J. K., 1925. — The inheritance of a macula mutation concerned with elytral spotting and latent traits in the male of *Bruchus*. *Biol. Bull.*, **XLIX** : 265-274.

BREUNING, St., 1932-37. — Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*. Troppau.

BYTINSKY-SALZ, H., 1933. — Untersuchungen an Lepidopterenhybriden. IV. Das auftreten der sogenannten atavitischen Linie bei Bastarden zwischen *Celerio euphorbiae* und *Celerio vespertilio*. *Entom. Zeit. Frankfurt - a - M.*, **46** : 209-211, 220-225.

BYTINSKY-SALZ, H., 1934. — Verwandtschafts verhältnisse zwischen den Arten der Gattungen *Celerio* und *Pergesa* nach untersuchungen über die Cytologie und Fertilität ihrer Bastarde. *Biol. Zentralb.*, **54** : 300-313.

CHAUVIN, R., 1956. — Physiologie de l'insecte. *Publ. Inst. Nat. Rech. Agron.* Paris.

CODINA, Ascensi, 1915. — Entomologia de Catalunya. Coleopters. Fasc. 1. *Coleoptera Adephaga.* Fam *Carabidae* Subfam. *Carabinae*, Genère *Carabus. Institut d'Estudis Catalans.* Palau de la Diputacio. Barcelona, pp. 5-156.

COLAS, G., 1959. — Le *Chrysocarabus solieri* et ses races (Coléopt. Carabidae). *Rev. franc. d'Entomol.*, **XXVI** (2) : 77-86.

COUSIN, G., 1940. — Étude expérimentale et quantitative de l'Hérédité interspécifique. Transmission de la forme et de ses potentialités évolutives. Croisement *Gryllus campestris* × *Gryllus Bimaculatus. Mém. Acad. Sc.*, **64** : 1-213.

COUSIN, G., 1947. — Essais d'hybridation et d'acclimatation d'hybrides dans la nature. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **LII** (7) : 112.

COUSIN, G., 1956. — Hybridations interspécifiques entre Gryllides et considérations sur l'Évolution du groupe. *Proceed. Tenth internat. Congr. of Entom.*, **2** : 881-898.

COUSIN, G., 1956. — Biométrie et définitions de Morphologie quantitative des espèces et de leurs hybrides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **LXXXI** (4) : 247-289.

COUSIN, G., 1956. — Intérêt de la Zoologie quantitative pour la Systématique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **1** : 2-8.

COUSIN, G., 1961. — Analyse des équilibres morphogénétiques des types structuraux spécifiques et hybrides chez quelques Gryllides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **LXXXVI** (5) : 500-521.

COUSIN, G., 1961. — Essai d'analyse de la spéciation chez quelques Gryllides du Continent américain. *Bull. Biol. Fr.* et *Belg.*, **XCV** (1) : 155-174.

CUÉNOT, L., 1932. — La genèse des espèces animales. Paris, Alcan, 3e édit.

CUÉNOT, L., 1936. — L'espèce. Paris. Doin.

DOBZHANSKY, Th., 1933. — On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudoobscura. Proc. nat. Acad. Sc.*, **19** : 397-403.

DOBZHANSKY, Th., 1934. — Studies on hybrid sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura. Zeits. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, **21** : 169-223.

DOBZHANSKY, Th., 1936. — Chromosome conjugation in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Dr. simulans. Am. Natur.*, **70**.

DOBZHANSKY, Th., 1937. — Genetic nature of species differences. *Amer. Nat.*, **71** : 404-420.

ESPAÑOL C., F., 1949. — Los *Carabus* de la vertiente española de los Pirineos. *Pirineos*, **13-14** : 519-544.

FAGNEZ, Ch., 1928. — Contribution à la faune des Coléoptères de la Haute-Tinée. *Miscell. Entom.*, **XXXI** : 1-11.

FEDERLEY, H., 1913. — Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta, curtula* und *pigra* sowie ihrer Bastarde. *Zeits. ind. Abst. Vererb.*, **9** : 1-110.

FEDERLEY, H., 1916. — Chromosomen studien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂ . *Oefversigt af Finka Vetens. Soc. Föhrandlingar.*, **57**.

FEDERLEY, H., 1953. — Kreusungsversuche mit Lepidopteren. *Zeit. Lepidopt.*, **3** (1) : 1-32.

FRADOIS, H., 1943. — Contribution à l'étude des hybrides d'élevage du genre *Carabus*. *Miscell. Entom.*, **40** : 86-88.

FRADOIS, H., 1944. — Contribution à l'étude des hybrides d'élevage du genre *Carabus*. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **10** : 127-130.

FRADOIS, H., 1945. — Données biologiques pour une phylogénie rationnelle des Carabes à larves rostrilabres. *Rev. Franc. Entom.*, **12** : 93-98.

FRADOIS, H., 1948. — L'élevage des Carabes. *L'Entomologiste*, **IV** (1) : 1-7

FRADOIS, H. et BOURGIN, P., 1948. — Sur certaines variations de coloration chez les Carabes. *L'Entomologiste*, **IV** (5-6) : 180-188.

GADEAU DE KERVILLE, H., 1900. — L'accouplement des Coléoptères. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, : 101-107.

GALIBERT, H., 1932. — Dix-huit années de chasse aux Coléoptères dans le Bassin de l'Agout (Tarn). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **63** : 34-62.

GAUSSEN, H., 1926. — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol — Climat — Végétation. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **LV** (2) : 1-563.

GÉHIN, J. B., 1885. — Catalogue synonymique et systématique des Coléoptères de la Tribu des Carabides. Remiremont. Imprim. V. Jacquot.

GHIGI, A., 1923. — Gonomoarrenia o fecondita nei soli maschi ibridi. *Rend. Accad. Sc. dell' Instit. di Bologna*, : 147.

GOLDSCHMIDT, R., 1935. — Gene und Aussenegenschaft. I. *Zeits. ind. Abst. Vererb.*, 69 : 38-69.

GORDON MYRON, 1946. — Introgressive Hybridisation in domesticated Fishes. 1. The behavior of Comet A *Platypoecilus maculatus* Gene in *Xiphophorus hellerii*. *Zoologica*, **31** (2) : 77-88.

GUÉNIN, H.A., 1949. — L'évolution de la formule chromosomique dans le genre *Blaps* (Coléopt. Ténébr.). *Rev. Suisse Zool.*, **56** : 336.

GUYÉNOT, E., 1948. — L'Hérédité. Encyclop. Scientif. G. Doin : 9-720.

GUYÉNOT, E., 1950. — La Variation. Encyclop. Scientif. G. Doin, pp. 5-630.

HARRISON, H.W.H., 1928. — The inheritance of melanism in hybrids between continental *Tephrosia crepuscularia* and british *T. bistorta*, etc. *Genetica*, **9** : 467.

HASS, W., 1914. — Die asymmetrie der Flügelrudimente bei *Carabus auratus* L. *Zool. Anzeiger*, **XLIV** : 292-297.

HELWIG, E.R., 1955. — Spermatogenesis in hybrids between *Circotettix verruculatus* and *Trimerotropis suffusa* (Orthopt. Oedip.). *Univ. Colorado Stud., Ser. Biol.*, **3** : 47-64.

IABLOKOFF, A. KH., 1949. — Quelques remarques sur l'article de H. Fradois et P. Bourgin relatif à certaines variations de coloration chez les Carabes. *L'Entomologiste*, **V** (3-4) : 104-109.

JEANNEL, Dr R., 1942. — La genèse des faunes terrestres. Presses Univ. France pp. 1-514.

JEANNEL, Dr R., 1942. — Faune de France. 39 et 40. Coléoptères Carabiques. Paris, Paul Lechevalier, pp. 1-167.

JOLIVET, P., 1949. — Les hybrides d'espèces chez les *Chrysolina* Motsch. (*Col. Chrysomelidae*). *L'Entomologiste*, **V** (3-4) : 77-80.

JOLY, P., 1950. — Fonctionnement ovarien des Carabes. *C. R. Soc. Biol.*, **CXLIV** : 1217-1220.

KARPPINEN, E., 1956. — Uber die Chromosomenverhältnisse der Spermatogenese bei einigen *Carabus-Arten* (Col. *Carabidae*). *Ann. Entom. Fenn.*, **22** : 72-78.

KERKIS, J., 1933. — Development of gonads in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Journ. exp. Zool.*, **66** : 477-502.

KERKIS, J., 1936. — Chromosome conjugaison in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Amer. Natur.*, **70** : 81-86.

KOLBE, H., 1913. — Uber einen hybriden *Carabus* (*violaceo-auronitens*). *Deutsch. Entom. Zeitschrift*, : 692-696.

KOLLER, P. Ch., 1934. — Spermatogenesis in *Drosophila pseudoobscura*. II. The cytological basis of sterility in hybrids males of races A and B. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.*, **54** : 67-87.

KRUMBIEGEL, I., 1932. — Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. *Zool. Jahrb. Syst.*, **63** : 183.

LAMOTTE, M., 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, pp. 1-135.

DE LAPOUGE, G. Vacher, 1913-1927. — Carabes nouveaux ou mal connus. *Miscell. Entom.* **XXI-XXXIII** : 1-241.

DE LAPOUGE, G. VACHER, 1929-1932. — *Genera Insectorum. Coleoptera Adephaga. Carabidae*. Quatre Bras, Tervueren (Belgique) **I-IV** : 1-747.

LEBIS, E., 1949. — Le *Chrysocarabus auronitens* en Normandie. *L'Entomologiste*, V (5-6) : 140-146.

LEBIS, E., 1951. — Population carabologique de la Forêt de Lyons (Eure). *L'Entomologiste*, **VII** (4-5) : 121-124.

LEBIS, E., 1955. — Deux aberrations nouvelles du *Chrysocarabus auronitens* F. *L'Entomologiste*, **XI** (2-3) : 61-63.

LE MOULT, E., 1944. — Les *Chrysocarabus* cités par Jeannel. *Miscell. Enton.*, **XLI** : 77-89.

LINDROTH, C.H., 1946. — Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. *Hereditas*, **XXXII** : 37-40.

MAKINO, S., 1950. — An atlas of the chromosome numbers in animals. The Iowa State College Press.

MANNA, G. K. and SMITH, S. G., 1959. — Chromosomal polymorphism and inter-relationships among bark weevils of the genus *Pissodes Germar*. *The nucleus*, **2** : 179-208.

MAYET, Valéry, 1898. — Sur un hybride de *Carabus rutilans* Dej. et *C. hispanus* F. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, : 136.

MAC-CRACKEN, J., 1907. — Occurence of a sport in *Melanosoma* (*Lina*) *scripta* and its behaviour in heredity. *Journ. exp. Zool.*, **IV** : 221-238.

MULNARD, J., 1951. — La spermatogenèse double d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Col. Bruch.). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **LXXXII** (2) : 399-445.

OBERTHÜR, R., 1898. — Note sur un prétendu hybride de *Carabus rutilans* Dej. et de *C. hispanus* F. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, : 242.

OLIER, J., 1943. — Les Coléoptères Carabiques de Jeannel. *Miscell. Entomol.*, **XL**, : 61-66.

OLIER, J., 1945. — Les Carabes de la Montagne Noire. *Miscell. Entomol.*, **XLII** : 16-19.

PARK, Th., 1937. — The inheritance of the mutation « pearl » in the flour beetle *Tribolium castaneum*. *Amer. Nat.*, **LXXI** : 143-157.

PAULIAN, Renaud, 1943. — Les Coléoptères. Bibliothèque Scientifique Payot, Paris.

PICTET A., 1924. — Sur les races géographiques de *Lasiocampa quercus*. *Bull. Soc. Lepid. Genève*, 5 : 82-84.

PITON, Dr L., 1937. — Les Carabes d'Auvergne. Clermont-Ferrand. Paul Vallier Impr., pp. 3-15.

POLL, H., 1912. — Mischlingsstudien. VII. Mischlinge von *Phasianus* und *Gallus*. *Sitz. Preuss. Akad. Wiss.*, 38 : 864-882.

PUISSÉGUR, C., 1956. — Remarques zoogéographiques sur quelques Carabes pyrénéens. *Vie et Milieu*, **VII** (2) : 301-306.

PUISSÉGUR, C., 1957. — Hybrides expérimentaux de Carabes. *Vie et Milieu*, **VIII** (2) : 173-199.

PUISSÉGUR, C., 1959. — Nouveaux hybrides expérimentaux de Carabes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **LXXXIV** (2-3) : 119-120.

PUISSÉGUR, C., 1959. — A propos de la ponte à retardement chez les Carabes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **LXXXIV** (2-3) : 121-122.

PUISSÉGUR, C., 1959. — Preuve expérimentale de la nature hybride de *Chrysotribax bugareti* Jean. (Coléopt. Carab.). *C.R. Acad. Sc.*, **249** : 1280-1281.

PUISSÉGUR, C., 1960. — Aptitudes sexuelles de Carabes hybrides (Coléopt. Carab.). *C.R. Acad. Sc.*, **251** : 152-154.

PUISSÉGUR, C., 1961. — Aspect génétique de la mélanisation chez *Chrysocarabus lineatus* Dej. *86e Congr. Soc. Savantes* : 757-761.

PUISSÉGUR, C., 1962. — Première réussite de croisement interspécifique avec *Chrysocarabus solieri* Dej. (Coléopt. Carab.) *C.R. Acad. Sc.*, **254** : 938-940.

PUISSÉGUR, C., 1962. — Aspects génétiques du problème de la mélanisation chez les *Chrysocarabus* Thoms. (Coléopt. Carab.). *C. R. Acad. Sc.*, **254** : 3134-3136.

PUISSÉGUR, C., 1962. — Quelques mélanisants nouveaux de *Chrysocarabus* Thoms. (Coléopt. Carab.). *Vie et Milieu*, **XIII** (4) : 803-805.

PUISSÉGUR, C. et BOUIX, G., 1963. — Garniture chromosomique chez les genres *Chaetocarabus* Thoms. et *Chrysocarabus* Thoms. (Coléopt. Carab.). C. R. Acad. Sc., **256** : 3189-3192.

RAYNAUD, P., 1936-1938. — Hybrides d'élevage de *Carabus* L. *Miscell. Entom.*, **XXXVII** (5 et 12) **XXXIX** (1) : 1-34.

RAYNAUD, P., 1943. — Carabes nouveaux. *Miscell. Entomol.*, **XL** : 88-89.

RENSCH, B., 1929. — Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin.

RENSCH, B., 1933. — Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. *Zool. Anz.*, **6**, supplemt : 19.

SCHULER, L., 1938. — Trois semaines de chasse à St-Étienne de Tinée (A.M.). *Miscell. Entom.*, **XXIX** : 59-62.

SCHULER, L., 1939. — Captures faites à St-Paul-sur-Ubaye (Basses-Alpes) en juillet-août 1938. *Miscell. Entom.*, **XL** (2-3) : 21-22.

SINNOT, E.W., DUN, L.C., DOBZHANSKY, Th., 1958. — Principles of Genetics. Fifth ed. Mc Graw-Hill Book Company Inc.

SMITH, St., 1953. — Chromosome numbers of Coleoptera. *Heredity*, 7 : 31-48.

SMITH, St., 1956. — Chromosomal polymorphism in a Bark Weevil. *Nature*, 177 : 386-387.

SMITH, St., 1956. — Extreme chromosomal polymorphism in a Coccinellid beetle. *Experientia.*, **12** : 52.

SMITH, St., 1956. — Cytotaxonomy of *Curculionidae* (*Coleoptera*). *Americ. Natur.*, XC (851) : 137-138.

SMITH, St., 1959. — The cytogenetic basis of speciation in *Coleoptera*. *Proc. Int. Congr. Genet. 10 th Congr. Montreal*, **1** : 444-450.

SMITH, St., 1960. — Chromosome numbers of *Coleoptera*. II. *Canad. Journ. of Genet and Cytol.*, **2** (1) : 67-88.

SMITH, St., 1960. — Cytogenetics of Insects. *Ann. Rev. Entom.*, **5** : 69-84.

SMITH, St., 1962. — Cytogenetic Pathways in Beetle speciation. *The Canad. Entomol.*, **94** (9) : 941-955.

STANDFUSS, M., 1896. — Handbuch der palaearktischen Grossschmetterlinge. Iéna.

STANDFUSS, M., 1950. — *Chaerocampa elpenor* ab. *daubi* und Mitteilungen über Mutationen illustriert an *Aglia tau. Iris*, **24** : 155-181.

STURANI, M., 1947. — Notizie Ecologiche ed etologiche sul « *Carabus olympiae* » Sella (Coleopt. Carab.) *Bollet. Istitut. Entom. del. Universit. Bologna*, **XVI** : 23-84.

STURANI, M., 1962. — Osservazioni e ricerche biologiche sul genere *Carabus Linnaeus* (*sensu lato*) (*Coleoptera Carabidae*). *Mem. Soc. Entomol. Ital.*, **XLI** : 85-202.

TEISSIER, G., 1952. — Dynamique des populations et Taxonomie. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **83** (1) : 23-44.

TOWER, W.L., 1906. — An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the Genus *Leptinotarsa*. *Carn. Inst. Public.*, **48** : 1-320.

TOWER, W.L., 1910. — The determination of dominance and the modification of behavior in alternative inheritance by conditions surrounding or incident upon the germ-cells at fertilization. *Biol. Bull.*, **18** : 285-352.

VANDEL, A., 1939. — La Génétique de l'albinisme chez les Oniscides (Isopodes terrestres). *C.R. Soc. Biol.*, **CXXXI** : 187-189.

VENET, H., 1936. — Note synonymique sur *Carabus punctatoauratus* v. *Kricheldorffi* Le Moult. *Miscell. Entom.*, **XXXVII** (5) : 57-59.

VENET, H., 1936. — Aperçu sur la phylogénie du *Carabus auronitens* Fabr. *Miscell. Entom.*, **XXXVII** (5) : 53-55.

VENET, H., 1936. — De l'atrophie des élytres chez les *Carabus*. Livre Jubil. de M.E.L. Bouvier : 357-360.

ZULETA, A. DE, 1925. — La herencia ligado al sexo en el Coleoptero *Phytodecta variabilis*. *Eos Bol.*, **1** : 203-231.

ZULUETA, A. DE, 1929. — La mutacion « jaspeado » del coleoptero *Phytodecta variabilis* (su apparicion y herencia). *Mem. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **15** : 819-824.

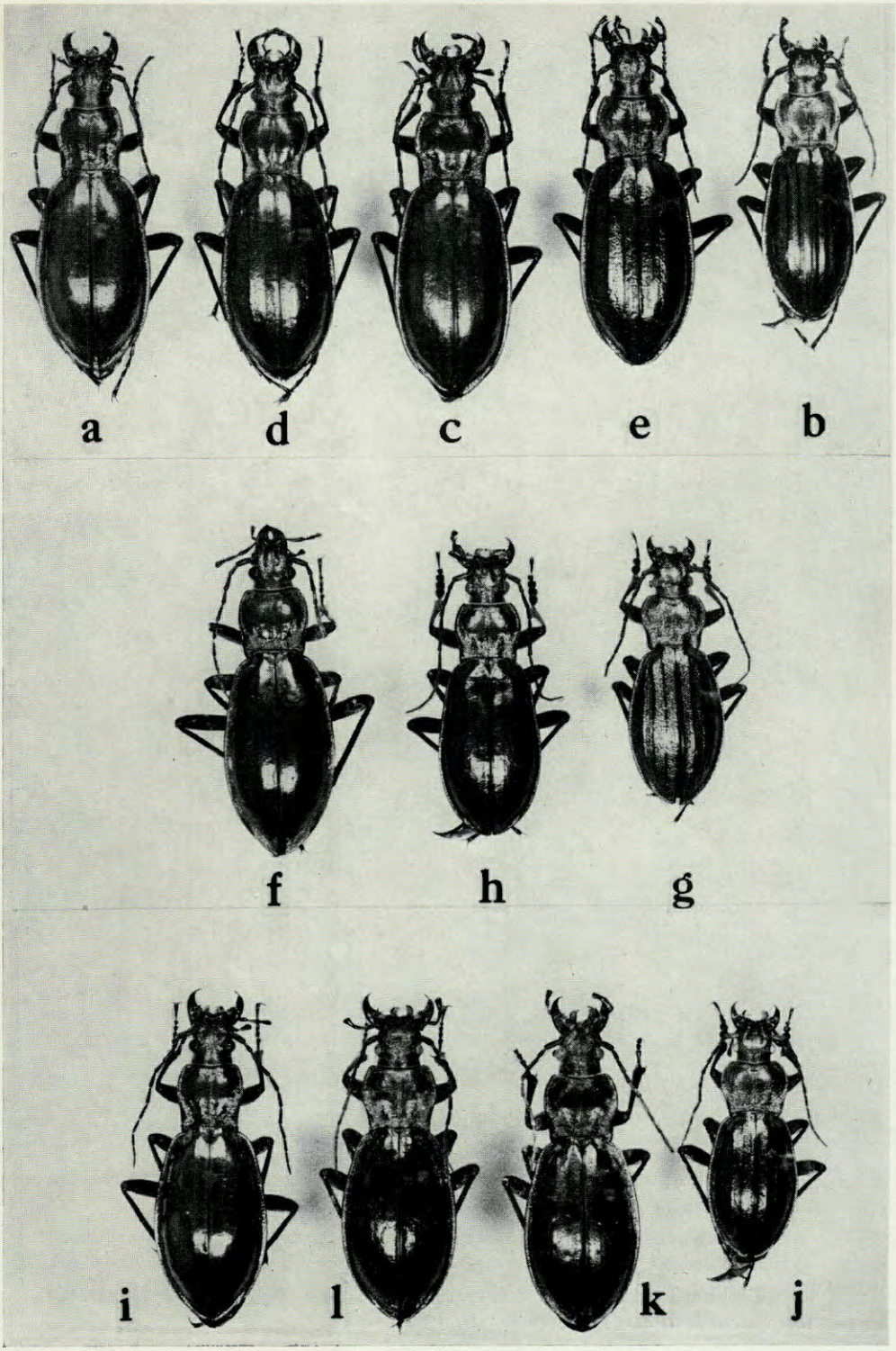
PLANCHES

Planche II

En haut, croisement *Chrysocarabus splendens* (*s*) × *Chrysocarabus lineatus* (*l*) : a, ♀ *s* ; b, ♂ *l* ; c, ♀ F1 ; d, ♀ F2*s* ; e, ♀ F2*l*.

Au milieu, croisement *Chrysocarabus splendens* (*s*) × *Chrysocarabus punctatoauratus pseudofestivus* (*p*) : f, ♀ *s* ; g, ♂ *p* ; h, ♂ F1.

En bas, croisement *Chrysocarabus splendens* (*s*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*) : i, ♀ *s* ; j, ♂ *f* ; k, ♀ F1 ; l, ♀ F2 *s*.


a
d
c
e
b
f
h
g
i
l
k
j

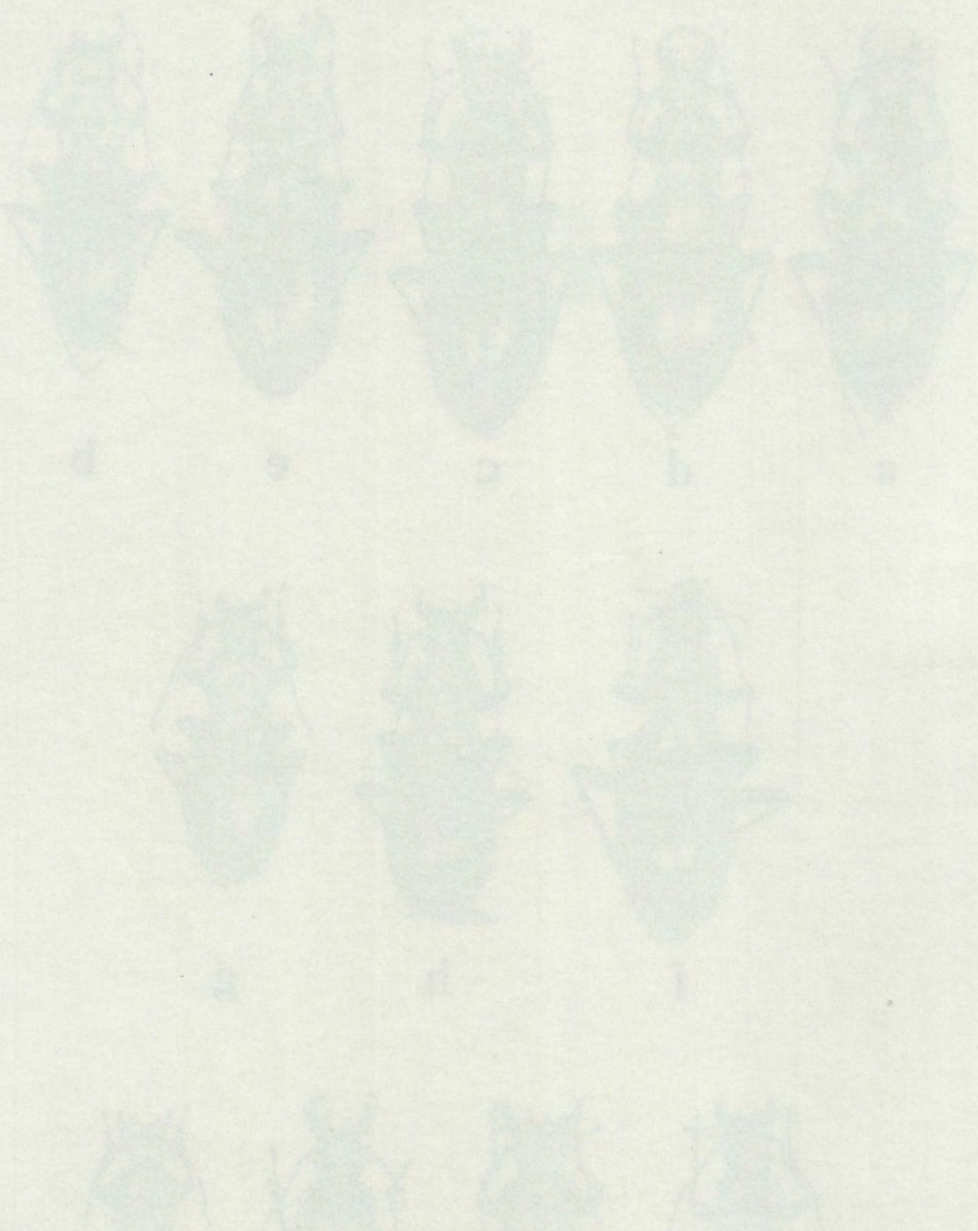


PLANCHE III

En haut, croisement *Chrysocarabus lineatus* (*l*) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (*b*) : a, ♀ *l* ; b, ♂ *b* ; c, ♂ F1.

Au milieu, croisement *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysotribax rutilans rutilans* (*r*) : d, ♀ *h* ; e, ♂ *r* ; f, ♂ F1 ♀*h* × ♂*r* ; f', ♂ F1 ♀*r* × ♂*h*.

En bas, croisement *Chrysocarabus solieri* (*sø*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*) : g, ♀ *so* ; h, ♂ *f* ; i, ♀ F1.

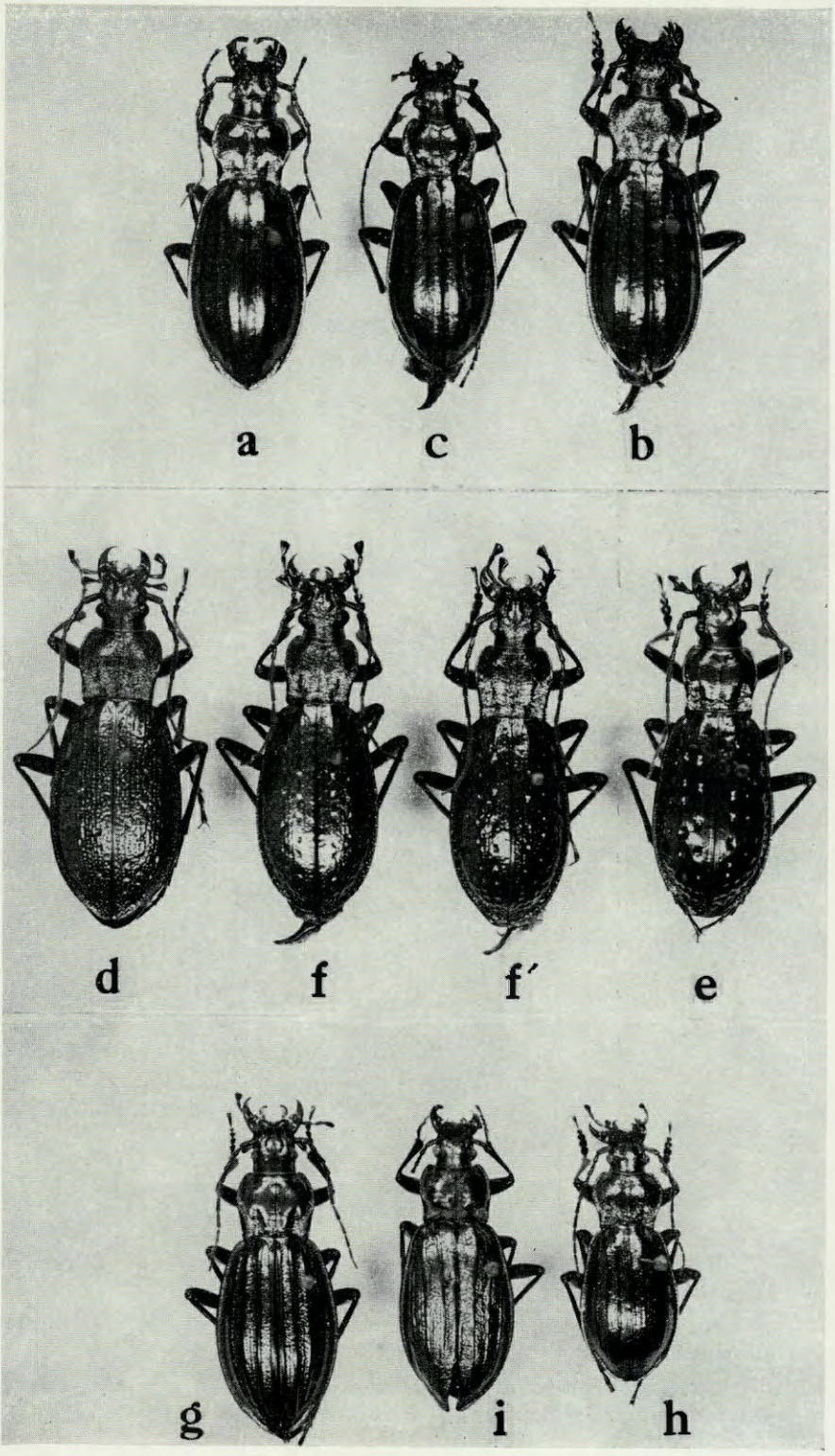

a
c
b
d
f
f´
e
g
i
h

Planche IV

En haut, croisement *Chrysocarabus lineatus* (*l*) × *Chrysotribax hispanus* (*h*) : a, ♀ *l* ; b, ♂ *h* ; c, ♂ F1.

Au milieu, croisement *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus auronitens festivus* (*f*) : d, ♀ *h* ; e, ♂ *f* ; f, ♂ F1.

En bas, croisement *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus punctatoauratus barthei* (*b*) : g, ♀ *h* ; h, ♂ *b* ; i, ♂ F1.

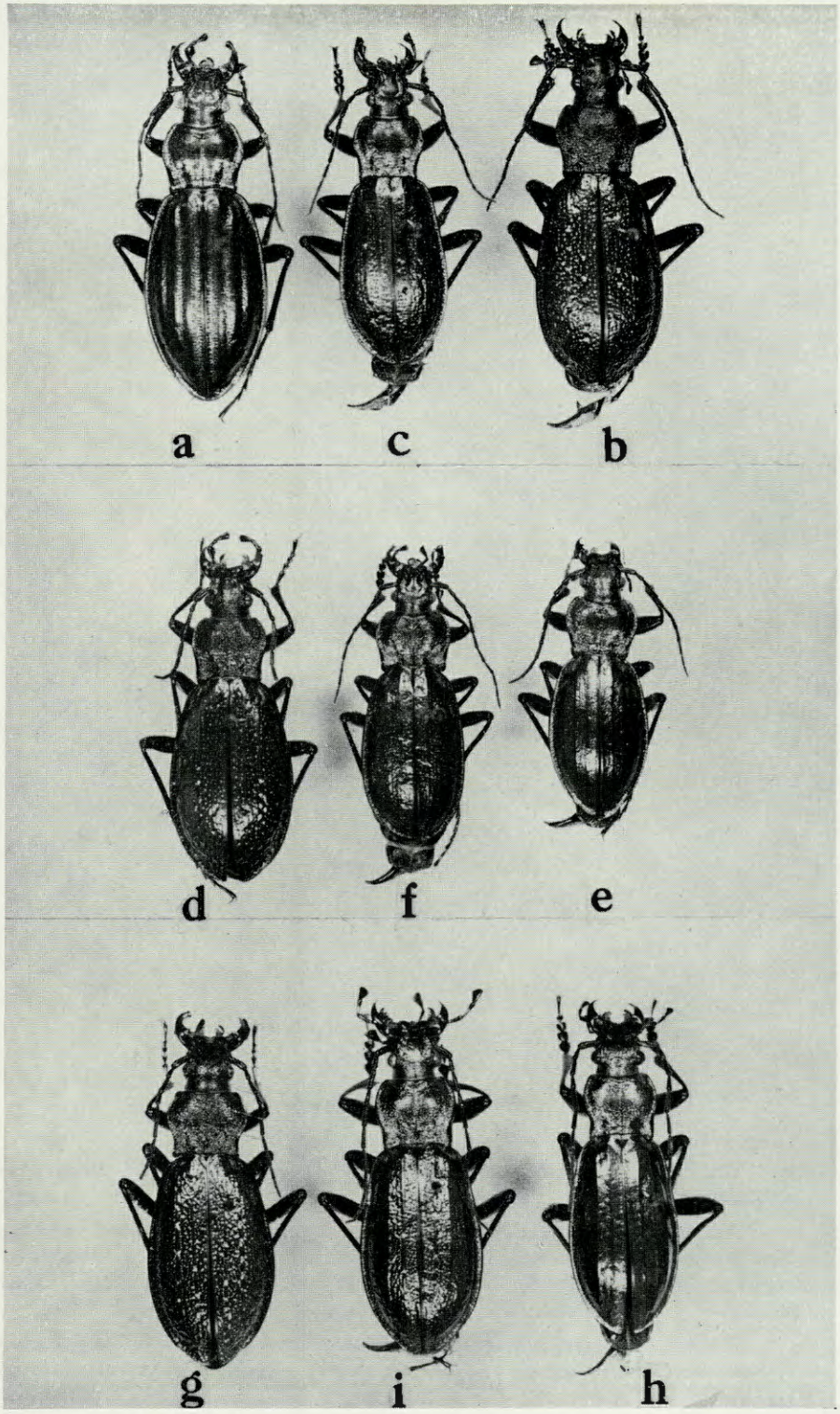

a
c
b
d
f
e
g
i
h

Planche V

En haut, croisement *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysocarabus splendens* (*s*) : a, ♀ *h ;* b, ♂ *s ;* c, ♀ F1 ; d, ♀ F2 *s ;* e, ♀ F2 *h.*

Au milieu : f, accouplement entre hybrides (♀ F3 et ♂ F1) de *Chrysotribax hispanus* × *Chrysotribax rutilans perignitus ;* g, accouplement intersubgénérique ♀ *Chrysocarabus solieri* × ♂ F1 *Chrysotribax hispanus* × *Chrysotribax rutilans perignitus.*

En bas, à droite, croisement *Chrysocarabus splendens* (*s*) × *Chrysotribax rutilans* (*r*) : h, ♀ *s ;* i, ♂ *r ;* j, ♂ F1 ; à gauche, k, *Chaetocarabus intricatus.*

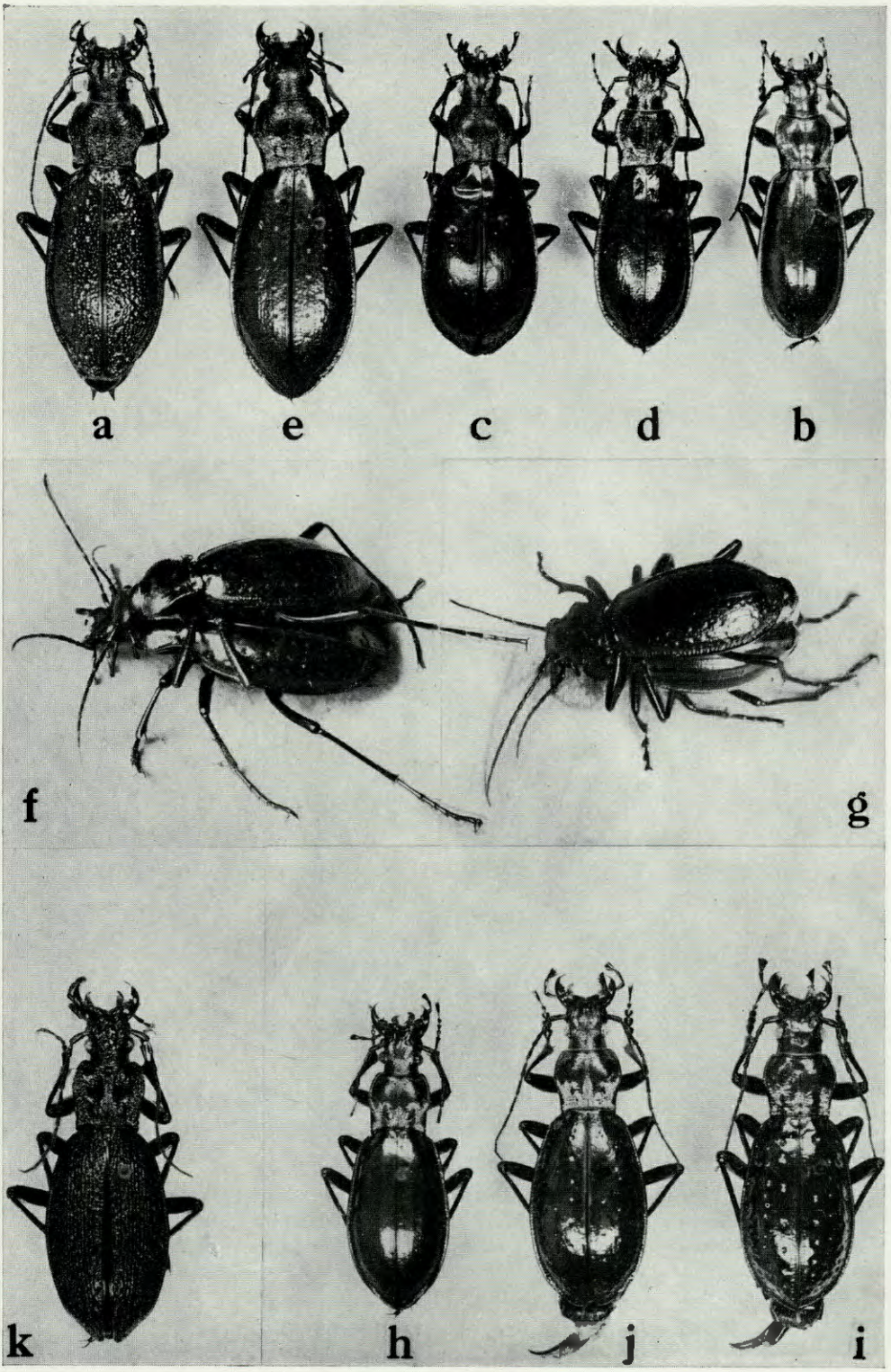

a
e
c
d
b
f
g
k
h
j
i

Planche VI

Détails des sculptures élytrales.

Chrysocarabus : a, *splendens ;* b, *lineatus ;* c, *punctatoauratus pseudofestivus ;* d, *punctatoauratus barthei ;* e, *auronitens festivus ;* f, *solieri.*

Chrysotribax : g, *hispanus ;* h, *rutilans.*

Hybrides F1 : i, *splendens* × *lineatus ;* j, *splendens* × *punctatoauratus pseudofestivus ;* k, *splendens* × *auronitens festivus ;* l, *solieri* × *festivus ;* m, *hispanus* × *rutilans ;* n, *hispanus* × *auronitens festivus ;* o, *hispanus* × *punctatoauratus barthei ;* p, *lineatus* × *hispanus ;* q, *hispanus* × *splendens ;* t, *splendens* × *rutilans.*

Hybrides F2P : r, F2*s ;* s, F2*h hispanus* × *splendens.*

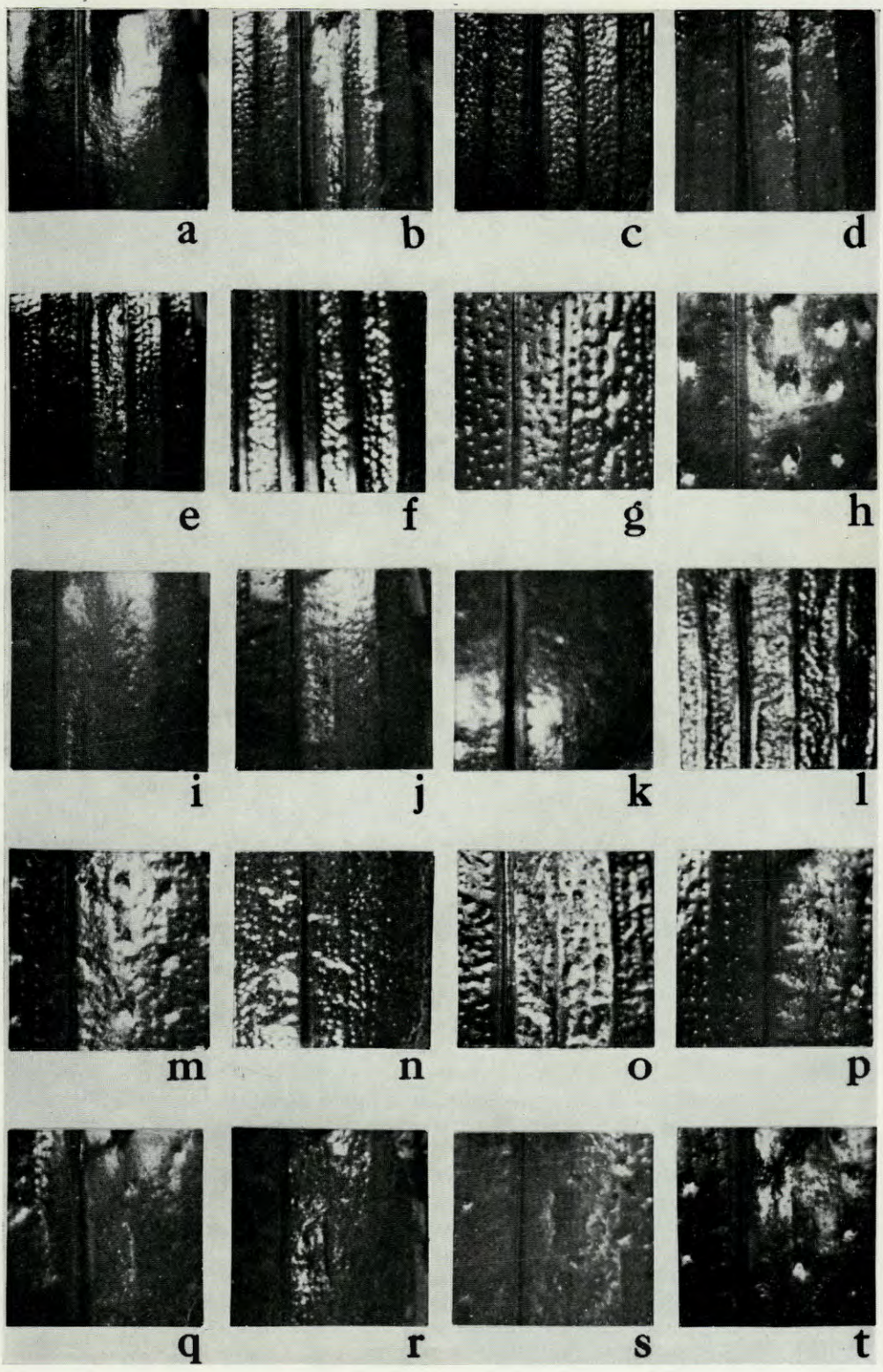

a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t

Planche VII

Aspects de la dégénérescence de la lignée germinale des ♂♂ hybrides de *Chrysocarabus :* a, F1 (♀ *Ct. rutilans* × ♂ Ct. *hispanus*); b, F1 *Cc. lineatus* × *Cc. punctatoauratus barthei ;* b', même croisement, détail montrant plusieurs sphérules syncytiales à pycnoses graduées; c, F1 (♀ *Ct. hispanus* × ♂ *Ct. rutilans*); d, F1 *Cc. punctatoauratus barthei* × *Cc. auronitens ;* e, F1 *Ct. hispanus* × *Cc. auronitens festivus ; e'*, même croisement, détail. cy. hém., cyste hémidégénérescent; d.p., dégénérescence poussièreuse; m. sgo., métaphase spermatogoniale; py. i., pycnose isolée; sgo., spermatogonies; sgo. g., spermatogonie géante; spm., spermiogenèse; spz., spermatozoïdes; s. sy., sphérule syncytiale.

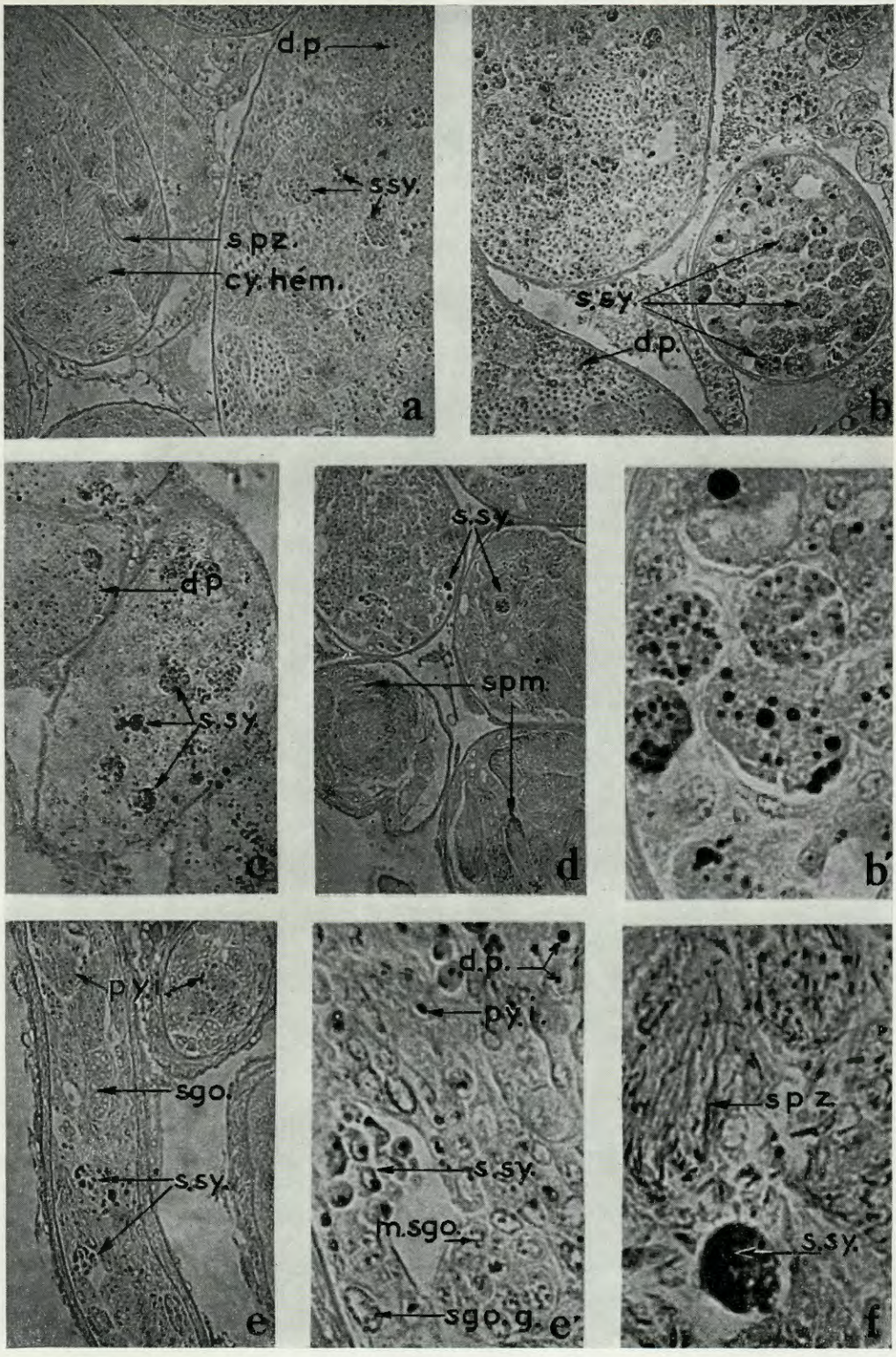
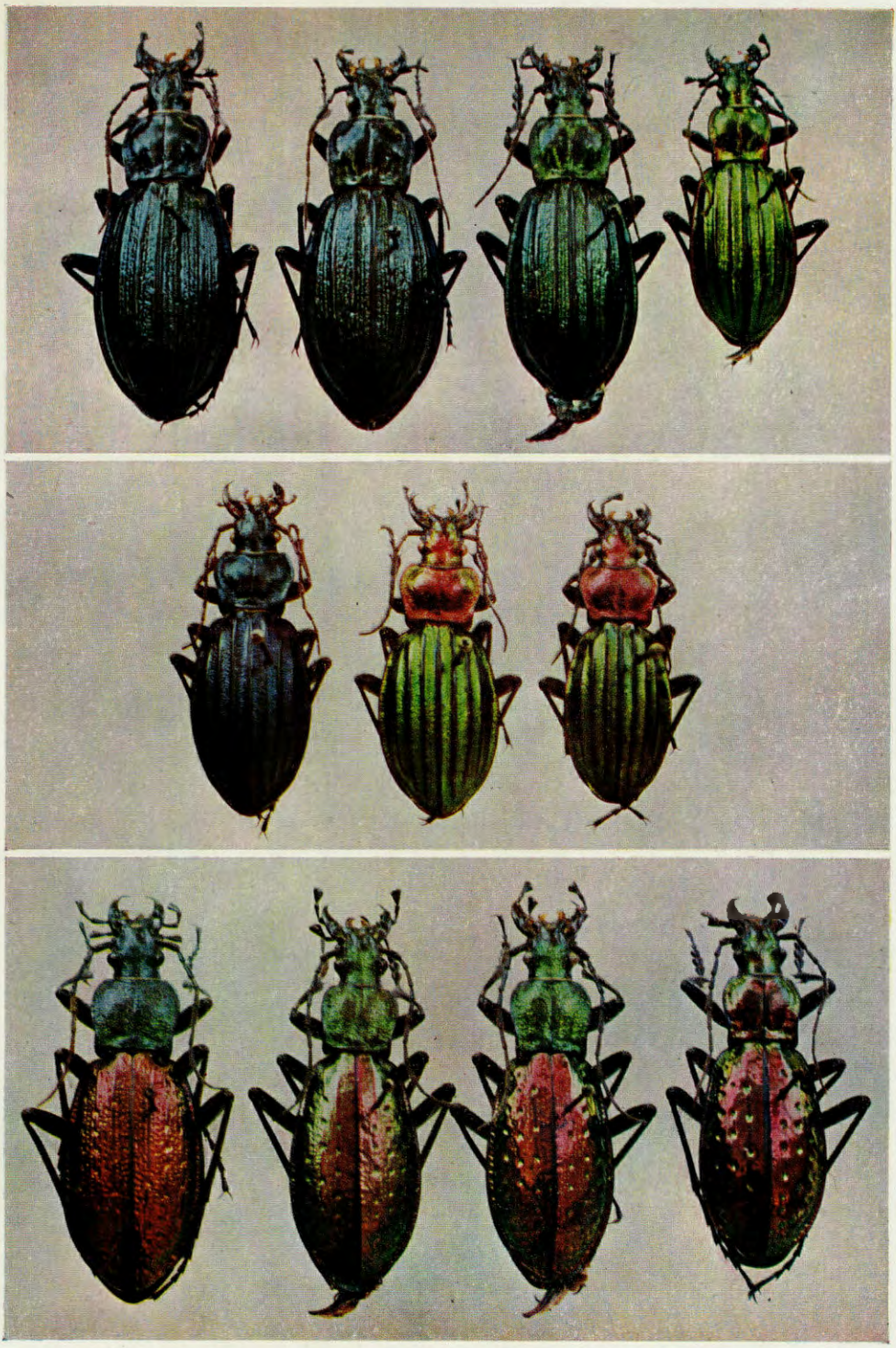

d.p.
s.sy.
s.pz.
cy.hém.
a
s.sy.
d.p.
b
d.p.
s.sy.
c
s.sy.
spm.
d
b'
p.y.
sgo.
s.sy.
e
d.p.
p.y.i.
s.sy.
m.sgo.
sgo.g.
e'
spz.
s.sy.
f

Planche VIII

En haut, croisement *Chrysocarabus solieri bonneti* (*b*) × *Chrysocarabus solieri solieri* (*so*) : de gauche à droite, ♀ *b* ; ♀ F2*b* ; ♂ F1 ; ♂ *so*.

Au milieu, croisement *Chrysocarabus auronitens cupreonitens* (*c*) × *Chrysocarabus auronitens auronitens* (*a*) : de gauche à droite, ♀ *c* ; ♂ F1 ; ♂ *a*.

En bas, croisement *Chrysotribax hispanus* (*h*) × *Chrysotribax rutilans rutilans* (*r*) : de gauche à droite, ♀ *h* ; ♂ F1 *h* × *r* ; ♂ F1 *r* × *h* ; ♂ *r*.



MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, boul. Saint-Germain, PARIS (VIe)
Dépôt légal : 2me trimestre 1964
MARCA REGISTRADA

PRINTED IN FRANCE

Imprimerie CAUSSE & CASTELNAU. — 7, rue Dom-Vaissette, Montpellier

PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

Faune des Pyrénées-Orientales :

Cette série, publiée avec l'aide du Conseil Général des Pyrénées-Orientales, est avant tout une récapitulation des documents acquis par les chercheurs ayant travaillé dans la région de Banyuls-sur-Mer. La Faune terrestre et d'eau douce est limitée au département des Pyrénées-Orientales, tandis que la Faune marine est étudiée depuis les Baléares jusqu'à Sète.

Faune marine des Pyrénées-Orientales.

1. — Céphalopodes, par K. WIRZ. — Parasites de Céphalopodes, par R. Ph. DOLLFUS, 1-72, 1958.
2. — Échinodermes, par G. CHERBONNIER, 1-67, 1958.
3. — Opisthobranches, par K. MANGOLD-WIRZ et U. WYSS, 1-71, 1958.
4. — Annélides Polychètes, par L. LAUBIER et J. PARIS, 1-80, 1962.

Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales :

1. — Hyménoptères Vespiformes des environs de Banyuls, par H. NOUVEL et H. RIBAUT, 1-32, 1958.
2. — *Aphidoidea*, par G. REMAUDIÈRE, 1-66, 1958.
3. — Névroptéroïdes, par J. AUBER, 1-42, 1958.
4. — Odonates, par P. AGUESSE, 1-54, 1958.
5. — Thécamoebiens du sol, par L. BONNET et R. THOMAS, 1-103, 1960.
6. — Lépidoptères. I. Macrolépidoptères, par C. DUFAY, 1-153, 1961.
7. — Buprestides, par L. SCHAEFER, 1-38, 1963.
8. — Sporozoaires et Cuidosporidiés, par J. THÉODORIDÈS, 1-36, 1963.

Les différents fascicules de la *Faune des Pyrénées-Orientales* sont en vente à la librairie Masson et C^ie^, 120, boulevard Saint-Germain, Paris 6^e^.

CAUSSE
CASTELNAU
IMPRIMEURS
MONTPELLIER

Date de parution : Mars 1964 — N° d'impression : 19641 Gérant : L. LAUBIER