

CONTRIBUTION A L'ETUDE MONOGRAPHIQUE
DU GENRE **CANTHARIS** LINNE, 1758

(Coleoptera : Cantharidae)

II. CARACTERES MORPHOLOGIQUES
ET MORPHOMETRIQUES
DES ESPECES APPARENTEES
A **CANTHARIS FUSCA** LINNE

par Noël MAGIS

Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden,
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales

La plupart des tableaux d'identification des *Cantharis* européennes rapprochent *Cantharis fusca* LINNE des espèces *C. rustica* FALLEN, *C. annularis* MENETRIES et *C. oculata* GEBLER (E. MULSANT, 1863 ; P. DE MARSEUL, 1884 ; J. BOURGEOIS, 1886 ; E. REITTER, 1911). Ce rapprochement repose tout d'abord sur des critères de taille. Les quatre espèces sont, en effet, d'assez grande taille et surtout ostensiblement plus robustes que d'autres espèces aussi longues. Il est fondé, ensuite, sur les caractères de la livrée et notamment sur les combinaisons assez voisines des deux couleurs dominantes : le roux ou brun-rougeâtre et le noir.

Compte tenu de la variabilité des caractères chromatiques qui, dans certains cas, rend pénible le classement correct de certains individus, j'ai voulu réexaminer le degré de ressemblance de ces quatre *Cantharis*, afin de voir s'il était le signe d'affinités réelles ou le résultat, toujours possible, de traits de convergence. Cette question doit être posée puisque *Cantharis fusca* LINNE est l'espèce type d'un genre qui réunit aujourd'hui un nombre très élevé d'espèces d'origine géographique très différente.

La première partie du travail est consacrée à une étude comparée de certains caractères morphologiques, sans doute déjà connus, mais utilisés de façon assez dispersée. Je donnerai également les résultats originaux de l'examen des particularités structurales des édéages.

La seconde partie présente les enseignements tirés d'une étude biométrique de ces espèces entreprise en vue de préciser certaines indications morphométriques données par les auteurs.

Ces différentes sources de renseignements permettront, d'une part, de mieux préciser les affinités et la parenté éventuelle de ces *Cantharis* et, d'autre part, d'apprécier leur degré d'éloignement par rapport à leurs congénères.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à mon Collègue M.W. WITTMER, Chef de la Section entomologique du Musée d'Histoire Naturelle de Bâle, qui s'est vivement intéressé à l'élaboration de cette recherche et qui a mis à ma disposition des matériaux dont il assure la garde. Je remercie également M. G. DEMOULIN, Sous-Directeur de Laboratoire, qui m'a largement facilité l'accès des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

PREMIERE PARTIE

ANATOMIE COMPAREE
DE CERTAINS CARACTERES SOMATIQUES

1. Les griffes tarsales.

Les griffes tarsales présentent, chez les Cantharidae, des modifications étendues, largement exploitées pour le classement des genres et des espèces.

De façon très générale, les griffes sont plus ou moins fortement recourbées en crochet. Leur bord supérieur, convexe, est toujours peu épais alors que l'inférieur, concave, est au contraire sensiblement plus large. L'examen à fort grossissement d'une griffe isolée du post-tarse montre en outre que cette face inférieure est déprimée. Elle est ainsi parcourue par une gouttière médiane à bords tranchants qui s'étend pratiquement sur toute la longueur de la griffe.

Cette configuration simple s'observe, par exemple, aux deux griffes de toutes les pattes des mâles d'*Ancistronycha* MAERKEL (fig. 1A). Elle se retrouve également, mais cette fois à la griffe interne seulement, chez les mâles et les femelles des *Cantharis* LINNE (fig. 1B).

Chez ces dernières, la griffe externe porte une expansion basale impaire. Celle-ci est formée par un repli cuticulaire, issu d'une des faces latérales de la griffe, à proximité immédiate du bord correspondant de la gouttière médio-inférieure.

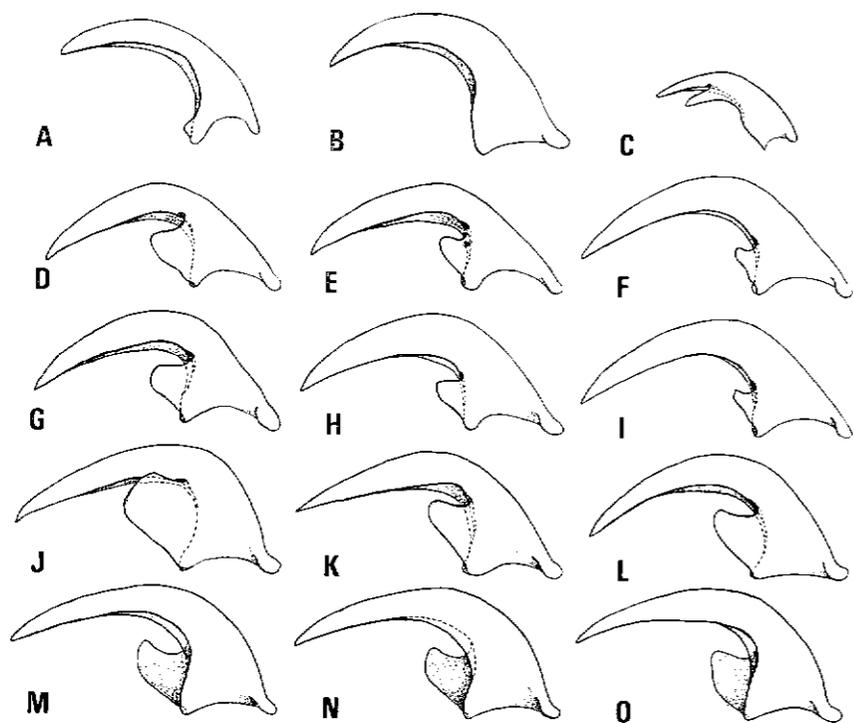


FIG. 1. — Différents types de griffes tarsales

A : *Ancistronycha violacea* (PAYKULL) ♂ — B : *Cantharis livida* LINNE ♂, griffe interne — C : *Rhagonycha fulva* SCOPOLI ♂, griffe interne — D,E,F : *Cantharis fusca* LINNE ♂, griffes externes des pattes I (D), II (E) et III (F) — G,H,I : *Cantharis fusca* LINNE ♀, griffes externes des pattes I (G), II (H) et III (I) — J,K,L : *Cantharis livida* LINNE ♂, griffes externes des pattes I (J), II (K) et III (L) — M,N,O : *Cantharis livida* LINNE ♀, griffes externes des pattes pro-, méso- et métathoraciques. Contrairement aux dessins précédents, les griffes sont vues ici par leur face interne

La forme et les dimensions de cette expansion présentent des différences d'aspect assez importantes. Les descripteurs parlent ainsi d'ongles « dentés » à la base (fig. 1 D-F) ou « lamellés »

(fig. 1J). Lorsque ce prolongement s'étire pratiquement jusqu'au sommet de la griffe, parallèlement au grand axe de sa gouttière inférieure, l'ongle est alors qualifié de « bifide » ou, très improprement, on le dit « fendu » (genre *Rhagonycha* ESCHOLTZ, fig. 1C).

Les exemples présentés sur la fig. 1 montrent d'autre part :

a) que chez un même individu, les dimensions et la forme de l'expansion se modifient d'une paire de pattes à l'autre. Dans tous les cas (fig. 1 D-O), on remarque que celle-ci est régulièrement plus développée aux pattes I qu'aux pattes II et, surtout chez les mâles, plus prononcée à celles-ci qu'aux pattes III. Cette modification ne constitue nullement une anomalie individuelle mais bien une caractéristique constante chez toutes les *Cantharis* LINNE.

b) que chez une même espèce, l'expansion de la griffe peut, ou bien être pratiquement semblable dans les deux sexes (fig. 1 D-I), ou bien, au contraire, inégalement développée selon le sexe. Dans ce cas, on constate que c'est également au niveau des pattes I que ces différences sexuelles sont les plus marquées.

Lorsque les griffes se complètent d'une expansion cuticulaire, leur configuration est donc sujette à deux sources distinctes de variation. La première est liée à leur position. Le gradient de développement postéro-antérieur mis en évidence reflète une allométrie de croissance affectant une ébauche sériale homologue. La constance du phénomène au sein du genre *Cantharis* permet de le considérer comme un caractère relativement primitif.

La seconde source de variation est d'origine sexuelle mais, contrairement à la précédente, elle n'est pas commune à toutes les espèces. Alors que le seul examen des griffes des tarsi I permet de séparer très aisément les mâles et les femelles de *Cantharis livida* LINNE (fig. 1 J-O), il en est tout autrement chez *C. fusca* où les ongles sont pratiquement semblables chez tous les individus (fig. 1 D-I). Il est, de plus, intéressant de souligner que ces modifications dépendantes du sexe sont le plus apparentes aux pattes I. Elles respectent, par conséquent, le gradient de croissance fondamental en se surimposant à lui. Cette accentuation du dimorphisme sexuel au niveau des griffes tarsales peut, semble-t-il, s'interpréter comme un signe d'évolution.

Les auteurs qui ont utilisé les qualificatifs « dentés » ou « lamellés » n'ont pas toujours tenu suffisamment compte de ces deux

sources distinctes de variation et notamment de la variation d'origine sexuelle.

Les griffes externes des *Cantbaris rustica*, *oculata* et *annularis* répondent à la même formule que celle figurée pour *C. fusca*.

Ces quatre espèces ont donc comme particularité commune de posséder des griffes tarsales externes munies d'une expansion cuticulaire relativement courte, de forme et de dimension à peine différentes chez les mâles et les femelles.

2. Les antennes.

Chez de nombreuses espèces de *Cantbaris*, comme celles classées dans d'autres genres, certains articles du flagelle antennaire sont marqués d'une impression plus ou moins étendue, ovale ou rectangulaire, qui, sous une lumière rasante, apparaissent comme autant de plages brillantes (fig. 2A).

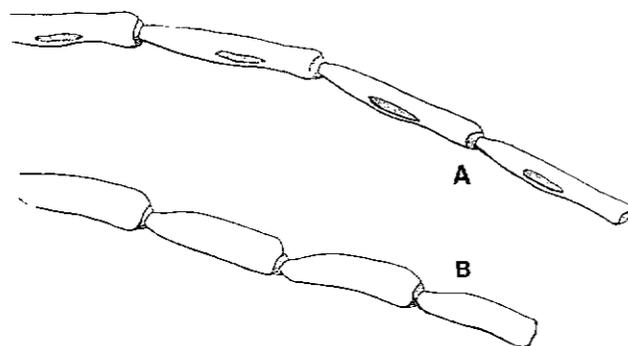


FIG. 2. — Articles 6 à 9 des antennes
En A : *Cantbaris livida* LINNE ♂, les plages brillantes sont bien visibles.
En B : *Cantbaris fusca* LINNE ♂, les plages font défaut sur les articles homologues et sont aussi absentes sur les autres articles du flagelle (dessins réalisés sur des pièces préalablement éclaircies par un bref passage dans une solution de KOH à 10 %)

A fort grossissement, on constate facilement que ces zones brillantes correspondent à des dépressions locales de la cuticule des différents articles dont le fond n'est pas ou est très faiblement sclérifié. Cette sorte de cuvette est entourée de poils, apparemment aussi espacés et semblables à ceux implantés sur les parties sclérifiées de l'article.

A ma connaissance, J. BOURGEOIS (loc. cit.) est le premier à avoir attiré l'attention sur ces particularités antennaires uniquement propres aux mâles. S'agit-il de récepteurs sensibles ou de pores permettant la sécrétion de substances chimiques agissant, soit comme exocoactones, soit comme phéromones ? Des études d'histologie fine s'avèrent indispensables pour répondre à ces questions (1).

L'entomologiste français ne signale pas ces particularités sur l'antenne des mâles de *C. fusca*, *C. rustica* et *C. annularis*. Comme ces surfaces brillantes sont parfois difficiles à localiser lorsqu'on ne dispose pas de moyens optiques suffisants, j'ai réalisé une série de préparations microscopiques d'antennes disséquées sur des spécimens conservés en liquide ou à sec et traitées ou non par la potasse en solution. Ces divers essais me permettent de confirmer l'absence de ces plages brillantes chez ces trois espèces, de même que chez *C. oculata*.

Les mâles des quatre espèces étudiées ont donc comme autre particularité commune de posséder des antennes à articles simples, absolument semblables à ceux de leurs femelles respectives.

Il est intéressant de constater que c'est, une fois encore, une sorte de rétention du dimorphisme sexuel qui rapproche ces quatre *Cantbaris* et qui, simultanément, les éloigne de leurs congénères.

3. Les édéages.

Dans mon étude consacrée à l'anatomie et à l'organisation de l'édéage des espèces de *Cantbaris* LINNE, j'ai figuré et décrit en détail l'organe copulateur de *C. fusca* LINNE (N. MAGIS, 1971, fig. 2 et 3). Cet édéage offre deux particularités structurales tout à fait originales :

a) le sclérite marginal s'y présente sous la forme d'une bride étroite, de sorte que l'extrémité apicale sclérifiée du lobe médian est laissée à découvert. Chez les autres espèces, au contraire, (locution citée, fig. 4.) ce sclérite s'allonge vers l'apex et constitue,

(1) Des structures très semblables s'observent sur les antennes des mâles de nombreux *Prostbaptus* GORHAM, appartenant à la tribu des *Malthinini*. Ce caractère présente donc un polyphylétisme évident au sein des *Cantharidae*.

avec le champ tergal postérieur dont il dépend, une plaque qui recouvre dorsalement l'extrémité apicale du lobe médian.

b) le sclérite tergo-apical du lobe médian se termine simplement par deux lobes triangulaires dorso-latéraux, courts et massifs. Chez les autres espèces (locution citée, fig. 4.), ces lobes s'étirent et constituent deux processus allongés, analogues aux prolongements styloformes des lobes latéraux du tegmen.

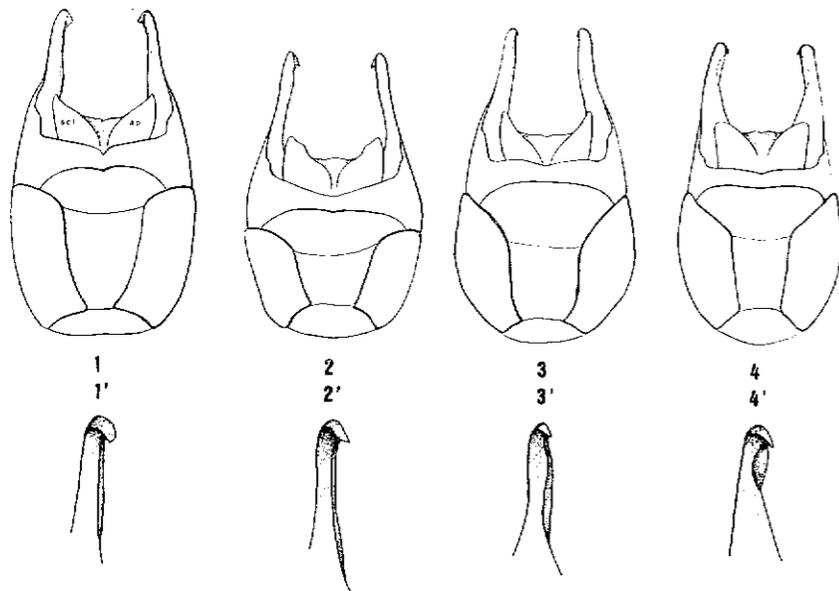


FIG. 3. — Organes copulateurs des ♂ des quatre *Cantharis* étudiées. Les dessins 1 à 4 montrent l'édéage en vue tergale et permettent d'apprécier les différences légères qui apparaissent au niveau du sclérite apical du lobe médian (scl.ap.)

Les dessins 1' à 4' figurent l'apex des prolongements styloformes des lobes latéraux du tegmen en vue sternale

1-1' : *C. annularis* MENETRIES (Catalogne) — 2-2' : *C. oculata* GEBLER (de Mongolie) — 3-3' : *Cantharis fusca* LINNE (Belgique) — 4-4' : *Cantharis rustica* FALLEN (Allemagne)

(dessins d'édéages préalablement éclaircis par un bref passage dans une solution de KOH à 10 %)

L'absence de protection de la région apicale et non invaginée du lobe médian, combinée avec l'état peu différencié du sclérite tergo-apical de ce dernier, m'ont conduit à penser que l'édéage de *C. fusca*

ca a conservé un plan d'organisation plus primitif que celui de la majorité des autres *Cantharis*.

L'examen de l'organe copulateur des mâles des *Cantharis rustica*, *oculata* et *annularis* démontre immédiatement que leur plan d'organisation respectif est identique à celui de *C. fusca*, notamment en ce qui concerne les deux particularités rappelées plus haut.

Les dessins réunis sur la fig. 3 montrent, en outre, que les différences spécifiques sont fort peu accusées.

Dans le matériel relativement abondant que j'ai pu examiner, j'ai trouvé un mâle de *C. annularis* var. *longitarsis* PANDELLE accouplé à une femelle de *C. fusca*. Les différences légères entre les édéages de ces espèces expliquent probablement ces accouplements interspécifiques, dans les régions où ces espèces coexistent. Bien qu'ils paraissent très accidentels, ils ne permettent pas de rejeter l'hypothèse de possibilités d'hybridation.

DEUXIEME PARTIE

ANALYSE STATISTIQUE DES DIMENSIONS DU PRONOTUM ET DES ARTICLES ANTENNAIRES

En plus des caractères anatomiques et chromatiques, certains auteurs ont fait appel à divers caractères morphométriques pour distinguer les espèces étudiées ici. E. MULSANT (1863) s'est notamment référé très régulièrement aux rapports entre la hauteur et la largeur du pronotum et entre celle-ci et la largeur des élytres. D'autres systématiciens ont plutôt utilisé les longueurs relatives des articles de la base des antennes.

J'ai cru utile de réexaminer ces caractères biométriques en m'appuyant sur l'outil statistique, dans le but de contrôler leur variabilité et de discuter ensuite leur valeur diagnostique.

1. Matériel et méthodes.

1A. Composition des échantillons :

Cantharis fusca LINNE : 84 ♂ et 80 ♀ originaires d'Espagne (Castille), d'Italie (Piémont), de France (Midi, Centre et Est), du

Grand Duché de Luxembourg, de Belgique et d'Allemagne (Bade, Hesse, Holstein, Westphalie).

Cantharis rustica FALLEN : 94 ♂ et 66 ♀ originaires d'Espagne (Catalogne), d'Italie (Abruzzes, Piémont, Tyrol), de France (Midi, Centre et Est), du Grand-Duché de Luxembourg, de Belgique, d'Allemagne (Bade) et de Basse-Autriche.

Cantharis annularis MENETRIES (y compris des exemplaires de la variété *longitarsis* PANDELLE) : 32 ♂ et 34 ♀ provenant d'Espagne (Castille et Catalogne), de France (Midi, Centre et Est), de Suisse, d'Allemagne (Hesse), de Hongrie, de Bulgarie, de Grèce et d'Asie Mineure.

Cantharis oculata GEBLER : 2 couples capturés en Asie Centrale (Dsungarie).

1B. Mensurations :

Autant que le permettait l'état de conservation du matériel, les dimensions suivantes ont été relevées sur chaque individu :

- largeur du pronotum ou *lp* : distance mesurée entre les bords gauche et droit, au niveau du développement transversal le plus grand du pronotum ;
- hauteur du pronotum ou *hp* : distance comprise entre les bords antérieur et postérieur, mesurée perpendiculairement à la dimension précédente ;
- largeur des élytres ou *le* : distance comprise entre les bords externes des deux élytres, mesurée, en une fois, au niveau de leur angle huméral. Les individus chez lesquels l'épingle avait provoqué un écartement artificiel des élytres ont été volontairement écartés ;
- longueur du pédicelle (L_2) et du premier article du funicule antennaire (L_3) : distance maximum comprise de la base d'articulation au bord supérieur de chacun de ces articles. En raison de leurs petites dimensions et surtout à cause des positions très variées qu'ils peuvent prendre l'un par rapport à l'autre sur les antennes desséchées, les dimensions ont été prises sur les deux antennes. Chaque individu est donc, en principe, défini par 4 mesures et c'est sur ces séries de 4 mesures, considé-

rées comme indépendantes, qu'ont été effectués les calculs des différents paramètres statistiques.

On sera sans doute étonné de ne pas voir la longueur des individus figurer dans la liste des caractères choisis. Chez les Cantharidae, ce critère de la taille est difficile à mesurer objectivement en raison de la minceur et de la souplesse des téguments, notamment des élytres et de l'abdomen. Comme le matériel se compose exclusivement de spécimens de collection, séchés, préparés et montés par des mains très différentes, j'ai donc estimé préférable de ne pas soumettre à l'analyse statistique un caractère dont les dimensions sont trop facilement modifiées.

Les mesures ont été réalisées au moyen d'un micromètre gradué en 120 divisions (unités micrométriques). Dans les combinaisons optiques employées, les erreurs systématiques dues à cette règle sont de 0,04 mm. pour lp , hp et le et de 0,02 mm. pour L_2 et L_3 .

De façon à orienter et à maintenir les parties du corps étudiées dans un plan parfaitement perpendiculaire à l'axe optique de la loupe binoculaire, les spécimens sont fixés sur une rotule, mobile dans tous les plans de l'espace.

1C. Analyse statistique des données de mesure :

Les mensurations ont été examinées à deux points de vue, différents mais complémentaires : en premier lieu, chaque caractère a été considéré isolément en tant que paramètre de la taille ; en second lieu, ils ont été combinés par couples en vue de préciser les variations de la forme des individus.

L'analyse univariée déterminera comment les dimensions individuelles se distribuent, quelle est leur variabilité, dans quelle mesure ces variations continues sont influencées par le sexe et, enfin, quelle est leur valeur diagnostique pour discerner les espèces. Les résultats sont condensés dans les tableaux I et III, tandis que les fig. 4 et 5 donnent la représentation graphique des distributions observées dans les différents échantillons. Pour en faciliter la lecture, ces courbes sont données sous la forme de polygones de fréquences relatives plutôt qu'en histogrammes.

Pour aborder les problèmes liés aux variations de la forme du pronotum et de l'aspect de la base des antennes, j'ai fait appel aux techniques de l'analyse bivariée.

Sur les fig. 6 à 9, les diagrammes de dispersion, formés par les points représentant les coordonnées des couples de mesures, sont circonscrits par une ellipse centrée sur le point moyen de la distribution simultanée des caractères considérés. Comme l'a montré E. DEFRISE-GUSSENHOVEN (1955), cette ellipse, calculée à partir des données de l'échantillon et de ses paramètres statistiques, renferme un pourcentage déterminé de la *population totale* de l'espèce. Les propriétés de cette courbe sont telles que tous les points situés sur cette ellipse ont, non seulement la même fréquence, mais surtout peuvent être considérés comme également « éloignés » — du point de vue biométrique — du centre de l'ellipse. Chaque nuage de points peut être entouré d'une infinité d'ellipses, correspondant chacune à un taux d'éloignement donné. Sur les figures, celui-ci est de 95 %.

Cette notion du « taux d'éloignement » introduit par E. DEFRISE-GUSSENHOVEN est particulièrement utile en taxinomie. Il permet, en effet, de concrétiser le degré d'aberration d'un individu quelconque par rapport au groupe formé par l'échantillon. S'il est, par exemple, supérieur à 95 %, on pourra, avec 5 chances sur cent de se tromper, considérer ce spécimen comme s'écartant significativement du groupe étudié. Les quatre individus de *C. oculata* pourront ainsi être très concrètement situés et comparés à ceux des trois autres espèces.

Pour exprimer quantitativement la relation existant entre les caractères combinés, j'ai calculé l'axe majeur réduit (droite des moindres rectangles). Contrairement à la méthode des droites de régression (droite des moindres carrés), le calcul de l'axe majeur se fait en accordant une même dignité aux caractères comparés (G. TEISSIER, 1948 ; G. IMBRIE, 1956 ; P. DAGNELIE, 1969), alors que la régression implique une distinction entre une variable dépendante et l'autre considérée comme indépendante. Dans une étude comme celle-ci, portant sur des échantillons d'Insectes adultes, ce choix ne pourrait être qu'arbitraire.

Pour apprécier la signification des différences de pente et de position observées entre les axes majeurs, j'ai appliqué les tests de comparaison proposés par G. IMBRIE (loc. cit.).

2. Dimensions absolues du pronotum et de la largeur des élytres.

2A. Analyse des polygones de fréquences relatives :

L'examen de la fig. 4 permet de dégager les constatations suivantes :

a) chez les trois *Cantbaris*, les dimensions des trois caractères obtenues dans les échantillons de mâles se répartissent de façon à peu près symétrique de part et d'autre de la classe de fréquence la plus élevée. Comme l'indique le trait interrompu vertical, les valeurs moyennes tombent le plus souvent dans cette classe modale ou très près de ses limites inférieure ou supérieure. L'ensemble de ces propriétés permet d'assimiler toutes ces distributions au type gaussien ou normal.

b) à l'exception de la hauteur du pronotum, les dimensions des deux autres caractères se distribuent beaucoup plus irrégulièrement chez les femelles des trois espèces. Les classes modales sont rarement aussi bien individualisées que chez les mâles, les moyennes s'écartent plus nettement de leurs limites et enfin, quelle que soit l'espèce, on observe de fréquentes irrégularités dans l'ordre de fréquence des classes successives. Les solutions de continuité qui apparaissent sur ces courbes ne permettent pas de considérer les polygones de fréquences comme bi- ou plurimodaux et résultant donc de la juxtaposition de plusieurs sous-échantillons normalement distribués. Les données actuellement disponibles permettent de conclure que les échantillons de femelles sont indiscutablement moins homogènes que ceux des mâles mais on a peu de raisons de penser qu'ils sont hétérogènes. Si on tient compte des intervalles de variation ainsi que des coefficients de variation relative, indiqués dans le tableau I, on doit admettre que les dimensions des différents caractères sont assez sensiblement plus variables chez les femelles.

2B. Influence du sexe sur les dimensions des caractères :

Les données du tableau I permettent de conclure que les femelles des trois espèces ont, en moyenne, un pronotum plus large et légèrement plus haut que celui des mâles. Elles s'en distinguent également par leur largeur aux épaules comparativement plus grande. L'application du test classique de STUDENT donne, dans tous les cas, une probabilité à l'équivalence des moyennes inférieure à 0,01. Les différences constatées peuvent, par conséquent, être tenues pour très hautement significatives, même dans le cas de la hauteur du pronotum.

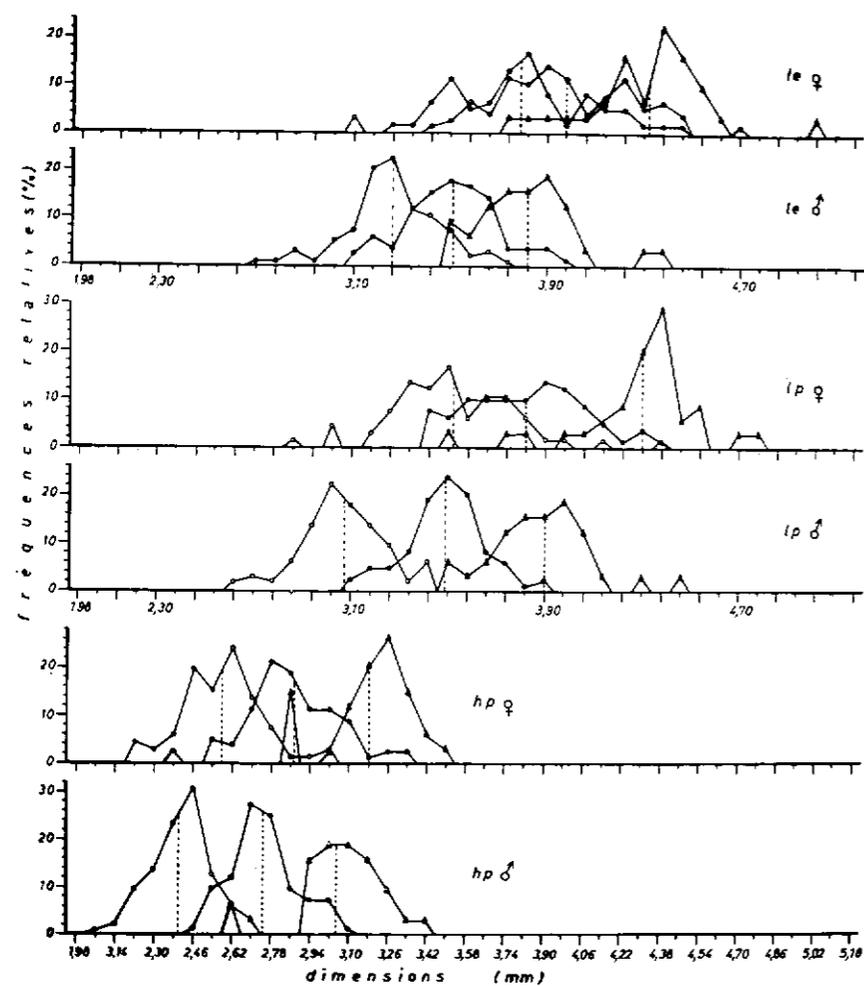


FIG. 4. — Polygones de fréquences relatives des dimensions des caractères corporels
 o--o : *Cantharis rustica* •--• : *Cantharis fusca* ▲--▲ : *Cantharis annularis*

La comparaison des courbes de distribution (fig. 4) montre immédiatement que les dimensions communes aux deux sexes occupent toujours une fraction importante de l'échelle des tailles propres à chacun des caractères.

TABLEAU I.
 Paramètres statistiques des différentes dimensions corporelles.

ESPECES	lp		hp		le	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>Cantharis rustica</i> FALLEN						
Nombres d'observations	94	66	94	66	92	64
Limites des distrib. (mm.)	2,60	2,88	2,08	2,24	2,72	3,04
	3,44	4,36	2,60	3,04	3,72	4,72
Moyennes (mm.)	3,07	3,52	2,40	2,58	3,26	3,79
Ecart types (mm.)	0,17	0,26	0,11	0,17	0,19	0,33
Coeff. de variation (%)	5,54	7,39	4,58	6,59	5,83	8,71
<i>Cantharis fusca</i> LINNE						
Nombres d'observations	84	80	84	80	84	78
Limites des distrib. (mm.)	3,12	3,40	2,52	2,40	3,12	3,44
	3,92	4,36	3,08	3,32	3,92	4,48
Moyennes (mm.)	3,49	3,82	2,75	2,87	3,51	3,98
Ecart types (mm.)	0,16	0,24	0,14	0,19	0,19	0,27
Coeff. de variation (%)	4,58	6,28	5,09	6,62	5,41	6,78
<i>Cantharis annularis</i> MENETR.						
Nombres d'observations	32	34	32	34	32	31
Limites des distrib. (mm.)	3,48	3,52	2,64	2,84	3,48	3,76
	4,44	4,80	3,40	3,52	4,36	5,04
Moyennes (mm.)	3,90	4,30	3,05	3,18	3,82	4,32
Ecart types (mm.)	0,21	0,25	0,18	0,17	0,21	0,25
Coeff. de variation (%)	5,36	5,80	5,90	5,28	5,37	5,88

L'étendue considérable de la zone de recouvrement fait que les dimensions absolues du pronotum et des élytres permettent tout au plus de séparer correctement les mâles de petite taille des femelles de grande taille. Ceci est vraiment trop insuffisant pour accorder aux dimensions absolues une valeur pratique réelle pour discriminer les sexes.

2C. Différences entre les espèces :

L'examen des moyennes réunies au tableau I, appuyé par les résultats des tests de STUDENT indiquent que les mâles et les femelles de *C. rustica* ont un pronotum simultanément moins large et moins haut ainsi que des élytres moins larges aux épaules que ceux et celles de *C. fusca*. Les individus de cette espèce se distinguent des *C. annularis* de la même façon.

TABLEAU II.
Table globale des quatre *Cantharis*
("longueurs" en mm. citées dans la littérature)

AUTEURS	<i>C. annularis</i>	<i>C. fusca</i>	<i>C. rustica</i>	<i>C. oculata</i>
E. MULSANT (1863)	13,5 - 15,7	11,2 - 15,7	10,5 - 14,6	11,2 - 13,5
J. BOURGEOIS (1886)	13,5 - 15,5	11,0 - 15,5	10,0 - 14,5	11
E. REITER (1911)	11,0 - 18,0	11,0 - 15,0	10,0 - 14,5	11,0 - 13,0

Ce classement peut être heureusement confronté à l'ordre obtenu en se basant sur la taille globale, malgré les imperfections qui affectent les mesures de la « longueur ».

Le tableau II présente les dimensions de la « longueur » données par différents auteurs, sans distinction particulière entre les sexes.

En considérant les intervalles de variation, on voit que *C. annularis* est l'espèce la plus grande, suivie respectivement par *C. fusca*, *C. rustica* et *C. oculata*.

Cet ordre est donc parallèle à celui établi à partir des dimensions du pronotum et des élytres. Ces caractères sont donc bien en corrélation avec la taille globale des individus.

Les écarts types ainsi que les coefficients de variation de h_p , l_p et l_e sont du même ordre de grandeur chez les trois espèces, dans la mesure où les comparaisons portent, bien entendu, sur des individus de même sexe. Chaque caractère possède, par conséquent, une variabilité absolue (écart type) et relative (coefficient de variation) pratiquement identique chez ces trois *Cantharis*.

En se reportant aux images des distributions de fréquences de la fig. 4, on constate que celles-ci présentent une zone de recouvrement plus importante dans les trois échantillons de femelles. Autrement dit, si les dimensions absolues des trois caractères considérés discriminent relativement bien les mâles des différentes espèces, aucune de ces mensurations ne permet de séparer leurs femelles avec une certitude suffisante, à moins de disposer de longues séries d'individus.

On doit donc admettre que, du point de vue biométrique, les mâles des trois *Cantharis* sont beaucoup mieux « isolés » l'un de l'autre que leurs femelles respectives.

3. Longueurs des articles antennaires.

3A. Analyse des polygones de fréquences relatives :

La fig. 5 illustre les résultats des mensurations des articles antennaires 2 et 3 obtenus séparément chez les mâles et les femelles des trois espèces. L'examen de cette série de polygones de fréquences entraîne les constatations suivantes :

a) les quatre graphiques relatifs à *C. annularis* présentent une allure en dents de scie qui les éloigne immédiatement de ceux, plus réguliers, des deux autres espèces. Leur aspect général ne suggère pas l'existence de plusieurs modes significativement distincts. Les irrégularités observées paraissent plutôt imputables au facteur « nombre d'observations » (Tableau III), insuffisant pour pondérer les effets de la variabilité des dimensions de L_2 et de L_3 .

b) chez les autres espèces, les longueurs obtenues se distribuent d'une manière qui tend indiscutablement vers la courbe normale théorique. C'est, en général, par leur manque de symétrie que les polygones de fréquences observés s'éloignent de cette situation idéale. Chez les mâles, les fréquences des classes latérales décroissent inégalement de part et d'autre de leur mode, pourtant bien accusé. L'examen des graphiques de L_2 comme de L_3 , indique que les classes supérieures à la moyenne sont, dans l'ensemble, plus fournies que celles réunissant les valeurs inférieures à celle-ci. Un fait comparable s'observe également chez les femelles, notamment pour les longueurs de L_2 . Chez ces dernières, on constate, de plus,

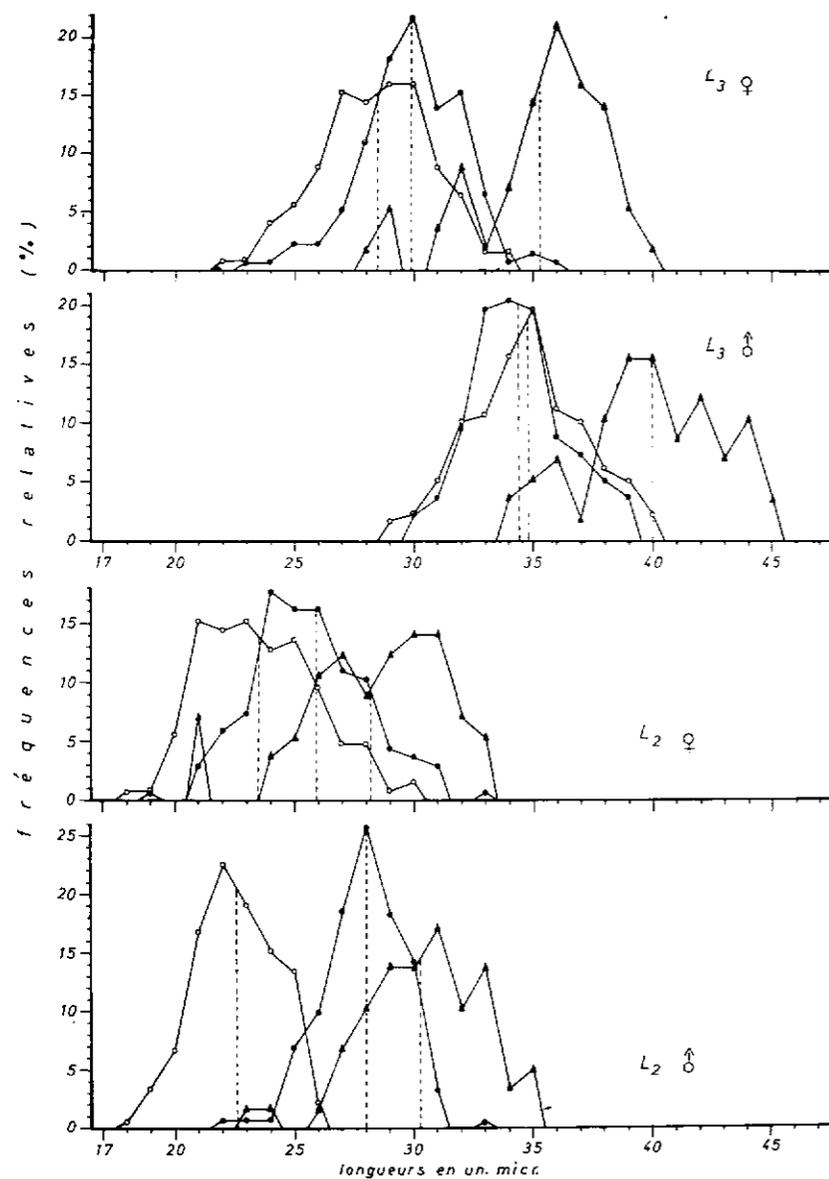


FIG. 5. — Polygones de fréquences relatives des longueurs des articles antennaires 2 et 3
 o---o : *Cantharis rustica* •---• : *Cantharis fusca* ▲---▲ : *Cantharis annularis*

que les distributions présentent un sommet beaucoup plus aplati que chez les mâles.

c) ces dissymétries dénotent que les dimensions des articles antennaires sont moins homogènes que celles des caractères corpo-

TABLEAU III.
 Paramètres statistiques des longueurs des articles antennaires.

ESPECES	L ₂		L ₃	
	♂	♀	♂	♀
<i>Cantharis rustica</i> FALLEN				
Nombres d'observations	180	125	180	125
Limites des distributions : (un. micr.) (mm.)	18 - 25 0,36 - 0,50	18 - 30 0,36 - 0,60	29 - 40 0,58 - 0,80	22 - 34 0,44 - 0,68
Moyennes (un. micr.) (mm.)	22,60 0,45	23,50 0,47	34,80 0,69	28,50 0,57
Ecart types (un. micr.)	1,71	2,36	2,44	2,29
Coeff. de variation (%)	7,00	10,00	7,00	8,00
<i>Cantharis fusca</i> L.				
Nombres d'observations	139	136	139	136
Limites des distributions : (un. micr.) (mm.)	22 - 23 0,44 - 0,66	19 - 33 0,38 - 0,66	30 - 39 0,60 - 0,78	24 - 36 0,48 - 0,72
Moyennes (un. micr.) (mm.)	28,00 0,56	25,90 0,52	34,40 0,69	29,90 0,60
Ecart types (un. micr.)	1,71	2,47	2,00	2,15
Coeff. de variation (%)	6,10	9,55	5,80	7,20
<i>Cantharis annularis</i> MEN.				
Nombres d'observations	58	57	58	57
Limites des distributions : (un. micr.) (mm.)	23 - 35 0,46 - 0,70	21 - 33 0,42 - 0,66	34 - 45 0,68 - 0,90	28 - 40 0,56 - 0,80
Moyennes (un. micr.) (mm.)	30,30 0,61	28,20 0,56	40,00 0,80	35,30 0,71
Ecart types (un. micr.)	2,57	3,08	2,87	2,77
Coeff. de variation (%)	8,45	10,90	7,20	7,85

rels. Ceci se traduit sur les valeurs des coefficients de variation (tableau III) qui sont plus élevées. Dans cette comparaison, on retiendra surtout le fait que les femelles s'avèrent, une fois encore, plus variables que les mâles.

3B. Influence du sexe sur les dimensions des articles antennaires :

Chez les trois espèces, le premier article du funicule (L_3) est, environ, de 5 un. micr. ($\pm 0,1$ mm.) plus long chez les mâles. Les tests permettent de considérer toutes les différences comme statistiquement très significatives ($P < 0,01$). L'allongement du L_3 chez les mâles doit donc être considéré comme un caractère sexuel secondaire commun aux trois espèces.

Les mâles des *C. fusca* et *C. annularis* ont également un pédicelle (L_2) plus long, en moyenne, que celui des femelles. La différence, qui n'est plus ici que de 2 un.micr., est cependant très significative au plan statistique.

Contrairement à L_3 , les longueurs de L_2 se distribuent entre des valeurs extrêmes pratiquement identiques dans les deux sexes. C'est donc, une nouvelle fois, uniquement par leurs moyennes que les échantillons considérés se séparent ; dans ces conditions, il est bien certain que les dimensions absolues du pédicelle n'ont aucune valeur discriminante sur le plan pratique.

Chez les mâles de *C. rustica*, les dimensions de L_2 se répartissent sur 9 classes seulement, toutes comprises dans l'intervalle de variation des longueurs mesurées chez les femelles (cf. fig. 5). Le tableau III montre, de plus, que la différence entre les moyennes est ici légèrement en faveur des femelles, mais comme elle reste comprise dans les limites des erreurs de mesure, il n'y a pas lieu d'y accorder d'importance. On retiendra surtout le fait que les différences mises en évidence chez les deux autres espèces ne se retrouvent pas chez *C. rustica*, puisque le pédicelle est aussi long chez les mâles que chez les femelles.

3C. Différences entre les espèces :

Les dimensions corporelles analysées plus haut ont permis un classement des espèces dans l'ordre croissant suivant : *C. rustica*, *C. fusca*, *C. annularis*, d'ailleurs parallèle à celui des tailles.

Les trois espèces peuvent être sériées dans le même ordre si l'on se réfère aux longueurs des articles antennaires 2 et 3. Les courbes de distribution de la fig. 5 montrent que l'accroissement des dimensions moyennes s'accompagne effectivement d'une translation corrélative des bornes des distributions, malgré un nombre

parfois très élevé de mesures communes simultanément aux trois espèces.

Les articles antennaires ne répondent cependant pas de façon aussi rigoureuse à l'accroissement des dimensions corporelles. Les mâles de *C. fusca* ont, en effet, l'article 3 aussi long que ceux de *C. rustica* mais un pédicelle significativement beaucoup plus long, comme le veut la règle des tailles. On voit donc que la distinction entre les mâles de ces deux espèces est donc bien plus une question de « forme » qu'une question de dimension ou de taille.

4. Analyse des relations entre les caractères étudiés.

Compte tenu des renseignements de la littérature, j'ai choisi les combinaisons suivantes entre les caractères mesurés :

a) hauteur du pronotum (hp) - largeur du pronotum (lp) : la combinaison des deux dimensions perpendiculaires de pronotum permet de voir si sa forme se rapproche du carré ou si, au contraire, elle tend à s'inscrire dans un rectangle, plus ou moins transverse par rapport au plan sagittal de l'insecte.

b) largeur des élytres (le) - largeur du pronotum (lp) : cette combinaison permet de juger le degré d'élargissement du pronotum par rapport à celui de l'arrière-corps.

c) longueur du pédicelle (L_2) - longueur du premier article du flagelle (L_3) : les antennes étant formées, dans les deux sexes, de onze articles subcylindriques, les différences éventuelles se manifestent principalement par les dimensions relatives des articles. La relation L_2 - L_3 , retenue ici, est celle qui est la plus souvent utilisée par les descripteurs.

Les paramètres relatifs à la distribution simultanée de ces trois couples ainsi que les valeurs des coefficients de l'axe majeur réduit qui ajuste chacun d'eux sont consignés dans le tableau IV. Les diagrammes de dispersion, entourés de leur ellipse d'équiprobabilité réunissant 95 % des sujets, sont présentés dans les fig. 6 à 9.

L'axe majeur réduit a été tracé sur chaque graphique.

4A. Les coefficients de corrélation :

Avant d'analyser ces ellipses, on fera d'abord quelques remarques générales sur les coefficients de corrélation qui, on le rappel-

TABLEAU IV.
Paramètres statistiques des distributions des caractères
pris deux à deux.

	C. rustica		C. fusca		C. annularis	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I.- le - lp.						
- Nombre d'observations	92	64	84	78	32	31
- Point moyen (mm)	3,26-3,07	3,79-3,53	3,51-3,49	3,98-3,81	3,82-3,90	4,32-4,29
- Coeff. de corrélation	0,837	0,890	0,864	0,898	0,929	0,872
- axe majeur réduit :						
a	1,118	1,269	1,146	1,150	0,981	1,024
b	0,064	0,072	0,063	0,057	0,064	0,090
c	0,17	0,169	0,149	0,141	0,01	0,07
d	3,25	3,80	2,62	2,89	-	2,96
Coeff. dispersion relative (%)						
II.- hp - lp.						
- Nombre d'observations	94	66	84	80	32	34
- point moyen (mm)	2,40-3,07	2,58-3,52	2,73-3,49	2,87-3,82	3,05-3,90	3,18-4,30
- coeff. de corrélation	0,646	0,818	0,789	0,862	0,859	0,839
- axe majeur réduit :						
a	0,647	0,654	0,837	0,784	0,861	0,675
b	0,051	0,046	0,056	0,044	0,078	0,063
c	0,41	0,28	0,17	0,13	-	0,29
d	4,38	4,22	3,12	3,37	2,95	3,20
Coeff. dispersion relative (%)						
III.- L ₂ - L ₃						
- Nombre d'observations	180	125	139	136	58	57
- point moyen (un-micr.)	22,60-34,77	23,54-28,50	28,00-34,37	25,86-29,91	30,34-39,97	28,25-35,30
- coeff. de corrélation	0,616	0,558	0,546	0,677	0,744	0,777
- axe majeur réduit :						
a	0,702	1,033	0,853	1,152	0,895	1,113
b	0,041	0,076	0,061	0,073	0,079	0,092
c	1,82	5,89	1,29	8,59	5,42	11,04
d	6,31	8,36	5,67 %	6,66	5,49	6,12
Coeff. dispersion relative (%)						

lera, fournissent une mesure de l'étroitesse de la relation pouvant exister entre les caractères combinés.

Les valeurs du coefficient inscrites au tableau IV indiquent une corrélation élevée entre les largeurs des élytres et du pronotum : plus le pronotum est large et plus l'arrière-corps est large. On soulignera que les coefficients des échantillons de femelles sont du même ordre de grandeur et parfois même plus grands que ceux des mâles. Cette constatation est intéressante car les dimensions de lp et de le, prises isolément, se sont avérées plus variables chez les femelles.

Les 6 coefficients relatifs au couple hp - lp sont inférieurs aux précédents. Les liens de dépendance entre les deux dimensions orthogonales du pronotum paraissent donc moins étroits. Chez *C. rustica* et *C. fusca*, les coefficients sont nettement plus grands chez les femelles que chez les mâles alors que la hauteur du pronotum est, comme sa largeur, plus variable chez les premières.

La liaison entre les variations de longueurs des articles antennaires est encore plus lâche puisque les 6 coefficients de corrélation sont compris entre 0,546 et 0,777 seulement. Ces valeurs très faibles m'ont conduit à vérifier si elles étaient réellement significatives. Les résultats des tests effectués sur les 6 coefficients apportent une réponse affirmative à cette question.

En conclusion, l'examen des coefficients de corrélation justifie le choix des trois couples de variables retenus ici en vue de définir les différences de formes susceptibles de distinguer les espèces. Bien que tous soient significatifs, leur valeur est rarement proche de 1. Les liens de dépendance entre les caractères combinés sont donc loin d'être maximum. Comme on le voit facilement sur tous les graphiques, à une valeur d'un des caractères correspondent plusieurs valeurs de l'autre variable du couple. Autrement dit, la « forme », comme la taille, présente des variations plus ou moins étendues mais, en tous cas, de moindre amplitude que les dimensions des caractères considérés isolément. (cf. coefficients de dispersion relative autour de l'axe majeur, tableau IV.)

4B. Les ellipses d'équiprobabilité :

L'examen des graphiques des fig. 6 à 9 permet de dégager les constatations générales suivantes :

a) les 9 ellipses qui circonscrivent les nuages de points des échantillons femelles (fig. 7 et 9) ont une surface sensiblement plus grande que celles relatives aux échantillons de mâles (fig. 6 et 8). Cet accroissement de surface est dû au fait que les deux axes —

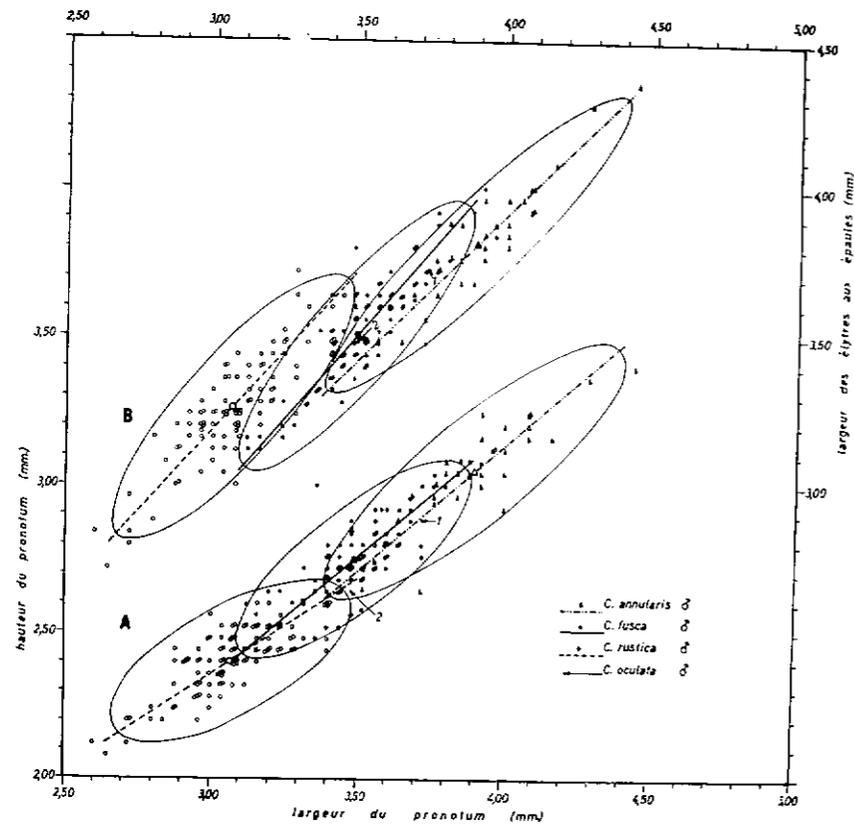


Figure 6

Distributions simultanées de la largeur et de la hauteur du pronotum (A), de la largeur du pronotum et de la hauteur des élytres aux épaules (B). Chaque ellipse contient 95 % de la population de chaque espèce, elle est traversée par l'axe majeur réduit ajustant la distribution des couples de variables. Les flèches 1 et 2 situent les valeurs relevées sur les deux spécimens de *C. oculata* GEBLER.

non tracés — de ces ellipses sont toujours plus grands. La chose est tout à fait normale puisque, nous l'avons vu, les dimensions des caractères combinés ont un intervalle de variation toujours plus étendu chez les femelles que chez les mâles (cf. tableau I);

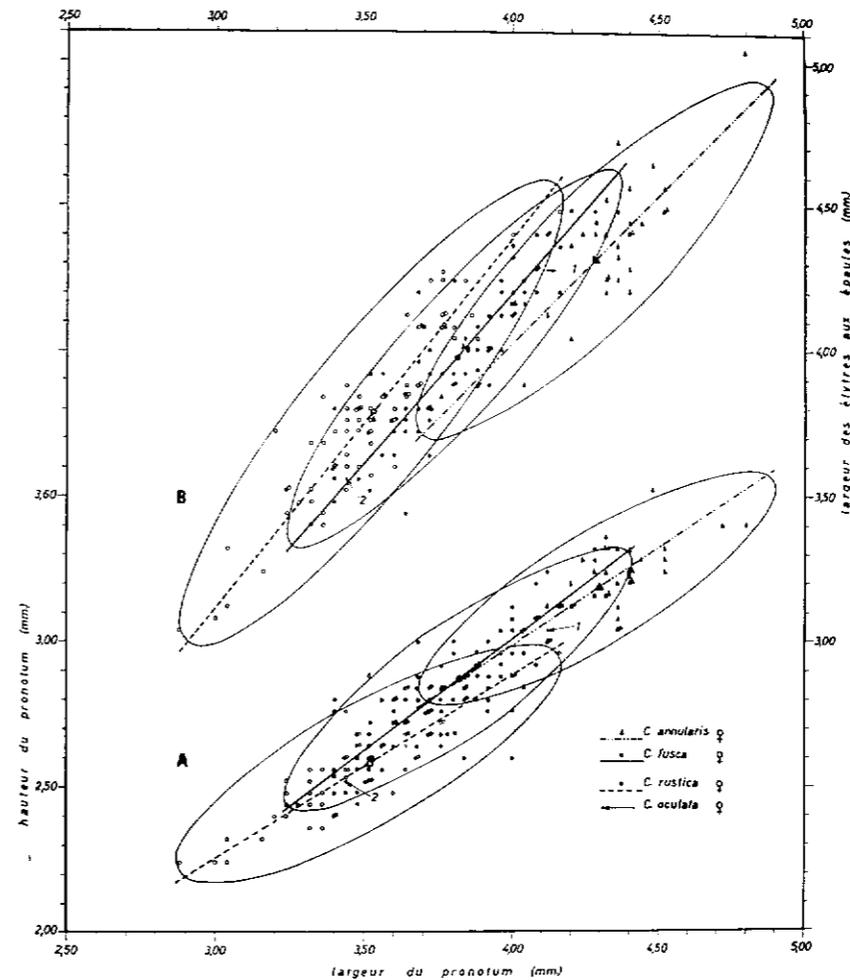


Figure 7

Distributions simultanées de la largeur et de la hauteur du pronotum (A), de la largeur du pronotum et de la largeur des élytres aux épaules (B). Présentation identique à celle de la figure 6.

b) malgré leur plus grande surface, les ellipses des femelles — sauf celle de la relation L_2-L_3 chez *C. rustica* — sont comparativement plus plates, par rapport à leur grand axe, que celle des mâles. Cet aplatissement est l'indice qu'une corrélation plus élevée existe entre les dimensions des caractères combinés. Il confirme, par conséquent, la remarque faite à ce propos au paragraphe 4A ;

c) faisant momentanément abstraction de certaines différences d'orientation, on constate que les ellipses des femelles des trois espèces se recouvrent nettement plus que celles des mâles. On appréciera d'autant mieux l'importance de la superposition de ces nuages de points, en considérant la position respective des centres des ellipses. Chez les femelles (fig. 7), les points moyens des couples hp-lp et le-lp de *C. rustica* se situent à l'intérieur des ellipses de *C. fusca* et, inversement, les centres des ellipses de celle-ci tombent dans celles relatives à *C. rustica*. La comparaison entre *C. fusca* et *C. annularis* aboutit exactement aux mêmes constatations. Si la distribution simultanée des longueurs de L_2 et de L_3 mesurées chez *C. annularis* (fig. 9) s'isole mieux des deux autres, les ellipses de ces dernières se superposent presque par toute leur surface. Chez les mâles, au contraire, les centres des ellipses (fig. 6 et 8) tracées autour des coordonnées de *C. fusca* et de *C. rustica* — cependant très voisines par les tailles — ont toujours un taux d'éloignement supérieur à 95 %. Si les points moyens de *C. fusca* tombent toujours dans les ellipses de *C. annularis*, le cas inverse ne se présente jamais.

L'analyse bivariée montre donc que les mâles des trois *Cantharis* sont indiscutablement mieux isolés l'un de l'autre que ne le sont leurs femelles respectives. Cette conclusion confirme et renforce celle tirée de l'examen de ces mêmes caractères, considérés isolément.

4C. Comparaison des axes majeurs réduits :

L'axe majeur réduit, qu'il ne faut pas confondre avec le grand axe des ellipses d'équiprobabilité (1), est la droite qui ajuste les

(1) dans les cas où le coefficient de corrélation est très élevé, la relation entre les variables se rapproche alors d'une liaison purement fonctionnelle (rectilinéaire). Dans ces conditions, l'axe majeur réduit se confond avec le grand axe de l'ellipse équiprobable, comme il se confond aussi avec la droite de régression.

données de l'échantillon, en vue de fournir l'estimation la plus raisonnable de la relation existant entre les caractères combinés. Il s'exprime mathématiquement sous la forme $y = ax + b$, équation dans laquelle y et x sont les dimensions des caractères placés respectivement en ordonnées et en abscisses, « a » le coefficient angulaire et « b » la constante définissant la position de l'axe sur l'ordonnée. G. IMBRIE (1956) a développé des tests qui permettent d'établir la discrimination statistique entre les axes majeurs réduits de deux échantillons.

On comparera tout d'abord les lots de mâles et de femelles appartenant à chacune des espèces, avant de procéder à la distinction des espèces entre elles.

4C1. Différences intraspécifiques liées au sexe.

Cantharis rustica FALLEN :

Relation le - lp (fig. 6B et 7B) :

$$\sigma : le = 1,118 \times lp - 0,17$$

$$\varphi : le = 1,269 \times lp - 0,69$$

La différence entre les coefficients angulaires ne peut être considérée comme significative ($P > 0,05$) ; il en va de même de leur position sur l'ordonnée. On est donc conduit à admettre que les deux axes majeurs sont colinéaires.

De plus, si l'on tient compte de l'importance de la surface commune aux deux ellipses d'équiprobabilité, on doit conclure que le rapport entre la largeur du pronotum et celle des élytres aux épaules est sans valeur pour séparer les sexes.

Relation hp - lp (fig. 6A et 7A) :

$$\sigma : hp = 0,647 \times lp + 0,41$$

$$\varphi : hp = 0,654 \times lp + 0,28$$

Les coefficients angulaires de ces deux axes peuvent être considérés comme identiques puisque la différence qui les sépare est même très inférieure aux valeurs des déviations standards σ_a , indiquées dans le tableau IV. Les accroissements de hp, corrélatifs à l'élargissement du pronotum se font par conséquent dans le même rapport chez les mâles et les femelles.

La comparaison des figures indique que l'ellipse délimitant la distribution simultanée du couple hp - lp des mâles se situe plus

haut sur l'ordonnée que celle des femelles. Cette différence de position est très significative ($P < 0,01$). Ainsi, pour une même largeur du pronotum, celui des mâles est en moyenne plus haut et, par le fait même, moins transverse que celui des femelles. Cette différence d'aspect se maintient dans tout l'intervalle de variation de lp , puisque les axes sont également inclinés sur l'abscisse.

Relation L_2-L_3 (fig. 8 et 9) :

$$\sigma : L_2 = 0,702 \times L_3 - 1,82$$

$$\varphi : L_2 = 1,033 \times L_3 - 5,89$$

La pente de ces deux axes diffère de façon très hautement significative ($P < 0,01$). Pour une même variation des dimensions de L_3 , la longueur de L_2 se modifie donc dans une proportion beaucoup plus faible chez les mâles que chez les femelles. La différence d'aspect de la base des antennes apparaît ainsi comme un excellent caractère morphométrique pour distinguer les sexes. Déjà très sensible chez les individus de petite taille, ce caractère va même en s'accroissant chez les spécimens les plus grands.

Cantharis fusca LINNÉ :

Relation $le - lp$ (fig. 6B et 7B) :

$$\sigma : le = 1,146 \times lp - 0,49$$

$$\varphi : le = 1,150 \times lp - 0,41$$

Compte tenu des valeurs de la déviation standard de chaque coefficient angulaire, on doit admettre que ceux-ci ne diffèrent pas significativement dans les deux échantillons.

Contrairement à l'espèce précédente, les deux ellipses, comme les deux axes majeurs, ne sont pas colinéaires. La comparaison des figures montre, en effet, que pour un pronotum aussi large, les mâles ont, en moyenne, un arrière-corps plus étroit que celui des femelles. Cette différence est liée au fait que les droites d'ajustement accusent une différence de position sur l'ordonnée très significative ($P < 0,01$).

Relation $hp - lp$ (fig. 6A et 7A) :

$$\sigma : hp = 0,837 \times lp - 0,17$$

$$\varphi : hp = 0,784 \times lp - 0,13$$

La différence entre les coefficients angulaires de ces deux équations n'étant pas significative, on doit conclure que les accroisse-

ments de hp en fonction de lp se font dans un même rapport chez les mâles et les femelles.

Les tests appliqués pour apprécier la différence de position des deux axes majeurs démontrent que celle-ci est, au contraire, très significative ($P < 0,01$). Comme chez *C. rustica*, le pronotum des mâles tend donc à conserver une forme moins transverse. On remarquera cependant que la différence absolue entre les coefficients de position est ici plus faible que chez *C. rustica*, ce qui a pour effet de réduire le dimorphisme sexuel lié aux proportions du pronotum.

Relation L_2-L_3 (fig. 8 et 9) :

$$\sigma : L_2 = 0,853 \times L_3 - 1,29$$

$$\varphi : L_2 = 1,152 \times L_3 - 8,59$$

Les deux droites d'ajustement des nuages de points montrent une inclinaison sur l'abscisse L_3 très significativement différente ($P < 0,01$).

Comme chez *C. rustica*, les allongements corrélatifs de L_2 sont proportionnellement plus faibles chez les mâles que chez les femelles.

Cantharis annularis MENETRIES :

Relation $le - lp$ (fig. 6B et 7B) :

$$\sigma : le = 0,981 \times lp - 0,01$$

$$\varphi : le = 1,024 \times lp - 0,07$$

Les coefficients angulaires, ici pratiquement égaux à 1, n'accusent pas de différence significative ; c'est par leur position sur l'ordonnée que les droites d'ajustement s'écartent très nettement dans les deux échantillons ($P < 0,01$). Une fois de plus, les mâles tendent donc à maintenir un arrière-corps plus étroit que les femelles, par rapport à la largeur de leur pronotum.

Relation $hp - lp$ (fig. 6A et 7A) :

$$\sigma : hp = 0,861 \times lp - 0,31$$

$$\varphi : hp = 0,675 \times lp + 0,29$$

Apparemment beaucoup plus prononcée que chez les deux autres espèces, la différence entre les coefficients angulaires n'est cependant pas significative au plan statistique ($P > 0,05$).

Les deux axes majeurs se distinguent, par contre, par une position sur l'ordonnée très significativement différente ($P < 0,01$). Comme chez les deux autres *Cantharis*, les mâles se reconnaissent donc à leur pronotum un peu moins transverse que celui des femelles.

Relation L_2-L_3 (fig. 8 et 9) :

$$\text{♂} : L_2 = 0,895 \times L_3 - 5,42$$

$$\text{♀} : L_2 = 1,113 \times L_3 - 11,04$$

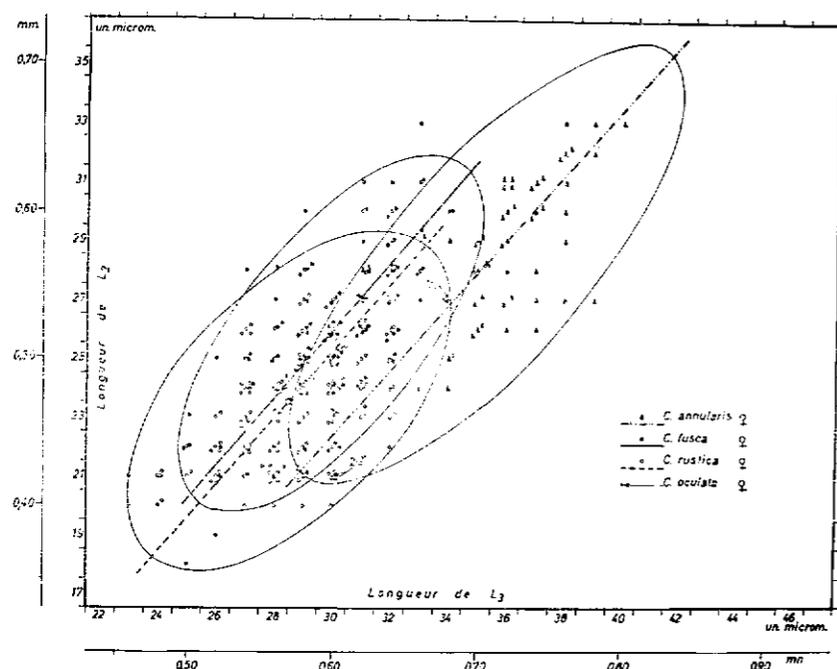


Figure 8

Distributions simultanées des longueurs des articles antennaires 2 et 3. Présentation identique à celle des figures 6 et 7.

Malgré la corrélation plus forte entre L_2 et L_3 (tableau IV), la différence de pente des deux axes majeurs ne peut être considérée comme valablement significative ($P > 0,05$). On doit admettre, par conséquent, que les variations de longueur de L_2 en fonction de L_3 se font dans un rapport identique chez les mâles et les femelles.

Ces deux échantillons se distinguent cependant par leur position sur l'ordonnée ($P < 0,01$). Comme chez les deux autres espèces,

L_2 reste donc constamment plus court chez les mâles, quelle que soit la variation de L_3 .

4C2. Différences interspécifiques.

Après avoir défini les variations de forme liées au sexe des individus de chacune des espèces, on peut entreprendre à présent la

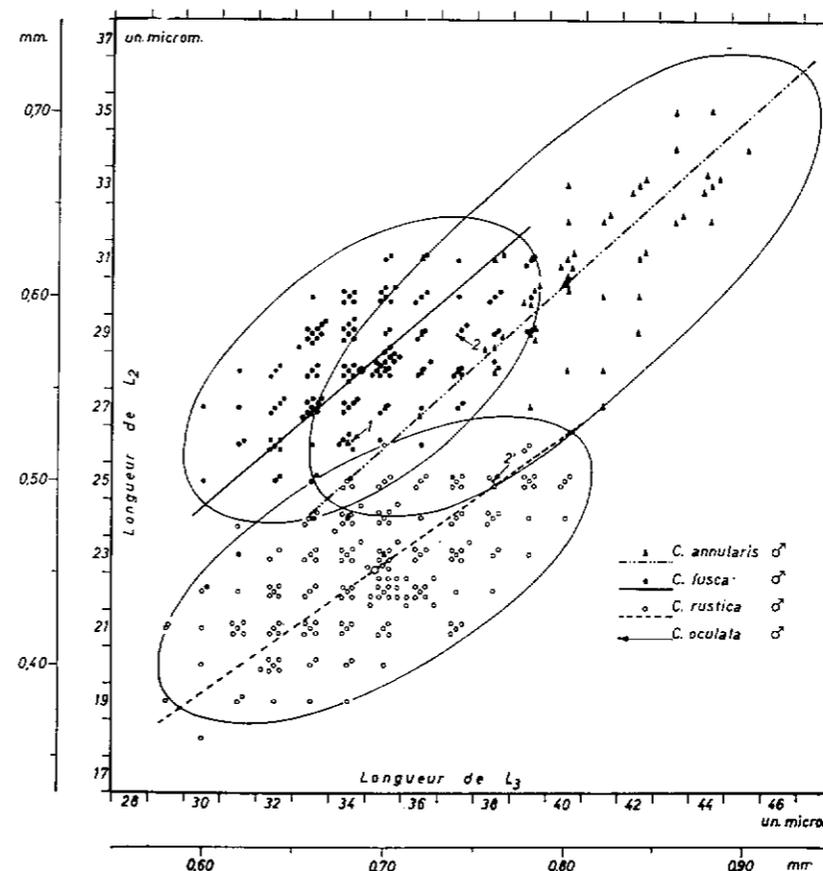


Figure 9

Distributions simultanées des longueurs des articles antennaires 2 et 3. Présentation identique à celle des figures 6, 7 et 8.

comparaison des espèces entre elles. Les résultats des tests de signification appliqués aux coefficients angulaires des 18 axes majeurs sont présentés dans le tableau V.

TABLEAU V.
Degré de signification statistique des différences
observées entre les coefficients de pente des axes
majeurs réunis (1).

1 Relations	2 "C. fusca - C. rustica"		3 "C. annularis - C. rustica"		4 "C. annularis - C. fusca"	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I. $le - lp$ $ \Delta a $ Z résultat	0,028 0,32 P > 0,05 N. sign.	0,120 1,29 P > 0,05 N. sign.	0,137 1,51 P > 0,05 N. sign.	0,245 2,12 0,05 < P > 0,01 Signif.	0,165 1,84 P > 0,05 N. signif.	0,126 1,18 P > 0,05 N. sign.
II. $hp - lp$ $ \Delta a $ Z résultat	0,190 2,51 0,05 > P > 0,001 sign.	0,130 2,03 0,05 > P > 0,01 sign.	0,214 2,30 0,05 > P > 0,01 sign.	0,021 0,27 P > 0,05 N. sign.	0,024 0,25 P > 0,05 N. sign.	0,109 1,42 P > 0,05 N. sign.
III. $L_2 - L_3$ $ \Delta a $ Z résultat	0,151 2,04 0,05 > P > 0,01 sign.	0,119 1,13 P > 0,05 N. sign.	0,193 2,17 0,05 > P > 0,01 sign.	0,081 0,67 P > 0,05 N. sign.	0,042 0,43 P > 0,05 N. sign.	0,038 0,48 P > 0,05 N. sign.

(1) Les valeurs critiques de Z correspondant aux niveaux de probabilité (P) de 0,05 et de 0,01 sont respectivement : 1,96 et 2,58 (G. IMBRIE, 1956).

Distinction entre C. ANNULARIS et C. FUSCA :

La comparaison de ces deux espèces, présentée dans la quatrième colonne du tableau, montre que les différences obtenues entre les coefficients angulaires de tous les axes majeurs réduits ne sont pas significatives. En d'autres termes, les accroissements de le et de lp, de hp et de lp, comme ceux de L₂ et de L₃ se font dans un rapport chaque fois le même chez les deux espèces.

Les fig. 6 à 9 indiquent néanmoins que les ellipses délimitant les populations ♂ et ♀ de C. annularis se situent non seulement plus à droite mais simultanément plus bas que celles fixant les limites de l'autre espèce. L'application des tests permet de conclure que cette différence de position doit être considérée comme réellement significative (0,05 > P > 0,01).

Malgré la superposition des intervalles de variation des dimensions, les deux espèces peuvent, en moyenne, être clairement distinguées par les proportions du pronotum et celles des articles de la base des antennes.

Les individus (♂ et ♀) de C. annularis, habituellement plus grands que ceux de C. fusca, s'en distinguent en outre :

- par l'aspect plus transverse du pronotum, d'autant plus apparent qu'il est comparativement moins haut et simultanément comparativement plus large par rapport à l'arrière-corps ;
- par la longueur relative de L₃ - exprimée par le rapport L₃/L₂ - plus grande.

Distinction entre C. ANNULARIS et C. RUSTICA :

En abordant cette comparaison, il faut immédiatement rappeler qu'il s'agit de la plus grande et de la plus petite des espèces étudiées. Cette différence de stature assure déjà une ségrégation sensible des deux entités spécifiques ; elle se traduit graphiquement par des ellipses bien isolées, se recouvrant seulement sur de très faibles surfaces (fig. 6 à 9).

Les résultats des tests (tableau V, colonne 3) indiquent, chez les femelles, que les accroissements corrélatifs de hp et de lp, comme ceux de L₂ et L₃, se font chacun dans le même rapport chez ces deux espèces. Si ces axes majeurs sont également inclinés sur leur abscisse, ils accusent, par contre, des différences de posi-

tion significatives ($0,05 > P > 0,01$) qui entraînent de réelles différences dans les proportions des structures comparées.

On voit ainsi (fig. 7A) que pour une même largeur, le pronotum est en moyenne comparativement un peu moins haut chez les grandes femelles de *C. rustica* que chez les petites *C. annularis*. Ces dernières, cependant, ont un pronotum pratiquement aussi large que les élytres aux épaules, tandis qu'il reste sensiblement plus étroit que l'arrière-corps chez *C. rustica* (fig. 7B). Cette distinction complémentaire résulte du fait que la largeur des élytres, comparée à celle du pronotum, augmente dans un rapport significativement plus grand chez *C. rustica* (tableau IV et V).

En ce qui concerne l'aspect de la base des antennes, la fig. 9 montre que pour un troisième article aussi long, le second est, en moyenne, plus grand chez *C. rustica*. La longueur relative de L_3 est donc plus grande chez *C. annularis* que chez l'autre espèce.

Contrairement aux femelles, les coefficients angulaires des axes qui ajustent les distributions simultanées des couples $hp-lp$ et L_2-L_3 obtenues chez les mâles, sont significativement différents (tableau V). Dans les deux cas, la distinction spécifique résulte non seulement d'une différence dans les normes de variation des dimensions absolues des caractères combinés mais également d'une réaction différente des caractères homologues aux diverses catégories de facteurs qui conditionnent la morphogénèse des structures adultes.

Les résultats du tableau V permettent de conclure que, par rapport à sa largeur, la hauteur du pronotum varie dans un rapport plus faible chez *C. rustica*. Les données du tableau IV et la fig. 6A montrent, en effet, que l'axe majeur de cette relation est plus incliné sur l'abscisse que celui ajustant les observations faites sur *C. annularis*.

Les petits spécimens de *C. rustica* ont donc un pronotum comparativement moins transverse que ceux de grande taille. Il devrait en être de même chez l'autre *Cantharis* puisque le coefficient angulaire de l'axe $hp-lp$, bien que plus grand en valeur absolue, reste cependant inférieur à l'unité.

Si on se réfère aux équations détaillées dans le tableau IV, on remarque que le coefficient de position « b », positif chez *C. rustica* (+ 0,41) est, au contraire, négatif chez *C. annularis* (- 0,31). Ce changement de signe vient ainsi tempérer les effets de l'augmentation de l'autre coefficient de l'équation. Le résultat final est

que le rapport lp/hp , exprimant la largeur relative du pronotum, est plus grand chez les petits que chez les grands mâles de *C. annularis* tandis que ce même rapport est plus petit chez les petits que chez les grands mâles de *C. rustica*.

La droite qui ajuste la distribution L_2-L_3 est significativement plus inclinée chez *C. rustica* que chez *C. annularis* (tableau V et fig. 8). Autrement dit, les variations de L_2 en fonction de L_3 se font dans un rapport plus faible chez la première des deux espèces. Les mâles de celle-ci pourront donc être reconnus par la longueur relative de leur article 3 (rapport L_3/L_2), constamment plus grande.

Distinction entre *C. RUSTICA* et *C. FUSCA*.

Les résultats des tests figurant dans la deuxième colonne du tableau V montrent qu'il n'y a pas lieu d'accorder de signification statistique aux différences entre les coefficients angulaires des axes $le-lp$ des échantillons de mâles et de femelles de *C. fusca* et de *C. rustica*.

Ces quatre droites d'ajustement occupent cependant des positions sur l'ordonnée bien différentes ($P < 0,01$). L'examen comparé des fig. 6B et 7B permet de voir que les mâles et les femelles de *C. rustica* ont, pour un pronotum de même largeur, un arrière-corps comparativement plus large que ceux et celles de l'autre espèce.

C'est aussi par une différence de position et non d'inclinaison que les axes L_2-L_3 se distinguent chez les femelles de ces deux *Cantharis*. La fig. 9 indique que, pour un article 3 aussi long, le second est, en moyenne, plus long chez *C. fusca*. En raison du faible isolement de ces deux ellipses, on est forcé de reconnaître que ce caractère distinctif, valable au point de vue statistique, ne présente guère d'intérêt pratique.

Ces mêmes ellipses sont, au contraire, beaucoup plus nettement isolées chez les mâles (fig. 8). Leur surface commune, d'une part, est fort réduite et, d'autre part, les deux axes majeurs occupent non seulement une position différente sur l'ordonnée, mais sont aussi différemment inclinés sur l'abscisse (tableau V). Pour des longueurs de L_3 , somme toute pratiquement identiques chez les deux espèces, l'article 2, déjà plus court en valeur absolue chez *C. rustica*, varie en outre dans un rapport plus faible que chez

C. fusca. Ces deux particularités biométriques se conjugent pour donner au rapport L_3/L_2 des valeurs constamment supérieures à celles caractérisant la longueur relative de L_3 des mâles de *C. fusca*.

Chez ces derniers, la hauteur du pronotum varie dans un rapport plus grand que chez *C. rustica*, lorsque sa largeur se modifie d'une même quantité (tableau V et fig. 6A). Les effets de l'accroissement du coefficient angulaire sont cependant compensés par le signe du coefficient de position. Positif chez *C. rustica*, il est négatif chez l'autre espèce (tableau IV). Cette différence de position fait que, comme je l'ai déjà souligné, la largeur relative du pronotum de *C. rustica* tend à augmenter en rapport direct avec l'élargissement du sclérite alors qu'elle tend, au contraire, à diminuer légèrement chez les mâles les plus larges de *C. fusca*. Il est intéressant de remarquer que les différences morphologiques entre les mâles de ces deux espèces sont qualitativement semblables à celles observées entre les mâles de *C. annularis* et de *C. rustica*.

5. Conclusions.

Les résultats des deux formes d'analyse des données de mesures apportent la preuve qu'il existe une différence statistique réelle, non seulement entre les échantillons groupant les mâles et les femelles d'une même espèce, mais aussi et surtout entre ceux réunissant les individus de même sexe mais d'espèces différentes. L'existence de trois entités spécifiques, reconnues jusqu'à présent à partir d'un ensemble de caractères discontinus, est ainsi confirmée par l'étude statistique des cinq variables continues considérées dans cette deuxième partie du travail.

Dans la majorité des cas, les intervalles dans lesquels s'inscrivent les dimensions individuelles des cinq caractères se superposent sur de longs espaces. De la sorte, ce sont donc avant tout les dimensions moyennes bien plus que les limites extrêmes des différentes distributions qui définissent les normes spécifiques. Les ellipses qui circonscrivent les distributions des différentes paires de caractères se recouvrent également dans des proportions parfois très importantes (cf. fig. 9 p.ex.). En raison de cette variabilité intraspécifique de la taille aussi bien que des proportions du corps, on doit reconnaître que ces variables continues discriminent rela-

tivement mal les trois espèces. Si on tient compte simultanément de la variabilité des caractères discontinus, notamment ceux déterminant la coloration de la livrée, on peut aller jusqu'à dire que les trois *Cantharis* qui ont pu être étudiées, sont trois espèces relativement peu isolées sur le plan morphologique.

A cet égard, il convient cependant de faire une distinction entre les mâles et les femelles. On a vu, en effet, que les mâles des trois espèces sont toujours beaucoup mieux isolés l'un de l'autre que ne le sont leurs femelles respectives. Cette ségrégation, déjà sensible au niveau des dimensions absolues des caractères, se précise encore lorsque ces mêmes caractères sont mis en corrélation. D'une part, les ellipses des mâles des trois espèces se recouvrent nettement moins que celles délimitant les échantillons de femelles. D'autre part, c'est aussi chez les mâles, plus souvent que chez les femelles, que les axes majeurs s'écartent à la fois par une différence de position et d'inclinaison. La preuve est ainsi donnée que les caractères homologues se séparent, non seulement par leur dimensions, mais surtout par leur inégale sensibilité aux facteurs conditionnant la morphologie imaginale.

L'étude biométrique suggère qu'il existe de plus grandes ressemblances entre *Cantharis fusca* et *annularis* qu'entre chacune d'elles et *C. rustica*. Les deux premières ont des tailles plus voisines et, en outre, les axes majeurs de toutes les distributions bivariées sont toujours parallèles entre eux. *C. rustica*, par contre, est de plus petite taille et les ellipses $hp-lp$ et L_2-L_3 de ses mâles ont une inclinaison significativement différente de leurs homologues. L'analyse complète des équations d'ajustement montre, de plus, que les différences observées par rapport aux deux autres espèces sont qualitativement identiques. On serait donc tenté de grouper les espèces de la façon suivante : *C. rustica*, d'une part, *C. fusca* et *C. annularis*, d'autre part.

Deux caractères discontinus vont pourtant à l'encontre d'une telle conception. En premier lieu, la coloration des articulations géniculaires, caractère très constant, est noire chez *C. fusca* et *C. rustica* tandis qu'elle est rousse chez *C. annularis* comme aussi chez *C. occulata*. En second lieu, j'ai découvert une particularité, restée complètement dans l'oubli jusqu'ici, au niveau de la forme des éperons tibiaux antérieurs. Chez les mâles et les femelles des *C. fusca* et *rustica*, les deux éperons des tibias I sont semblablement allongés et régulièrement un peu arqués, de même forme que

ceux des pattes II et III. Chez les mâles et les femelles des *C. annularis* et *oculata*, par contre, les éperons des tibias I sont plus courts et plus épais que ceux des pattes II et III et l'interne (1) est très fortement courbé.

Nonobstant les résultats de la biométrie — encore partiels par le fait que je n'ai pu mesurer un nombre suffisant de spécimens de *C. oculata* — j'estime devoir céder la priorité aux arguments morphologiques. Dans cette option, on doit donc grouper les espèces de la façon suivante : *C. fusca* et *C. rustica*, d'une part, *C. annularis* et *C. oculata*, d'autre part.

Si les mâles accusent plus nettement les caractères apparents de leur patrimoine héréditaire spécifique que les femelles, il est intéressant de constater que le dimorphisme sexuel obéit à des règles communes aux trois *Cantharis*. Les résultats des mensurations indiquent, en effet, que les cinq caractères étudiés ont des dimensions régulièrement plus grandes chez les femelles. Cet accroissement répond bien à l'impression générale qui se dégage habituellement d'un simple examen visuel. Les mesures démontrent, en outre, que le pronotum, fondamentalement inscrit dans un rectangle perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps, est systématiquement moins transverse chez les mâles. Ces derniers se distinguent enfin des femelles par la longueur relative plus grande du troisième article de leurs antennes. En tenant compte des particularités anatomiques communes, décrites dans la première partie, il ne me paraît pas abusif de croire que ces caractéristiques morphométriques expriment, par un autre biais, les liens de parenté qui unissent indéniablement ces espèces.

Par les caractères de leurs griffes tarsales très semblables dans les deux sexes, d'abord ; par les antennes de leurs mâles dépourvues de plagues brillantes et, par conséquent, de constitution identique aux antennes des femelles, ensuite ; par l'organisation très originale de leur édéage, enfin, ces quatre *Cantharis* apparaissent comme les représentants d'une lignée naturelle et homogène, nettement individualisée au sein du genre.

La structure relativement simple de l'organe copulateur et les faibles différences observées entre les mâles et les femelles au niveau de structures qui, chez les autres espèces, accusent plus

(1) Les pattes antérieures restant fixées à l'animal et allongées vers l'avant.

nettement le dimorphisme sexuel, laissent supposer que cette lignée est relativement peu évoluée.

La question se pose à présent de savoir quelle position il convient de lui attribuer au sein des *Cantharis* LINNE ? Dans l'état actuel des connaissances, il me paraît fort imprudent d'adopter des solutions trop définitives. Celles-ci seraient d'autant plus lourdes de conséquences que *Cantharis fusca* LINNE doit être considérée comme l'espèce type. Je préfère user momentanément du terme neutre « groupe d'espèces ». Conformément à l'usage, il s'applique pour désigner, au sein d'un genre, un ensemble d'espèces étroitement apparentées. Je crois avoir montré que tel est bien le cas des quatre *Cantharis* analysée dans ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURGEOIS J., 1886. — Faune gallo-rhénane. Coléoptères. T. IV : Malacodermes (Canthares). *Rev. entom.*, pp. 101-132.
- DAGNELIE P., 1969. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. 2 vol. Gembloux, *Presses Agronomiques de Gembloux*, édit.
- DEFRISE-GUSSENHOVEN E., 1955. — Ellipses équiprobables et taux d'éloignement en biométrie. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, 31 (26), 31 pp.
- IMBRIE G., 1956. — Biometrical methods in the study of Invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 108 (2), pp. 217-252.
- MAGIS N., 1971. — Contribution à l'étude monographique du genre *Cantharis* LINNE. 1. Anatomie et organisation de l'édéage. *Bull. Ann. Soc. r. Ent. Belg.*, 107, pp. 47-63.
- MARSEUL P. (de), 1884. — Monographie des Téléphorides, tribu de la famille des Malacodermes. *L'Abeille*, 1, pp. 1-108.
- MULSANT E., 1863. — Tribu des Mollipennes. *Ann. Soc. linn. Lyon*, n.s., 9, pp. 57-487.
- REITTER E., 1911. — Fauna germanica. Die Käfer des deutschen Reiches. III. Bd., Stuttgart. K.G. LUTZ édit.
- TEISSIER G., 1948. — La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, p. 14.