

DIRECTION AND MEANS OF LOCOMOTION IN THE REGULAR SEA-URCHIN *LYTECHINUS*

BY

G. H. PARKER (Cambridge, Mass.).

1. INTRODUCTION

It is well known to biologists that radial symmetry is commonly associated with a fixed habit of life or with one of at most only sluggish locomotion, and that bilateral symmetry characterizes the majority of animals that are actively locomotor and whose axes of movement agree with those of their structure. Many of these conditions are interestingly combined and illustrated in a single group of animals, the echinoderms, whose larval bilaterality, as is well known, is replaced in the main by an adult radial symmetry.

Such conditions are seen particularly well in the Echinoidea whose larval bilaterality gives way in the regular sea-urchins to a very pure form of adult radial symmetry and in the irregular ones to a radial symmetry strongly modified by bilaterality. The adult symmetry of the regular sea-urchins shows only two signs of the bilateral state, the evanescent primordial axis (Gordon, 1926*a*, 1926*b*; von Ubusch, 1927) and the more obvious Lovén's axis. In the irregular sea-urchins, the clypeastroids and the spatangoids, the adult symmetry may be described as radial on which has been imposed an obvious secondary bilaterality. Some of these secondarily bilateral forms, as for instance *Mellita* (Crozier, 1920*a*) and *Echinarachnius* (Parker, 1927), have been tested experimentally and have been found to exhibit a type of locomotion entirely appropriate for a bilateral animal, a condition that may be expected to occur among the remaining irregular sea-urchins. The regular sea-urchins on the other hand have been less fully studied in this respect. In general it is believed that they may creep in any direction and that this type of locomotion reflects in a way their radial structure, but actual tests of this capacity are relatively few and such as have been made are far from adequate. Thus Holmes (1912) in his account of the movements of

the regular sea-urchin *Arbacia* implies that it is free to creep in any direction and I have expressed the same opinion about *Centrechinus* (1922). However neither of these accounts is based on extended observations nor on a full consideration of the means of locomotion.

In the course of studies on the suspected color changes in a Bermudian sea-urchin of the regular type, *Lytechinus variegatus atlanticus* (A. Ag.), I was struck with its great locomotor activity and I was therefore led to look into the relation of the direction of its locomotion to its structural axes. This is the question which will be discussed on the following pages.

The present work was done at the Bermuda Biological Station for Research in February, 1935, and I am under great obligations to the Director of the Station, Dr. J. F. G. Wheeler, and his assistants for many courtesies. These studies were incidental to an investigation I was then conducting on the color changes of certain marine animals made possible by a grant from the Milton Fund of Harvard University.

2. OBSERVATIONS

Lytechinus is a relatively large, regular sea-urchin found in great abundance in the waters of the Ferry Reach on which the Bermuda Biological Station is situated. When placed in a reasonably capacious aquarium it creeps over the bottom rapidly and soon begins slowly to ascend the side. After reaching the top of the water it is likely to remain there without much further movement. Such ascents are made in the dark as well as in the light and in vessels whose seawater is cut off from air by a glass plate as well as in those whose water is exposed to air. The ascent of *Lytechinus*, therefore, is not dependent upon light or access to oxygen but appears to be a response to gravity. This species is presumably strongly negatively geotropic and like *Centrechinus* (Parker, 1922) creeps persistently upward.

The locomotion of *Lytechinus* is accomplished by means of two sets of organs, the spines and the ambulacral tube-feet. Although both sets of organs are used when *Lytechinus* climbs over rough rocks, they can be made to act separately under appropriate circumstances. If *Lytechinus* is placed on a horizontal sandy surface, it will ordinarily make rapid progress in an almost straight line by coordinated sweeping movements of its spines. If under such circumstances it is suddenly lifted off the surface on which it is creeping, no grains of sand are carried up with it on the tips of its tube-feet. This shows that the feet are unattached to the sand and therefore have no direct part in locomotion nor could they well do so, considering their general ineffectiveness on sandy bottoms. Locomotion in such a situation must be due to the action of the spines and to this alone. The ambulacral feet under these circumstances are, however, by no means passive, but they appear to serve only as tactile organs and are not here concerned with the mechanics of locomotion.

When a *Lytechinus* climbs a vertical face of glass its spines are for the most part inactive and the upward motion is accomplished entirely by the ambulacral tube-feet. These are projected upward, attached to the glass by their sucking ends and on contraction pull the body of the sea-urchin against gravity. After the tube-feet have exerted this pull their suckers are released from the glass and they again extend themselves for a new hold. Thus the two sets of locomotor organs may be separated in their action: spines used exclusively on a horizontal sandy surface and ambulacral tube-feet on a vertical glass surface.

These two means of locomotion as might be expected in part from their inherent activities and in part from the circumstances under which they act induce very different rates of motion. In estimating these rates measurements were made of stretches of continuous creeping over distances of at least 25 centimeters either on a horizontal field of submerged coral sand or up a vertical glass face in an aquarium. The vertical ascent on a glass surface by means of the ambulacral feet was accomplished at an average rate of 0.18 cm. per minute with a maximum record of 1.2 cm. per minute. The horizontal locomotion over a sandy surface by means of the spines was carried out at an average rate of 8.2 cm. per minute with a maximum of 13.7 cm. per minute⁽¹⁾. Each of these averages was based on fifty trials and it is evident from a comparison of the two that locomotion by spines is roughly almost fifty times as rapid as that by the ambulacral feet. This comparison must be qualified of course by the fact that the ambulacral feet as used on a vertical surface of glass were not only moving the sea-urchin's body but were also lifting it against gravity, whereas the spines were concerned merely with the transfer of the weight of the sea-urchin over a horizontal surface. However, ordinary inspection of moving sea-urchins shows at once that locomotion by spines is a much more active type of movement than that by ambulacral tube-feet. In the latter the animal progresses with a continuous slow slipping movement whereas in the former it almost tumbles forward one lurch being followed by another.

As *Lytechinus* is a regular sea-urchin it might be expected to creep indifferently in any direction. From what has been pointed out as to its means of locomotion it follows that any test of directive movements in this form should involve trials based on its two means of locomotion, spines and ambulacral tube-feet. In testing directive creeping by spines active specimens of *Lytechinus* were liberated near the middle of a shallow aquarium whose horizontal floor was covered with a thick layer of coral sand and their courses were followed. The aquarium in which these tests were made measured 80 by 135 centimeters and was filled with seawater to a depth of 6 centimeters. It was lighted from above and preliminary tests in which sea-urchins were allowed to creep in one direc-

⁽¹⁾ It is interesting to note that *Lytechinus* creeps over coral sand more rapidly than over a solid horizontal surface. Thus the maximum rate made by a given specimen over the flat lead surface of its aquarium was only 9.7 cm. per minute though the same individual on sand showed a maximum rate of 13.2 cm. per minute.

tion or the other on the two axes of the aquarium showed that the illumination had no directive effect on the movements of these animals. When a sea-urchin was placed on the sandy bottom of the aquarium, the animal usually began creeping at once and after first laying off a slightly irregular course it started on an almost straight line till it reached the edge of the aquarium. The whole path of the sea-urchin was plotted by following it with a soft wax pencil on a large sheet of cellophane which was carried on a glass plate supported horizon-

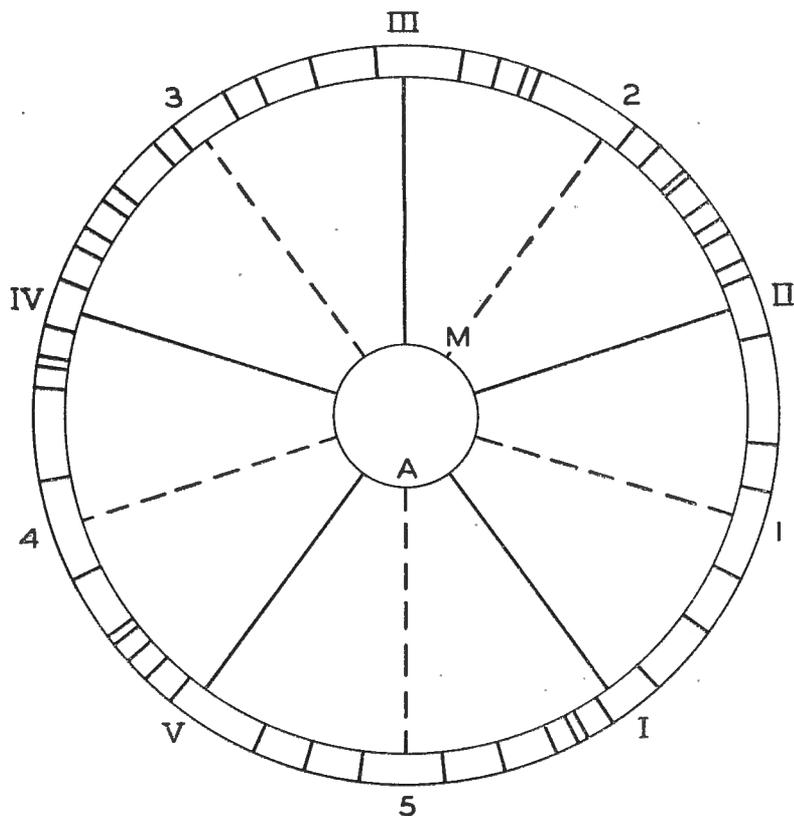


FIG. 1. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record creeping on coral sand by means of spines. The periproct is represented by the small central circle with the anus at *A* and the madreporite at *M*. The ambulacral axes are marked by full lines designated conventionally by the Roman numerals I to V, the interambulacral axes by broken lines with Arabic numerals 1 to 5. The short radiating lines between the two outer circles show the directions of creeping on coral sand in the cases of fifty sea-urchins in relation to their madreporites.

tally just above the surface of the water in the aquarium. On this sheet the position of the center of the dorsal side of the sea-urchin was marked at half-minute intervals each mark showing not only the position of the animal but the momentary direction of its locomotion and the relation of this direction to an axis of its body as determined by the position of its madreporite. In such tests

25 centimeters of uniform rectilinear creeping was taken as a sample of a given sea-urchin's performance. In consequence of the rather striking uniformity in their direction of creeping it was not difficult to obtain from fifty sea-urchins fifty such records in which the relatively persistent direction of locomotion over 25 centimeters of distance was related to the structural axis of the body.

These fifty records as shown in their relations to the bodily axes of the sea-urchins are given in the diagram in Fig. 1. This diagram represents a dorsal view of a *Lytechinus* in which the position of the periproct is indicated by the small central circle with the location of the anus at A and of the madreporite at M. The five ambulacral axes are marked by five solid radiating lines designated by the usual conventional Roman numerals I to V. The interambulacral axes are shown in broken lines and are marked by Arabic numerals 1 to 5. The diagram represents a dorsal view of the sea-urchin, hence, to follow the usual convention, the series of numbers pass round the disc in a contra-clockwise

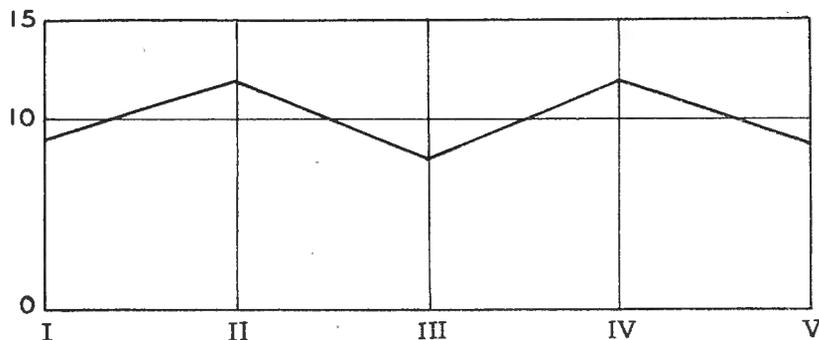


FIG. 2. — Plot of the numbers of horizontal locomotor creepings of *Lytechinus* on sand as recorded in Fig. 1 and as grouped under the five ambulacral quintants (Roman numerals). The quintants with their numbers of creeping are as follows: I 9, II 12, III 8, IV 12, V 9.

direction. Between the two outer circles are placed short radiating lines indicative of the direction of creeping as related to the madreporites of the fifty specimens of *Lytechinus* tested.

An inspection of this diagram will show at once that as far as spine locomotion is concerned *Lytechinus* may creep in any direction with apparent indifference. That this indifference is probably a real one is shown more clearly in Fig. 2 in which is plotted for each of the five ambulacral quintants the instances of creeping falling within each one. The numbers of instances for these areas are, beginning with I and proceeding to V, 9, 12, 8, 12, 9. The variations though symmetrical about axis III are probably without significance. At least the total number, fifty, is too small to allow of any other conclusion than that already made, namely, that the locomotion of *Lytechinus* by its spines may be in any direction in relation to its bodily axes and that in directive response no one axis can really be assumed to predominate over any other.

By steps essentially analogous to those that have just been described progression by the ambulacral tube-feet has been studied. Fifty sea-urchins, for the most part the same fifty that had been used in the tests on sand, were allowed to creep up the glass sides of an aquarium deep enough to give the animals well over 25 centimeters of creeping range. Their axial relations were noted by observing their direction of creeping in comparison with the position of their madreporites. These directions were then plotted in the diagram shown

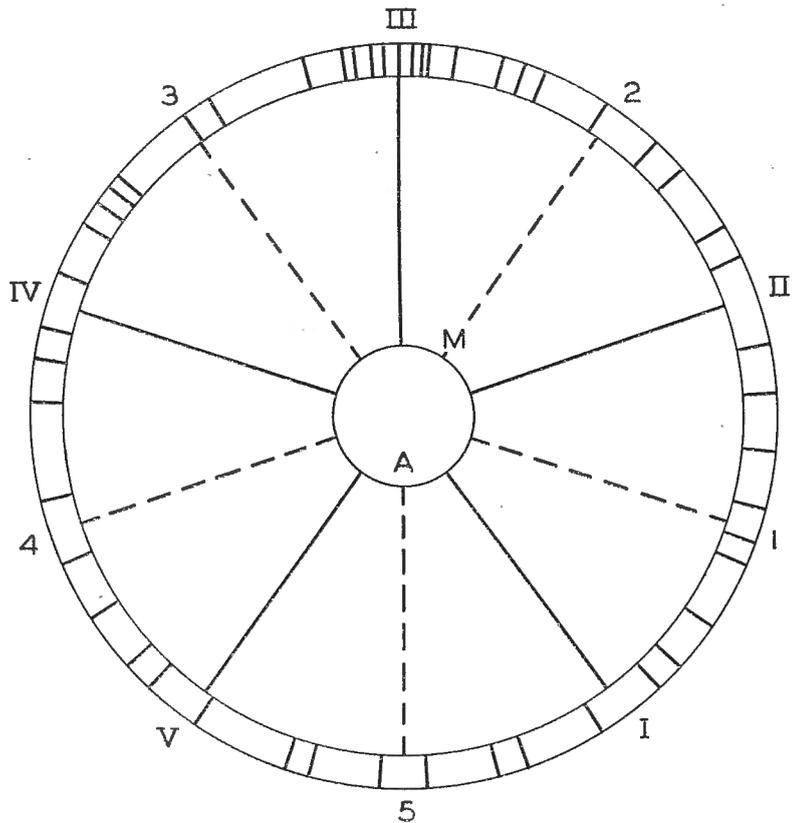


FIG. 3. — Diagram of a dorsal view of the test *Lytechinus* to record creeping up a vertical glass surface by ambulacral tube-feet. The plan of the diagram is the same as in Fig. 1.

in Fig. 3 in the same way as those in Fig. 1. An inspection of Fig. 3 shows at once that the distribution of directions of locomotion as compared with the axes of the sea-urchin is by no means so uniform as in Fig. 1. A preponderance of cases falls around axis III as compared with the other axes. This is perhaps more clearly seen in Fig. 4 in which the cases are plotted in accordance with the particular quintants with which they are associated. The exact numbers of cases for these areas from I to V are 9, 8, 16, 9, 8. The conclusions to be drawn from this tabulation are two: *Lytechinus* may creep by means of its ambulacral tube-feet in any possible direction, but in this creeping the direction indicated

by the half-axis III obviously predominates (¹). In this matter of dominance of one quintant over the others creeping by ambulacral tube-feet appears to differ from that by spines. Creeping by spines is indifferent in direction. Creeping by ambulacral feet centers noticeably about one axis which is further polarized in that one of its ends (III) dominates the other (5). In this respect creeping by ambulacral feet resembles the kind of locomotion seen in bilateral animals.

The bilaterality of the locomotor responses about axis III-5 in *Lytechinus* is shown in the distribution of instances on either side of this axis (Fig. 3). The number of creepings to the right side of the axis is exactly 25, to the left side 24, one being on the axis itself. This nearly even spread right and left is quite in accordance with the bilateral nature of the whole organization. Polarity is likewise evident when the number of instances of locomotor direction in the semi-

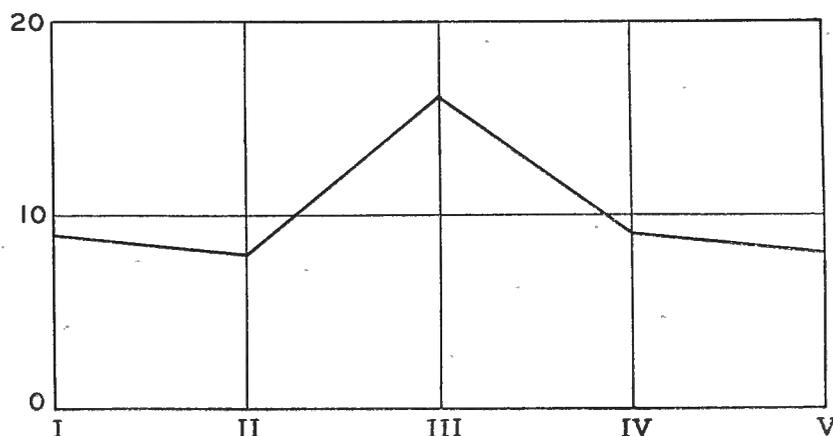


FIG. 4. — Plot of the numbers of locomotor creepings of *Lytechinus* up a vertical sheet of glass as recorded in Fig. 3. The ambulacral quintants with their numbers of cases are follows: I 9, II 8, III 16, IV 9, V 8.

circle centering on III, 30, is contrasted with that centering on 5, 20. Evidently the end of the axis marked III is a functional anterior.

A certain theoretic interest is attached to this whole discussion when it is seen that the axis of locomotion in *Lytechinus*, III-5, is the Lovén axis of the older workers and that, judged by the position of the anus, it is also the axis of locomotion in clypeastroids and spatangoids as already referred to. Moreover anterior on this axis for *Lytechinus* is also anterior for the irregular sea-urchins *Mellita* and *Echinarachnius*, a situation which tends to combine morphological and physiological considerations.

(¹) The locomotor polarity here noted confirms records to this effect previously made by Dr. R. Macdonald and contained in a paper by him now in process of publication. I am greatly obliged to Dr. Macdonald for his kindness in allowing me to consult his unpublished manuscript.

That there are structural conditions in *Lytechinus* that underlie its partly polarized locomotion I have no doubt, but what they are I am unable at present to say. Onoda (1933) has shown recently in another regular sea-urchin, *Helio-cidaris*, that the part of the circumference of the shell that this animal applies to a solid surface for attachment is what corresponds to the anterior end of the axis of Lovén and that the spines of this side are conspicuously shorter than those of the opposite side. Here then in this so-called regular sea-urchin morpholo-

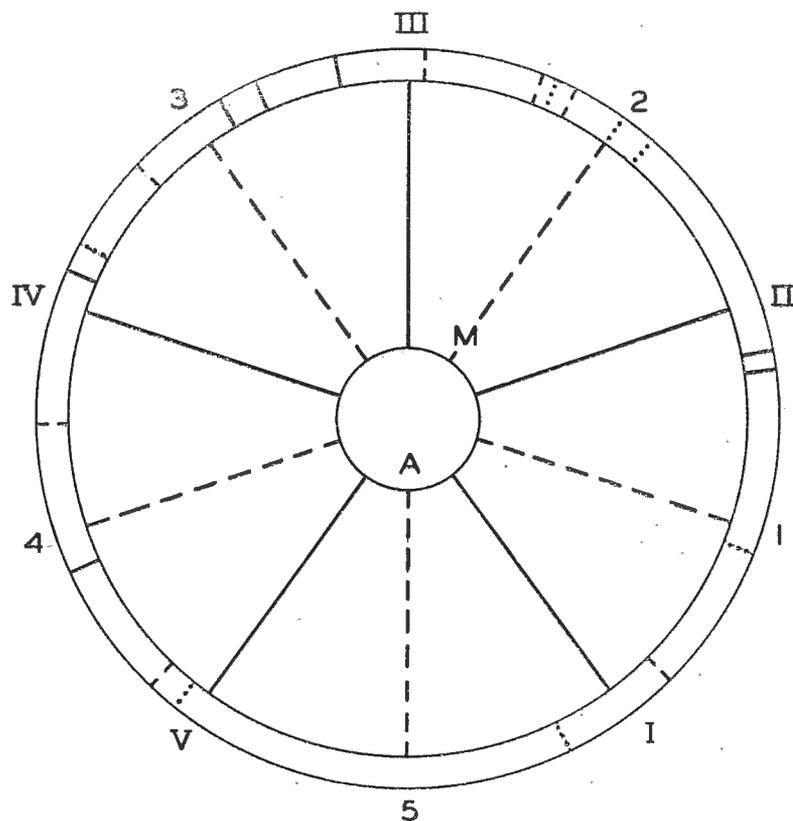


FIG. 5. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record the direction of horizontal creeping on sand by spines of three specimens of *Lytechinus* over a period of seven days. Each animal was tested once a day and its direction of creeping is indicated by a special type of line, solid, broken, dotted.

gical as well as physiological polarity is obviously present. It must be evident from this account that the primordial axis in sea-urchins which is represented in the diagrams by the line II 4 and which has come to the attention of students only recently (Gordon 1926a, 1926b, von Uebisch 1927) has apparently no connection with locomotor activities.

A comparison in *Lytechinus* of the spine type of locomotion with its unpolarized condition and the ambulacral-foot type with its faint sign of polarity is not without value. The organs for these two types of movement are quite diffe-

rently distributed. Spines occur over both ambulacral and interambulacral areas. It is therefore not surprising that the direction of locomotion by these organs should be so unrestricted. Ambulacral tube-feet on the other hand are limited to the five ambulacral areas. Hence one might expect to find as a result of the action of these organs five possible lines of progression. It is conceivable that a fully detailed study of tube-foot locomotion might reveal these five locomotor axes, but whether they are present or not there would still remain the question — why does the Lovén axis dominate the others? To this no answer can be given at present. Certainly it is not due to any simple external configuration of *Lytechinus* as in *Heliocidaris*; it is probably involved in certain less obvious factors such as are concerned, for instance, with the unsymmetrical position of the madreporite.

The experiments on the fifty or more sea-urchins which have thus far been described were carried out on animals which as a rule were not examined further. This leaves open the question of the individual persistence of directive creeping. Does each sea-urchin have its own particular axis of locomotion and retain this persistently or does the axis change from time to time? To test this question three clearly recognizable sea-urchins were experimented upon from day to day over a period of a week and their directions of creeping recorded both for horizontal locomotion on sand and vertical climbing on glass. The records of the tests on sand are plotted in Fig. 5 where the seven observations for each of the three are distinguishable by a special kind of short radial line, dotted, broken, or full. It will be seen at once that all of the three sea-urchins changed their axes of creeping in the course of the week. This is most evident in the one whose records are shown in dotted lines. Of the seven tests on this animal for directive creeping 2 fall in quintant I, 1 each in II, III, IV and V and 1 between II and III. The sea-urchin whose records are in solid lines shows least scattered, 3 in III, 2 in II, 1 each in IV and V, and none in I. It is clear from these records that in locomotion over sand an axis of creeping is not a persistent condition in a given sea-urchin but changes from time to time. The same is true for locomotion by tube-feet up a vertical glass surface as shown in Fig. 6. Here as might be expected from the results previously recorded in this paper the directive courses tend to center around the Lovén axis with radius III as anterior but notwithstanding this they show striking diversity in direction in the three animals. It must therefore be concluded that in *Lytechinus* individuals show in the course of time differences in directive creeping as striking as those that have been found in the population as a whole. This conclusion is supported by what was occasionally seen in the active creeping of *Lytechinus* on sand. Under ordinary circumstances this sea-urchin creeps rapidly over sand in a nearly straight line. At times, however, it takes a new direction and often without greatly changing the direction of its bodily axis. Indeed a few instances were seen where without noticeable change in the direction of its own

axis the sea-urchin completely reversed its direction of creeping. This type of backward movement is in marked contrast with that of the clypeastroid *Echinarachnius* which apparently is incapable of reversed creeping (Parker, 1927) and can change its course only by a process of rotation.

In creeping with its spines *Lytechinus* individually and collectively creeps in any direction and without showing obvious preference for any given axis. In creeping by ambulacral tube-feet it may also take any direction but with a

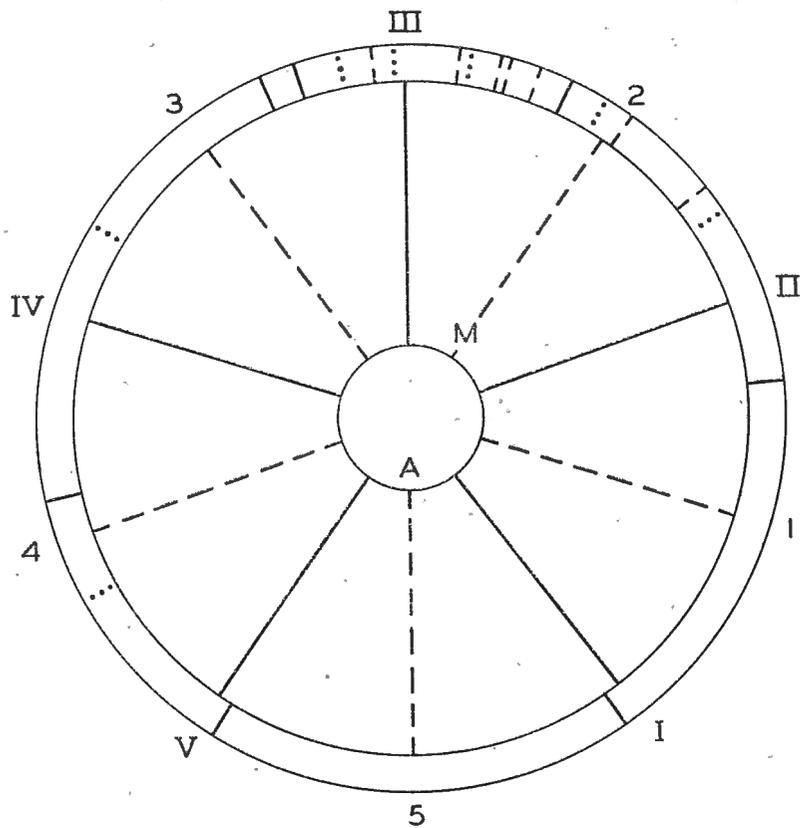


FIG. 6. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record the directions of creeping up a vertical glass surface by ambulacral feet of three specimens of *Lytechinus* over a period of seven days. Lines as in Fig. 5.

slight dominance in favor of Lovén's axis and with the ambulacral component of this axis as a functional anterior. In this respect *Lytechinus* shows affinities with the clypeastroids and spatangoids.

It is not impossible that these peculiarities of directive creeping may also extend to certain other groups of echinoderms, the asteroids, for instance. Here according to the early observations of Jennings (1907), Bohn (1908), Cole (1913), and Crozier (1920b) and the more recent and very extensive studies of Just (1929) starfishes though free to move in any direction show a tendency toward a pola-

rized type of locomotion whose axis and direction as judged by their relation to the madreporites is very close to the Lovén axis of the sea-urchins. In this respect the starfish seems to show a fairly striking resemblance to such regular sea-urchins as *Lytechinus*. It must, however, be kept in mind that Preyer (1886) and Cowles (1909, 1911) in their studies on starfishes failed to observe these peculiarities.

3. SUMMARY

1. *Lytechinus* creeps by means of its spines and its ambulacral tube-feet.
2. On a horizontal surface of loose coral sand it progressed by its spines exclusively at an average rate of 8.2 cm. per minute with a maximum of 13.7 cm. per minute.
3. On a vertical plate of glass it progressed upward by its ambulacral tube-feet exclusively at an average rate of 0.18 cm. per minute with a maximum of 1.2 cm. per minute.
4. Locomotion by spines was in any direction with no axis dominating over any other.
5. Locomotion by ambulacral tube-feet could be in any direction but a slight preference was shown for that of the Lovén axis with a functional anterior corresponding to the ambulacral half of this axis.
6. An individual specimen of *Lytechinus* can change its direction of creeping in relation to its bodily axis from day to day or even suddenly.
7. Although *Lytechinus* is free to move in any direction, from the standpoint of its bodily axes its creeping by ambulacral tube-feet shows signs of a polarized axial dominance that agrees with that of the clypeastroids and the spatangoids, a condition that in certain respects may also be claimed for asteroids.

Biological Laboratories, Harvard University.

4. REFERENCES

- BOHN, G., 1908, Introduction à la psychologie des animaux à symétrie rayonnée. 2. Les essais et erreurs chez les étoiles de mer et les ophiures. (*Bull. Inst. Gén. Psychol.* Paris, 8, 21-102.)
- COLE, L. J., 1913, Direction of locomotion of the starfish (*Asterias Forbesi*). (*Journ. Exp. Zool.*, 14, 1-32.)
- COWLES, R. P., 1909, The movement of the starfish, *Echinaster*, toward the light. (*Zool. Anz.*, 35, 193-195.)
- 1911, Reactions to light and other points in the behaviour of the starfish. (*Carnegie Inst. Publi.*, 132, 95-110.)
- CROZIER, W. J., 1920a, Notes on the bionomics of *Mellita*. (*Amer Nat.*, 54, 435-442.)

- CROZIER, W. J., 1920*b*, On the temporal relations of asexual propagation and gametic reproduction of *Cosinasterias tenuispina* : with a note in the direction of progression and on the significance of the madrepores. (*Biol. Bull.*, 39, 116-129.)
- GORDON, I., 1926*a*, The development of the calcareous test of *Echinus miliaris*. (*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 214, 259-312.)
- 1926*b*, The development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum*. (*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 215, 255-313.)
- HOLMES, S. J., 1912, Phototaxis in the sea urchin *Arbacia punctulata*. (*Journ. Anim. Behav.*, 2, 126-136.)
- JENNINGS, H. S., 1907, Behavior of the starfish, *Asterias Forreri* De Loriol. (*Univ. California Publ. Zool.*, 4, 53-185.)
- JUST, G., 1929, Untersuchungen zur Frage der physiologischen Gleichwertigkeit der Seestern-Radien. (*Arch. Entwickl.-mech. Organ.*, 119, 100-142.)
- ONODA, K., 1933, On the orientation of the regular sea-urchin *Heliocidaris crassispina*. (*Japan. Jour. Zool.*, 5, 159-164.)
- PARKER, G. H., 1922, The geotropism of the sea-urchin *Centrochinus*. (*Biol. Bull.*, 43, 374-383.)
- 1927, Locomotion and righting movements in echinoderms, especially in *Echinorachnius*. (*Amer. Jour. Psycho.*, 39, 167-180.)
- PREYER, W., 1886, Ueber die Bewegungen der Seesterne. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 7, 27-127, 191-233.)
- VON UBISCH, L., 1927, Ueber die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago bei regulären und irregulären Seeigeln. (*Zeit. wiss. Zool.*, 129, 541-566.)
-

LES AMOEOCYTES ET LES CELLULES GERMINALES DES ÉPONGES CALCAIRES

PAR

O. DUBOSCQ et O. TUZET (Banyuls-sur-Mer).

Nous ne pouvions guère étudier l'ovogenèse des Éponges calcaires sans rechercher l'origine de la lignée germinale. Avec HAECKEL (1872) cette origine était très simple, puisque pour lui les œufs dérivait directement des choanocytes. Mais SCHULZE (1875) devait bientôt contredire cette opinion et faire naître des amoebocytes les œufs sans divisions interposées. Il croyait voir entre les deux éléments tous les intermédiaires, qui n'étaient que des stades de croissance. La question apparut plus complexe quand JÖRGENSEN (1910) eût montré deux générations d'ovogonies entre les cellules germinales et les ovocytes. L'existence de deux générations ovogoniales fut confirmée par DENDY (1915), et dès lors il s'agissait de rechercher leurs cellules mères. Tandis que GATENBY (1919) penche encore pour l'idée de HAECKEL et tente de faire dériver des choanocytes les premiers éléments ovocytaires, les autres auteurs de la période actuelle recherchent l'origine des ovogonies dans les éléments amoéboïdes du mésenchyme. Mais, que savons-nous de ces éléments? Quels sont ceux qui méritent le nom d'amoebocyte? Nous allons voir qu'on le sait encore mal.

Les classiques [cf. DELAGE ET HÉROUARD (1899), MINCHIN (1900), HENTSCHEL (1924)] s'accordent pour reconnaître dans le mésenchyme des Éponges des scléroblastes, des collencytes à fins prolongements, enfin des amoebocytes qui diffèrent des collencytes par un noyau un peu plus gros et par leurs pseudopodes qui sont des lobopodes. Ces vrais amoebocytes sont; les uns hyalins, à fines granulations, et se confondent avec les archéocytes, qui seraient les cellules génitales primitives; les autres, parce qu'ils sont bourrés de granulations assez grosses, sont qualifiés d'amoebocytes granuleux sans qu'on les distingue bien de ce que beaucoup d'auteurs appellent depuis TOPSENT les cellules sphéruleuses.

Il nous serait difficile de passer en revue ce qui a été dit des amoebocytes pour toutes les Éponges. Nous nous contenterons de résumer ce que l'on sait d'eux chez les Calcaires, puisque nous ne traiterons pas ici des Siliceuses.

HISTORIQUE

Les amoebocytes des Calcaires Homocoeles ont été l'objet de recherches plus approfondies que ceux des Hétérocoeles.

MINCHIN (1900) trouve chez *Clathrina coriacea* de petits amoebocytes hyalins de diverse taille et de gros amoebocytes granuleux répandus un peu partout dans le mésenchyme. Il y aurait encore des « amoebocytes minuscules » à noyau excentrique, visibles seulement à de forts grossissements. Ils proviendraient de la multiplication des deux cellules granuleuses postérieures de l'amphiblastule (chez *Clathrina blanca*) et seraient la souche des amoebocytes de l'adulte.

Dans ses observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea*, MARCEL PRENANT (1925) donne des renseignements précis sur les amoebocytes. Il reconnaît d'abord des amoebocytes hyalins de diverse taille. Chez les plus jeunes le cytoplasme est chargé de chondriocotes, qui se résolvent ultérieurement en mitochondries granuleuses. On passe de ces amoebocytes insensiblement aux amoebocytes granuleux par l'accroissement des mitochondries qui se transforment d'abord en gros granules sidérophiles, puis perdent leur colorabilité et deviennent des plastes dont seule l'écorce est colorable. Ceux-ci se chargeraient du pigment jaune caractéristique de l'Éponge et deviendraient des porocytes. Ainsi d'après PRENANT, on passerait par transitions insensibles des petits amoebocytes hyalins aux amoebocytes granuleux et aux porocytes.

VOLKONSKY (1929) retrouve chez *Clathrina coriacea* les amoebocytes hyalins et les amoebocytes granuleux. Dans les hyalins il ne voit que des mitochondries granuleuses. Il observe comme PRENANT tous les passages entre les hyalins et les granuleux. Mais pour lui, le contenu des plastes vacuolisés des amoebocytes granuleux n'a aucune parenté avec le pigment ocre des porocytes. Ceux-ci ne dériveraient pas des amoebocytes et les grains oxylipoidiques, indépendants du chondriome ou du vacuome, apparaissent d'emblée dans le cytoplasme comme formation autonome.

Les Éponges calcaires hétérocoeles n'ont pas été l'objet de recherches aussi précises. Dans sa monographie des Calcaires, HAECKEL (1872) ne parle pas des amoebocytes des Éponges. C'est seulement avec SCHULZE (1875) que ces éléments sont reconnus. Il voit dans le mésenchyme de *Sycon raphanus*, réparties irrégulièrement, des cellules migratrices étoilées à fins pseudopodes, mais il n'appelle amoebocytes que les éléments à pseudopodes lobés dont le noyau sphéruleux est relativement gros. Ce sont ces amoebocytes qui se transforment en œufs. SCHULZE, en somme, n'a pas distingué les amoebocytes granuleux des amoebocytes hyalins.

MAAS (1900) retrouve les amoebocytes déjà dans l'Olynthus, les qualifie de cellules génitales primitives qu'il ne relie à aucun feuillet.

HAMMER (1907) confirme SCHULZE et MAAS. Il voit apparaître les cellules

amoéboïdes très tôt dans le développement de la larve et les donne comme souche des œufs.

Tandis que SCHNEIDER (1908) admet les idées de MAAS sur les amoébocytes et leurs dérivés, JÖRGENSEN (1910), au contraire, sans reprendre l'étude des amoébocytes, fait dériver les premières ovogonies des cellules étoilées, qui montrent des mitoses avec le nombre diploïde.

DEL RIO HORTEGA et FERRER (1917) n'ont pas étudié précisément les amoébocytes, mais ils décrivent néanmoins le tissu conjonctif (tissu interstitiel) des Éponges calcaires. Chez *Leucosolenia falcata*, ils le trouvent formé de cellules à ramifications plus ou moins étendues. Certaines n'ont que de gros prolongements.

Chez *Sycon ciliatum* le tissu connectif est beaucoup plus différencié. Dans la substance fondamentale sont éparses de nombreuses cellules. Certaines, à cytoplasme finement granuleux, montrent des prolongements plus ou moins nombreux qui, après un court trajet, se bifurquent ou se trifurquent, s'entrecroisant les uns avec les autres. Tantôt ils se réunissent pour former un faisceau de fibres parallèles, plus fréquemment ils s'enroulent autour des spicules. Un second type de cellule se caractérise par un cytoplasme à plus gros granules.

Grantia a été moins étudiée que *Sycon*. Cependant, DEL RIO HORTEGA et FERRER notent que le tissu interstitiel de *Grantia compressa* diffère peu de celui de *Sycon*. Tout au plus les cellules sont-elles plus nombreuses avec des fibres moins développées. Leur protoplasme est finement vacuolaire avec petites mitochondries entre les vacuoles.

Dès 1894, DENDY avait distingué dans le mésenchyme de *Grantia compressa* les cellules étoilées à prolongements radiaires des cellules amoéboïdes à protoplasme uniformément granulaire et à pseudopodes arrondis. Entre les deux sortes de cellules il voyait des stades intermédiaires. En 1890, comme SCHULZE, il donnait les cellules amoéboïdes comme souche des œufs, mais plus tard (DENDY, 1915), ayant reconnu les deux générations d'ovogonies, il faisait dériver la première de choanocytes émigrés dans le mésenchyme.

C'est à une manière de voir analogue que s'est rattaché GATENBY (1919). Il trouve dans la mésoglée des cellules amoéboïdes et remarque que les unes ont les inclusions des choanocytes, tandis que d'autres, très petites, ont très peu de grains vitellins et très peu de mitochondries. Il a aussi interprété comme amoébocytes les cellules qui viennent entourer l'œuf et constituer la membrane placentaire (GATENBY et KING, 1929). Pour lui les choanocytes sont la principale source des cellules amoéboïdes. Ils émigrent dans la mésoglée durant toute la vie de l'Éponge et cette formation des amoébocytes commence dès l'amphiblastule aux dépens des cellules flagellées.

KOLLMANN (1908) étudie parmi les Éponges calcaires *Sycon ciliatum* et *Clathrina clathrus*, mais il ne donne de précisions que pour les cellules de *Tethya*

lyncurium, c'est-à-dire pour une Siliceuse. Il dit d'ailleurs qu'il n'a pas poussé très loin ses recherches, ses résultats concordant avec ceux de COTTE.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nos observations ont surtout porté sur les Éponges hétérocoeles (*Sycon raphanus* et *Grantia compressa*), mais nous avons eu aussi l'occasion d'examiner quelques préparations d'Homocoeles (*Clathrina*, *Leucosolenia*, *Leucandra*).

SYCON RAPHANUS

Si on examine le mésenchyme d'un *Sycon raphanus*, on observe en plus des scléroblastes : 1° des cellules ramifiées à fins pseudopodes, correspondant aux collencytes, qui sont considérés comme secrétant la gelée ou substance fonda-

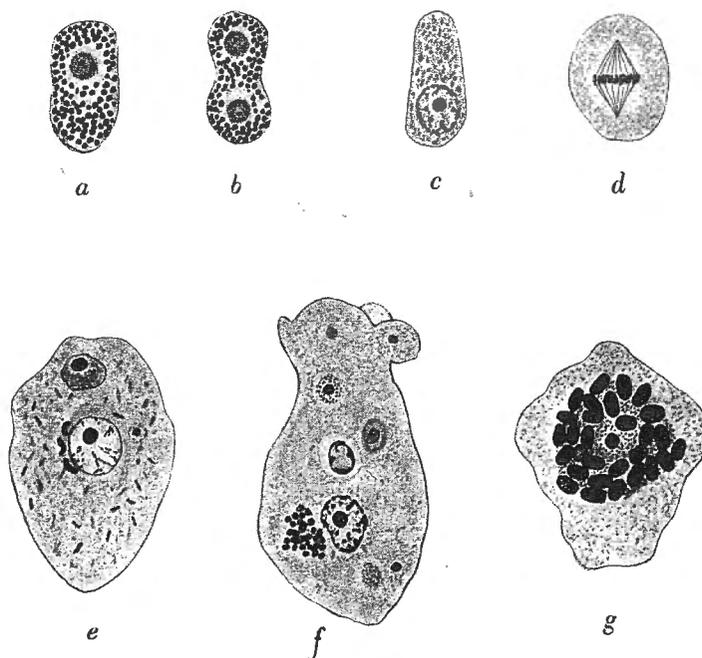


FIG. 1. — *Sycon raphanus* O. S. — a, éosinophile; b, éosinophile fin de division; c, petit hyalin; d, sa division; e, f, mégacytes avec cellules englobées; g, mégacyte parasité par un coccobacille. — a, b, c, d, f, Bouin alc. H. F. — e, g, Champy H. F. × 2.000.

mentale; 2° une série de cellules à pseudopodes lobés dans lesquels nous reconnaitrons : de petits amoebocytes hyalins à petits noyaux, de petits amoebocytes hyalins à gros noyau, de grands amoebocytes hyalins pour lesquels nous proposerons le nom de *mégacytes*, des amoebocytes granuleux ou éosinophiles, enfin des choanocytes émigrés chez lesquels le flagelle est plus ou moins disparu. Bien entendu, on trouve encore, dans le mésenchyme, des ovocytes avec leurs cellules annexes (cellule charriante et dolly-cell). Notons encore que le mésenchyme du

Sycon raphanus de Banyuls est fréquemment envahi par de petits éléments allongés qu'on prendrait pour des stades levûre d'un mycelium s'ils n'étaient amochoïdes.

Collencytes.

Nous n'insisterons guère sur les collencytes dont DEL RIO HORTEGA et FERRER ont particulièrement bien étudié les fins prolongements. Ajoutons seulement que le noyau de ces cellules mesure seulement de $3\ \mu$ à $3\ \mu\ 2$ et présente un petit nucléole plus ou moins excentrique. Contre la membrane du noyau est appliqué un corps de Golgi, tout noir au Champy, et qui à l'Hirschler et au Kopsch apparaît arqué avec substance chromophile et chromophobe. Ces cellules ont, comme l'ont bien dit DEL RIO HORTEGA et FERRER, des formes variées, mais elles ne doivent que très rarement être fusiformes ou triangulaires. Celles qui apparaissent ainsi sont pour nous des scléroblastes, toujours nombreux dans le mésenchyme, et que l'on peut méconnaître à la suite de la dissolution du calcaire. Cependant, sur certaines préparations et particulièrement avec la méthode mitochondriale de Hollande, on voit toujours vivement colorée ce que DEL RIO HORTEGA et FERRER ont appelé la membrane connective des spicules. Ces cellules ramifiées ne sont pas toujours faciles à séparer des amoebocytes, les cellules fixes pouvant se transformer en cellules mobiles par perte ou contraction de leurs prolongements.

Petits amoebocytes hyalins.

Les petits amoebocytes hyalins sont sous leur forme typique des éléments ovoïdes ou ellipsoïdes, parfois irréguliers, mais sans véritables lobopodes. Ils ont de 4 à $10\ \mu$ et leurs noyaux de $2\ \mu\ 5$ à $3\ \mu\ 2$. Ceux-ci ont un petit nucléole excentrique et un certain nombre de grains chromatiques fixés sur un réseau dans les préparations au Bouin (fig. 1, c). Au Champy, ils montrent des mitochondries granuleuses et un corps de Golgi appliqué contre le noyau. On observe assez facilement leur division qui est mitotique et montre plus de vingt petits chromosomes (fig. 1, d).

De ces petits amoebocytes hyalins typiques, on passe sans grande transition à des formes plus grandes où le noyau de $4\ \mu$ à $4\ \mu\ 5$ avec nucléole de $1\ \mu$ semble indiquer des cellules germinales primitives. Ce sont sans doute ces éléments que certains auteurs appellent avec MINCHIN archéocytes. Fait à noter, nous avons observé ces amoebocytes plus grands sous une forme typique dans un granulome déterminé par un corps étranger (fig. 2). Ils formaient plusieurs couches d'éléments mesurant de 7 à $10\ \mu$ avec noyaux de $4\ \mu$ à $4\ \mu\ 5$ à nucléoles assez gros. Dans le cytoplasme de ces amoebocytes existait généralement un petit amas de grains de pigment ocre (fig. 2, p). Il est intéressant de constater que déjà chez les Éponges les phagocytes peuvent constituer ainsi de petits granulomes de défense comme chez les Métazoaires. Nous ne pouvons souscrire à l'opinion de

DENDY (1915) pour qui l'Éponge n'est pas beaucoup plus élevée en organisation qu'une colonie de Choanoflagellés.

Disons cependant que nous n'avons pas vu les étapes de la formation du granulome et qu'à son sujet on peut faire deux hypothèses : ou bien le corps étranger avait pénétré d'emblée dans le mésenchyme et les amoebocytes l'ont entouré, ou bien il s'agit du contenu d'un fond de tube radiaire dont les choanocytes se seraient transformés en amoebocytes.

Chez les jeunes Éponges, parfois chez les adultes, des cellules analogues paraissent devoir être la souche des ovogonies. Nous croyons qu'on ne peut



FIG. 2. — *Sycon raphanus*. — Petit granulome développé autour d'un corps étranger.
p, pigment. — Bouin alc. H. F. × 2.000.

reconnaître avec certitude cette lignée que si le noyau est entouré de quelques chromidies (fig. 3, B) ou bien lorsque, comme dans certaines Éponges, on rencontre au voisinage de l'atrium des éléments à cytoplasme réduit et à noyaux se préparant à la division. Nous montrons ici (fig. 3, A) plusieurs de ces éléments, tous en prophase, et qui n'ont pas cependant encore le caractère des vraies ovogonies.

Grands amoebocytes hyalins ou mégacytes.

Les grands amoebocytes hyalins ont un plasma très finement granuleux, qui avec la plupart des techniques reste à peu près incolore. En moyenne, ils mesurent de 12 à 20 μ , mais en hiver où ils sont plus nombreux, on en trouve qui atteignent jusqu'à 50 et 60 μ (fig. 4, A et B). Le noyau reste toujours de petite taille (4 à 5 μ). Son nucléole est généralement excentrique; la chromatine est représentée par quelques grains avec un réseau plus ou moins visible. Deux ou trois dictyosomes sont appliqués contre la membrane nucléaire et dans le plasma sont éparpillées des mitochondries granuleuses, en haltères ou bacilliformes et toujours peu nombreuses (fig. 1, e). Au voisinage du noyau, on rencontre un amas constant de pigment ocre, comme dans beaucoup de cellules de l'Éponge. Une

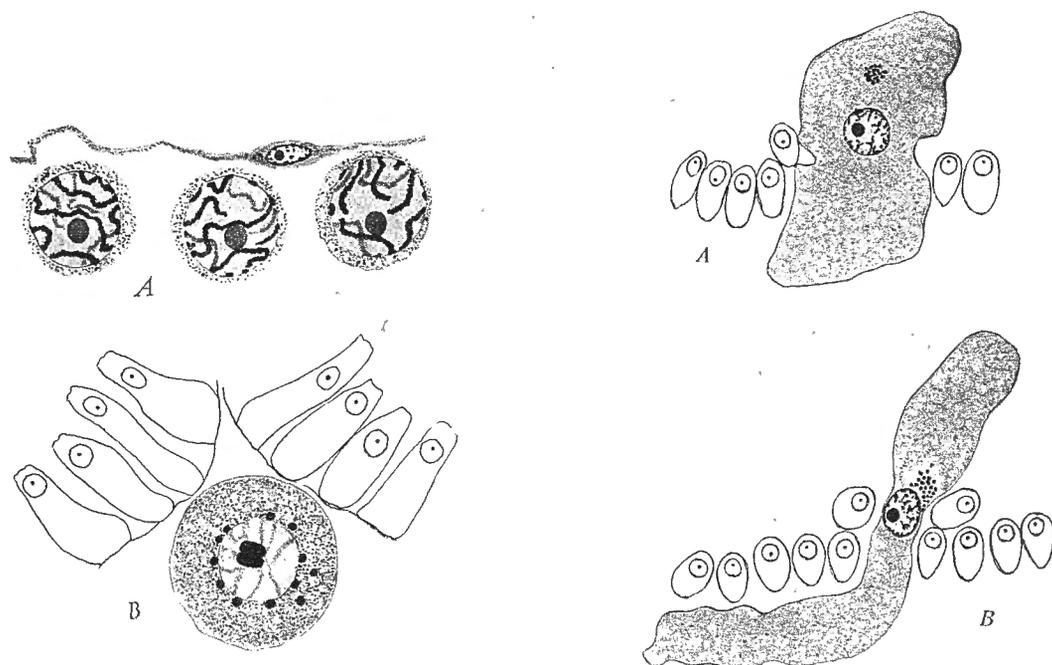


FIG. 3. — *Sycon raphanus* de 0^{mm}6. — A, cellules germinales en prophase au niveau de l'atrium. — B, cellule germinale entre les tubes radiaires. — Bouin alc. H. F. \times 2.000.

FIG. 4. — *Sycon raphanus* d'hiver. — A, B, mégacytes traversant la ligne des choanocytes. Bouin alc. H. F. \times 1.400.

auréole claire, qui paraît parfois être une vacuole, entoure souvent cet amas pigmentaire. Le cytoplasme contient généralement quelques inclusions chromatiques, noyaux ou débris de noyaux phagocytés. On peut même y voir englobées des cellules entières (fig. 1, e et f). Ces mégacytes vont les chercher jusque dans la lumière des corbeilles en traversant la ligne des choanocytes (fig. 4, A et B).

Dans les jeunes *Sycon*, on trouve dans la cavité des tubes radiaires des sortes de mégacytes. Mais nous ne sommes pas sûrs que ces éléments ne repré-

sentent pas une quatrième catégorie. On n'y voit pas, par exemple, l'amas pigmentaire si constant chez les autres. Au lieu de gros lopotodes, ils poussent souvent des pseudopodes effilés, qui paraissent les différencier des vrais mégacytes.

Nous ne pouvons dire si ces amoebocytes, qui sont des macrophages, phagocytent les bactéries. Assurément on voit parfois en eux des sphérules qui peuvent être des cocci plus ou moins digérés, mais ce n'est qu'exceptionnellement. En revanche nous en avons vu plusieurs fois de parasités par des Coccobacilles. Ceux-ci se tassent autour du noyau, laissant libre toute la périphérie de la cellule (fig. 1, g) ⁽¹⁾. La forme du parasite et surtout sa disposition semble prouver qu'il est vivant et non altéré.

Les mégacytes sont plus nombreux dans les *Sycon* d'hiver. Ils semblent exister déjà dans l'Olynthus au niveau des pores. Comme chez *Sycon raphanus* nous n'avons pas retrouvé les porocytes décrits par MAAS (1900) et par HAMMER (1907), nous nous demandons si ces mégacytes ne les représenteraient pas.

Amoebocytes éosinophiles.

Les amoebocytes éosinophiles se montrent déjà abondants dans de très jeunes *Sycon* de moins de 1 millimètre, et nous les observons même dans les pupes. Notons que GATENBY, chez *Grantia*, a vu certaines cellules flagellées de la larve s'enfoncer et devenir amoebocytes granuleux. Ceux-ci sont très faciles à reconnaître puisque ce sont typiquement des éosinophiles (fig. 1, a). Bourrés de grains sphériques, vivement colorables par l'éosine et par l'hématoxyline ferrique, ils sont très généralement allongés et mesurent dans leur grand diamètre, environ 9 μ . Leur petit noyau sphérique (2 μ) montre un nucléole central et des grains chromatiques en cercle. Entre les granules éosinophiles on distingue quelques mitochondries plus petites, en haltères, grains ou chaînettes de grains. Ces éosinophiles, jamais bien nombreux, sont épars dans le mésenchyme. Chez de très jeunes *Sycon*, nous en trouvons d'intercalés entre les choanocytes et pourvus seulement d'un petit nombre de granulations (fig. 6, B). On a ainsi l'impression qu'ils dérivent de choanocytes qui se chargeraient de grains après avoir perdu leur collerette et leur flagelle, ce qui concorde avec les observations de GATENBY faites sur l'amphiblastule.

Nous les avons vus se diviser. Les noyaux se reconstituent complètement avant la scission cytoplasmique et l'on observe des amoebocytes binucléés en voie de division (fig. 1, b). Ces images sont fréquentes chez les jeunes *Sycon* dans la région de l'oscul.

⁽¹⁾ C'est par impression et d'après leur taille que nous interprétons comme Coccobacilles ces parasites qui sur toutes nos préparations sont colorés massivement en noir. En fait nous ne connaissons pas leur structure.

Choanocytes émigrés.

DENDY (1915) et GATENBY (1927) ont décrit l'émigration des choanocytes dans le mésenchyme où on les trouve encore pourvus de flagelles, mais sans collerette. D'après GATENBY ils se transforment en ovogonies flagellées, qui donnent directement des ovocytes. Des préparations, traitées par la méthode mitochondriale de Hollande, nous ont montré, dans le mésenchyme de *Sycon*, ces choanocytes encore pourvus de flagelles. Les uns sont cylindriques, allongés comme le choanocyte originel (fig. 5, a); les autres sont devenus ovoïdes. Aucun n'a de collerette, mais il nous semble bien que quelques-uns possèdent de véritables flagelles (fig. 5, a, b, c). Tantôt ce flagelle s'insère sur un grain chromatique au sommet d'un cône clair et un autre grain peut exister au-dessus du premier (fig. 5, b);

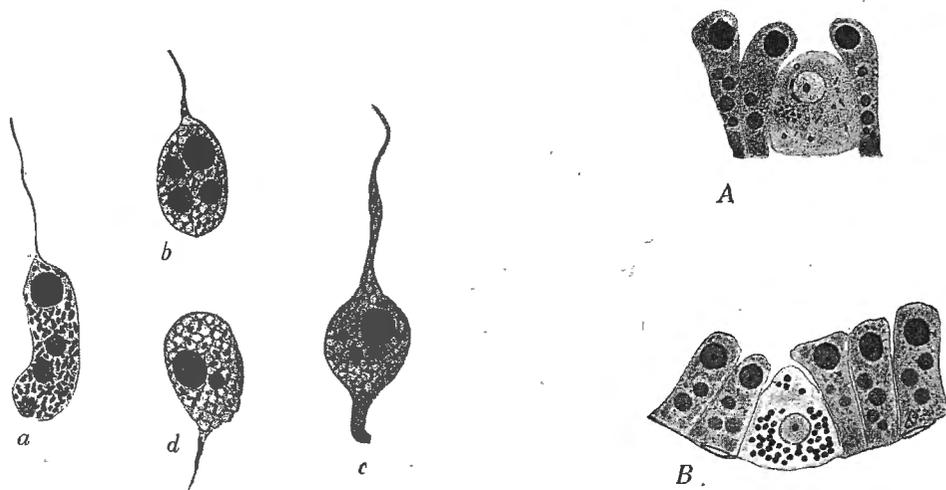


FIG. 5. — *Sycon raphanus*. — a, b, c, d, choanocytes émigrés dans le mésenchyme. Technique mitochondriale de Hollande. × 1.600.

FIG. 6. — *Sycon raphanus* de 0^{mm}6. — A, naissance du mégacyte; B, naissance d'un éosinophile. — Champy H. F. × 1.600.

tantôt il est la continuation directe du cytoplasme effilé, sans blépharoplaste visible. Dans d'autres cas, il prolonge un long pseudopode; mais alors sommes-nous sûrs d'avoir affaire ici à un flagelle et ne devrait-on pas plutôt voir dans ce prolongement filiforme l'extrémité postérieure du choanocyte? Car dans toutes ces cellules, on ne suit pas ce flagelle à l'intérieur du cytoplasme comme dans les choanocytes des tubes radiaires.

D'autres éléments du mésenchyme, ayant l'air encore de choanocytes émigrés, ont des prolongements analogues qui paraissent plutôt postérieurs (fig. 5, d). Nous les interprétons comme choanocytes parce qu'ils en gardent encore la structure : noyaux de même taille avec un nucléole, cytoplasme apparaissant, par la méthode de Hollande, bourré de petites sphérules incolores avec,

entre elles, quelques sphères lipoidiques et des grains ou courts bâtonnets mitochondriaux.

Origine des amoebocytes.

Comme on le voit, on peut dire avec DENDY et GATENBY que les choanocytes donnent naissance aux amoebocytes et le phénomène commencerait déjà avec les cellules flagellées de la larve, qui n'ont pas de collerette. Mais ici la question se complique du fait de la possibilité d'émigration de diverses cellules dans les larves.

Nous avons revu, après GATENBY, les cellules placentaires émigrer dans la larve et ces cellules sont des amoebocytes de l'Éponge mère. Mais quelle est l'origine des amoebocytes bien différenciés comme les mégacytes et les éosinophiles? Nous n'avons jamais vu nettement la transformation d'un petit amoebocyte hyalin en mégacyte. En revanche, nous avons observé ce que nous croyons être la transformation sur place du choanocyte en mégacyte.

Dans de petits *Sycon* de 0^{mm}6 à 1^{mm}4, nous trouvons parmi les choanocytes de grosses cellules très claires dont les mitochondries encore peu nombreuses sont éparses. Le parabasal est remplacé par un ou deux dictyosomes accolés au noyau (fig. 6, A) qui mesure 3 μ . On voit certains de ces éléments quitter la ligne des choanocytes et émigrer dans le mésenchyme où on trouve aussi des mégacytes.

Les éosinophiles paraissent avoir la même évolution. Dans une petite Éponge de 0^{mm}66 nous avons vu dans la ligne des choanocytes des éléments plus gros ayant perdu leurs flagelles et contenant déjà un certain nombre de grains éosinophiles (fig. 6, B). Cette production des éosinophiles peut commencer beaucoup plus tôt. GATENBY l'a vue dans l'amphiblastule; les amoebocytes qu'il figure dérivant des cellulés flagellées semblent bien des éosinophiles. Nous les trouvons déjà en toute certitude dans les pupes à des stades, où la couche dermique n'a qu'une seule rangée de scléroblastes enveloppant la masse des cellules endodermiques, ou à un stade postérieur (*Preolynthus*) à couche endodermique unique (fig. 7, B). Certaines de ces cellules mesurant 7 μ avec un noyau de 1 μ 6 à 2 μ sont déjà bourrées de granules éosinophiles typiques. La place de ces éosinophiles, parfois voisins des scléroblastes, mais toujours dans la couche endodermique, ne laisse pas de doute sur leur origine.

Dans ces pupes qui nous fournissaient les premiers amoebocytes éosinophiles se rencontrent aussi de nombreuses cellules en dégénérescence atrophique (fig. 7, A, p). Leur noyau est en pycnose, rejeté parfois à la périphérie de la petite cellule. Ces éléments sont libres ou inclus dans d'autres cellules endodermiques qui se comportent ainsi comme des macrophages (fig. 7, A, m). Ces petites cellules atrophiques correspondent sans doute aux « amibocytes minuscules » décrits par MINCHIN (1900) dans la pupe de *Clathrina* et qu'il donne comme souche des amoebocytes de l'adulte, opinion que nous ne pouvons admettre, notre façon de voir

étant tout autre. Pour nous, il se passe chez les Éponges ce que l'on a observé dans le développement de beaucoup d'Invertébrés et chez toutes les Classes de Vertébrés (cf. MAX ERNST, 1926) : la dégénérescence atrophique de certaines cellules, dégénérescence sans doute indispensable pour le développement de l'organisme. Il y aurait production de nécrohormones, qui seraient des hormones de division. Ces dégénérescences cellulaires, nécessaires à la prolifération de certaines cellules, contribuent aussi à la formation des cavités, c'est-à-dire au modelé de la morphologie de l'adulte.

Notons, enfin, que dans certaines de ces pupes où les petites cellules endodermiques à cytoplasme très réduit ont un noyau de $2 \mu 8$ avec petit nucléole,

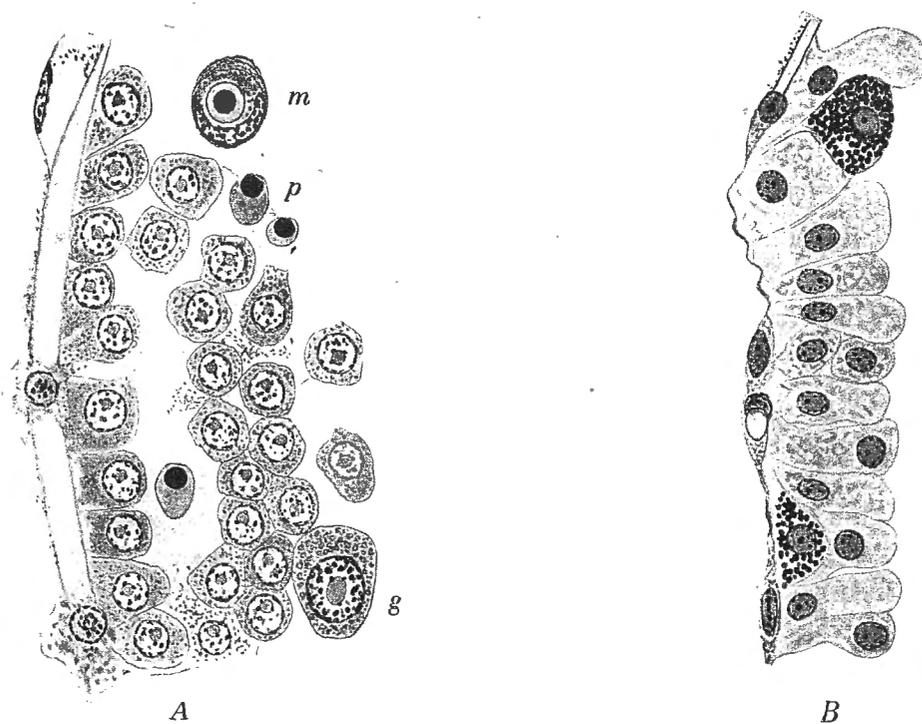


FIG. 7. — *Sycon raphanus*. — *A*, fragment de coupe d'une pupe au moment de la formation de la cavité; *g*, gonocyte; *p*, cellule atrophique avec noyau pycnotique; *m*, cellule ayant phagocyté un élément à noyau pycnotique. — *B*, fragment de coupe d'une pupe à la fin de l'évolution (*Preolynthus*), naissance des éosinophiles. Bouin alc. Prenant. $\times 1.800$.

nous trouvons de temps à autre vers le centre quelques grosses cellules chargées de petits corpuscules de réserve, et ayant un noyau de $4 \mu 5$ à $4 \mu 7$ avec un gros nucléole de $1 \mu 5$. Il nous semble bien que nous avons là ce qu'on appelle l'archéocyte, c'est-à-dire un amoebocyte à gros noyau, qui peut être une cellule génitale primitive (fig. 7, *A*, *g*). De tels archéocytes dérivent manifestement de cellules endodermiques qui ont grossi.

GRANTIA COMPRESSA PENNIGERA

Dans le mésenchyme de *Grantia* il semble de prime abord qu'on ne trouve pas les trois catégories d'amoebocytes observées chez *Sycon*. A notre avis ils existent tous, mais beaucoup moins abondants.

Petits amoebocytes hyalins.

Les petits amoebocytes hyalins sont rares. Il n'est cependant pas difficile d'observer dans le mésenchyme des éléments hyalins d'environ 9 μ , de forme variable, avec noyau de 3 à 4 μ . Ces éléments mobilisés se rattachent aux cellules étoilées du mésenchyme par beaucoup de formes intermédiaires. Il s'agit bien de cellules migratrices que l'on peut même trouver dans les canaux inhalants (fig. 8, b).

Les cellules étoilées du mésenchyme ont en général de 7 à 8 μ et un petit noyau de 3 μ avec un corps de Golgi au-dessus de lui (fig. 8, a). Nous n'avons jamais vu ces cellules se transformer en éléments germinaux comme le soutient JÖRGENSEN (1910) pour *Sycon*. En revanche le mésenchyme contient des éléments plus gros dont nous ne pouvons dire l'origine. Ils ont au moins 12 à 13 μ , un beau noyau de 6 μ et plus avec gros nucléole central et nombreux gros grains chromatiques (fig. 8, c). Ce sont pour nous les gonocytes. Nous les avons vus entrer en mitose et montrer à leur plaque équatoriale plus de 20 gros chromosomes en courts bâtonnets ou en huit. Dans un cas, on remarquait, en plus de 22 chromosomes, dans une auréole claire quatre éléments beaucoup plus petits et semble-t-il en division (fig. VIII, d). Nous aurions donc là la seule cellule de la lignée germinale qui ait le nombre somatique. Les cellules issues de sa division donneraient les premières ovogonies.

Grands amoebocytes hyalins ou mégacytes.

Les mégacytes sont représentés par de grands amoebocytes clairs de 16 μ de diamètre en moyenne, mais pouvant atteindre 22 μ ; leur noyau est relativement petit (4 μ) (fig. 8, e). Ils sont caractérisés comme ceux de *Sycon* par un amas de grains de pigment ocre situé dans le cytoplasme. La fixation au *Champy* démontre des mitochondries en granules ou courts bâtonnets. Un nombre variable de tégosomes, situés autour de la membrane nucléaire, représente l'appareil de Golgi (fig. 8, f). Des inclusions chromatiques, qui sont inconstantes, sont sans doute les restes d'éléments phagocytés.

Nous n'avons jamais vu chez *Grantia* les formes géantes de mégacytes observés chez les *Sycon* de printemps. Il est vrai que tout notre matériel de *Grantia* a été récolté au mois de juillet.

Amoebocytes éosinophiles.

Les éosinophiles sont très rares chez les adultes et on ne les trouve facilement que chez les jeunes *Grantia*. GATENBY (1920) semble les avoir observés dans les larves. Ils ont tous les caractères des amoebocytes éosinophiles de *Sycon*, sont seulement plus grands comme la plupart des éléments de *Grantia* et mesurent de 11 à 12 μ , le noyau atteignant jusqu'à 3 μ . 5 (fig. 8, *g*). On les rencontre çà et là dans le mésenchyme et particulièrement en dessous des choanocytes.

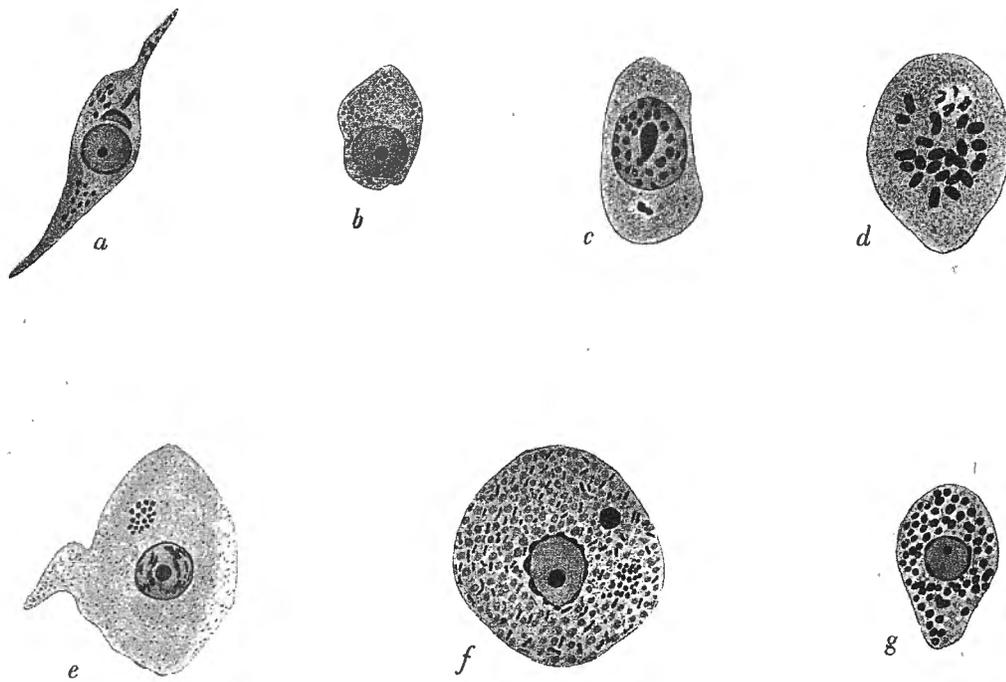


FIG. 8. — *Grantia compressa pennigera*. — *a*, cellule fusiforme du mésenchyme; *b*, petit hyalin; *c*, *d*, gonocytes; *e*, *f*, mégacyte; *g*, éosinophile.
a, Kopsch. — *b*, *f*, *g*, Champy H. F. — *c*, *d*, *e*, Bouin alc. H. F. $\times 1.800$.

Dans la cavité des blastules et des amphiblastules de *Grantia*, on peut trouver des cellules ayant les caractères des petits amoebocytes hyalins. Dérivent-ils des cellules même de la larve, ou bien de celles de la membrane placentaire qui est constituée par les amoebocytes de l'Éponge mère, nous ne pouvons le dire. Chez *Grantia* les cellules nourricières des œufs semblent être des amoebocytes; certaines ont inclus en elles un noyau tout comme les mégacytes.

EPONGES CALCAIRES HOMOCOELES

Nous serons très brefs sur les Calcaires homocoeles que nous avons peu étudiés. MARCEL PRENANT (1925) et VOLKONSKY (1929-1930) nous ont fourni après MINCHIN (1900) de bons renseignements sur les amoebocytes de *Clathrina coriacea*.

Nous avons revu après PRENANT les amoebocytes hyalins et nous pouvons confirmer ce qu'il dit de leurs mitochondries. Contre la membrane nucléaire se voit un corps de Golgi que VOLKONSKY (1930) décrit d'ailleurs sous le nom de parabasal dans les amoebocytes granuleux. PRENANT a cru voir tous les passages entre les amoebocytes hyalins et les amoebocytes granuleux. Ces stades intermédiaires nous ont échappé et chez les Hétérocoeles nous voyons les éosinophiles naître, soit des cellules endodermiques de la puppe (anciennes cellules flagellées de la larve), soit des choanocytes chez la jeune éponge. PRENANT a cru voir encore les amoebocytes granuleux se transformer en porocytes. La vésiculation des granules des éosinophiles donnerait les sphérules jaunes chromolipoides. VOLKONSKY (1929) conteste ces observations. Les granules de chromolipotide ne dériveraient ni des mitochondries, ni des plastes, ni du vacuome et apparaîtraient dans presque toutes les cellules de l'Éponge, mais jamais dans les amoebocytes granuleux.

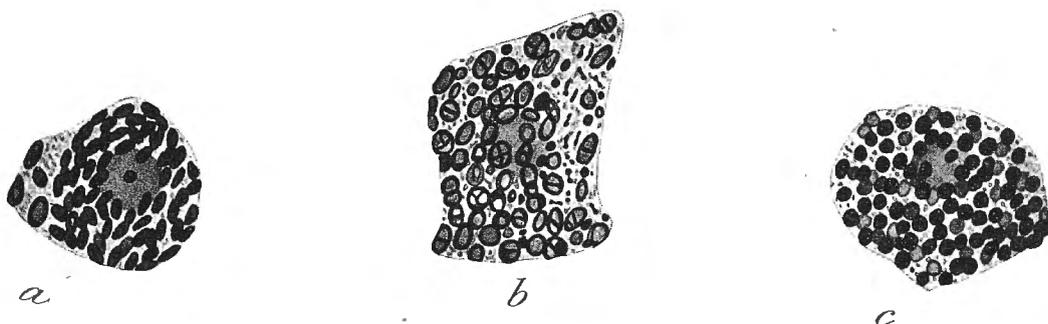


FIG. 9. — a, *Clathrina contorta*, éosinophile; b, *Clathrina coriacea*, eosinophile; c, *Leucosolenia falcata*, éosinophile. — Champy H. F. $\times 2.700$.

Nous nous expliquons très bien l'interprétation de PRENANT, car en étudiant d'abord les *Clathrina coriacea* de Roscoff, nous avons revu la transformation des sphérules éosinophiles en plastes vacuolaires et dans ces plastes apparaissent de petits corpuscules réfringents, ressemblant par leur aspect jaunâtre aux plus petites sphérules des porocytes (fig. 9, b). Mais dans *Clathrina contorta* de Banyuls, nous retrouvons la transformation en plaste des corpuscules éosinophiles qui sont ici en forme de coccobacille et un peu moins gros que ceux de *Clathrina coriacea*. En fait on ne voit qu'un certain nombre de corpuscules ainsi transformés. Il y en a toujours beaucoup moins que dans *coriacea*. Ils sont plus ou moins bacilliformes et de structure assez constante, mesurant 1μ environ (fig. 9, a). On ne voit là aucune transformation possible de l'amoebocyte granuleux en porocyte.

Chez *Leucosolenia falcata*, nous ne trouvons plus cette transformation en plastes. Les amoebocytes granuleux, toujours rares, ont des corpuscules éosinophiles plus ou moins arrondis et différent nettement des porocytes chargés comme chez les *Clathrina* de sphérules jaunes chromolipoides (fig. 9, c). Là il n'y a pas de stades intermédiaires. Nous adoptons par conséquent la manière de voir de VOLKONSKY.

Chez la larve de *Clathrina blanca*, MINCHIN (1900) croit avoir vu des amoebocytes minuscules qui seraient la souche des amoebocytes de l'adulte. N'ayant pas eu l'occasion jusqu'ici d'étudier de larves de *Clathrina*, nous ne pouvons qu'être très réservés sur l'interprétation de MINCHIN. Mais nous avons toujours l'impression, comme nous l'avons dit, que ces amoebocytes minuscules correspondent aux cellules à noyau pycnotique des pupes de *Sycon*.

Ainsi donc chez beaucoup d'Éponges calcaires existent deux séries d'amoebocytes : les hyalins et les éosinophiles. Les trouvera-t-on chez toutes les Calcaires, nous n'en sommes pas sûrs. Peut-être n'existent-ils pas chez certaines *Leucandra* (*L. nivea*). De ces deux séries d'amoebocytes une seule, celle des hyalins, fournit les phagocytes. Nous avons montré que les mégacytes sont des macrophages et que chez les Calcaires, il n'y aurait peut-être pas de microphages. Si certains microbes sont englobés, ils ont bien l'air de rester vivants, d'être de

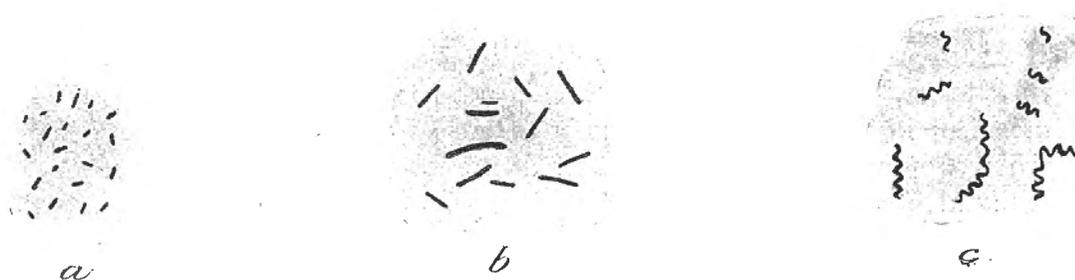


FIG. 10. — Microbes du mésenchyme des Éponges calcaires.
 a, bactéries de *Leucosolenia falcata*; b, bactéries de *Leucosolenia clathra*;
 c, *Treponema brevis*, n. spec. de *Clathrina coriacea*. $\times 2.700$.

véritables parasites. Les amoebocytes des Éponges calcaires semblent rester indifférents aux nombreux microbes qu'ils peuvent rencontrer.

Le mésenchyme des Éponges est très fréquemment envahi par des microbes, qui sont là extrêmement nombreux. Tantôt ce sont des bacilles immobiles comme dans *Leucosolenia clathra* et *Leucosolenia falcata*; ceux de *falcata* sont de courts bacilles de moins de 1μ et polymorphes (fig. 10, a); ceux de *clathra* mesurent en général de 3μ à 4μ 5 et sont rectilignes ou légèrement arqués (fig. 10, b). Tantôt, comme chez *Clathrina coriacea*, ce sont de petits tréponèmes que nous croyons être une espèce nouvelle (fig. 10, c) ⁽¹⁾.

On ne rencontre ni bacilles ni tréponèmes dans les amoebocytes de ces diverses Éponges. Ces résultats sont en accord avec ceux de NELLY POURBAIX

⁽¹⁾ Les Tréponèmes de *Clathrina coriacea* dont les tours de spires ne mesurent qu'environ $0 \mu, 5$ rappellent un peu les *Spirella*. Beaucoup de formes n'ont que un ou deux tours de spires et mesurent de $0 \mu, 8$ à $1 \mu, 4$. Les formes à trois et quatre tours sont également communes. Les grandes formes qui ont jusqu'à neuf tours de spires atteignent 6μ . Elles sont presque toujours pliées vers le milieu et correspondent sans doute à des formes de prédivision. Nous appellerons *Treponema brevis* n. sp. cette espèce que nous croyons nouvelle.

(1933) montrant que chez les Éponges calcaires « les choanocytes assurent seuls les phénomènes de nutrition : préhension et digestion ». Il en est autrement chez les Siliceuses où les archéocytes, c'est-à-dire des amoebocytes hyalins, captent et digèrent les bactéries. Toutefois, il serait imprudent d'être trop affirmatif. Nous avons vu dans quelques mégacytes de petites sphérules qui pouvaient être des microcoques plus ou moins digérés. N'est-il pas surprenant de ne pas trouver d'amoebocytes capables d'englober les microbes, alors qu'on les fait dériver de choanocytes qui captent et mangent les bactéries? Le choanocyte émigrant et devenant amoéboïde cesserait d'être microphage. Nous l'admettrons provisoirement en rappelant que les éosinophiles qui dérivent aussi de choanocytes ne sont certainement ni microphages, ni macrophages.

CONCLUSIONS

Nous n'insisterons pas sur l'opinion des anciens auteurs qui voyaient les amoebocytes se transformer directement en ovocytes. Ils n'ont pas pu voir tous les intermédiaires puisque avant JÖRGENSEN on a ignoré l'existence des générations d'ovogonies. Ils ne connaissaient d'ailleurs pas mieux les amoebocytes puisqu'ils n'ont pas distingué les mégacytes et les éosinophiles. On ne peut préciser l'origine des ovogonies sans connaître les amoebocytes. Nous avons montré qu'ils sont au moins de quatre sortes. Chez les Éponges calcaires comme chez la plupart des Invertébrés il y a des éosinophiles et plusieurs sortes d'amoebocytes hyalins. Ceux-ci peuvent être divisés en : 1° petits hyalins à petit noyau; 2° petits hyalins à gros noyau; 3° mégacytes. De ces quatre sortes d'amoebocytes, il y en a deux, les éosinophiles et les mégacytes qui certainement n'ont pas de relation avec les cellules germinales. Il semble bien que les hyalins à gros noyau s'identifient avec les cellules germinales primitives ou archéocytes. Mais tous n'auraient pas fatalement cette destinée, puisque ce sont des amoebocytes à gros noyau qui constituent les granulomes de défense.

Nous avons mis en doute les amoebocytes minuscules de MINCHIN et supposé qu'il a vu dans les pupes de *Clathrina* ce que nous avons décrit ici dans les pupes de *Sycon* : des cellules endodermiques en dégénérescence atrophique avec noyau pycnotique, qui sécrèteraient des hormones de division et contribueraient par leur disparition à la formation des premières cavités de l'Éponge.

En cherchant l'origine des amoebocytes, nous croyons avoir montré qu'on ne peut songer à les faire dériver tous d'une souche unique, comparable à un lymphocyte de Vertébré. En nous tenant aux faits, nous devons conclure que les divers amoebocytes naissent d'une façon indépendante, soit des cellules flagellées de la larve, soit des choanocytes de l'Éponge développée. Nous avons vu en toute netteté les éosinophiles apparaître dans la pupe par la transformation immédiate d'une cellule endodermique. Chez les jeunes Éponges, certains choanocytes se transforment sur place en cellules éosinophiles ou en mégacytes et n'émigrent dans le mésenchyme qu'après leur transformation. Comme DENDY et GATENBY,

nous avons vu des choanocytes émigrer dans le mésenchyme en perdant seulement leur collerette et en gardant leur flagelle; ils finissent par le perdre et par se transformer en une sorte d'amoebocyte.

Comment apparaissent les premières cellules germinales et quelles sont leurs relations avec les amoebocytes? Nous reconnaissons que nos recherches ne nous ont pas permis d'être très précis. Une cellule germinale n'est bien définie que par la grosseur de son noyau, la présence de chromidies autour de lui, ou bien l'existence d'un stade mitotique dans un cytoplasme très réduit. Les premières cellules germinales à chromidies se voient dans les très jeunes Éponges (0^{mm}6). Elles peuvent dériver d'amoebocytes hyalins à gros noyau (archéocytes) que l'on trouve déjà dans la pupe. Chez les Éponges plus âgées on revoit des éléments analogues; on observe même des stades de division avec le nombre diploïde. Mais il s'agit là de filiations toujours difficiles à établir. Ce que l'on peut affirmer en tout cas, c'est que ces premiers éléments germinaux n'apparaissent pas à un stade précis de la vie de l'Éponge et qu'ils doivent dériver soit d'anciennes cellules flagellées, soit plus ou moins directement d'une cellule flagellée de la larve, d'un choanocyte de l'adulté ou d'un amoebocyte, sans qu'on puisse relier cette lignée germinale à des blastomères définis des premiers stades larvaires.

MAAS (1893-1900), qui avait reconnu l'apparition précoce des éléments germinaux, disait déjà que la continuité du plasma germinal n'est pas entière. JÖRGENSEN est encore plus affirmatif puisqu'il fait dériver les premières ovogonies des cellules réticulées du tissu conjonctif. BRIEN (1931-1933) ne croit pas davantage à la continuité de la lignée germinale chez les Éponges. HARMS (1926) trouve, au contraire, la théorie de Weissmann confirmée chez les Spongiaires, parce que leur lignée germinale se laisse ramener à la période embryonnaire. Avec JÖRGENSEN et GATENBY, nous croyons voir les cellules germinales se différencier à divers moments de la vie de l'Éponge aux dépens de cellules somatiques (amoebocytes hyalins ou choanocytes). Par conséquent, nous doutons de la continuité du plasma germinal et nous avons tendance à accepter les idées de JÖRGENSEN et de BRIEN.

AUTEURS CITÉS

1931. BRIEN, P., Le Soma et le Germen. (*Ann. et Bull. Soc. roy. des Sciences méd. et nat. Bruxelles.*)
1932. — Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les Spongillidae. *Spongilla lacustris* (L.); *Ephydatia fluviatilis* (L.). (*Arch. Zool. Exp.*, t. LXXIV.)
1899. DELAGE et HÉROUARD, Traité de Zoologie concrète. (*Les Spongiaires, Paris.*)
1890. DENDY, A., Studies on the comparative Anatomy of Sponges. III. On the Anatomy of *Grantia labyrinthica* CARTER and the so-called Family Teichonidae. (*Quart. Journ.*, vol. XXXII.)
1894. — Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. V. Observations of the Structure and Classification of *Calcarea heterocoela*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXXV.)

1915. — Gametogenesis of *Grantia compressa*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LX.)
1934. DUBOSCQ, O. et TUZET, O., Sur le parabasal ou corps de Golgi des Éponges calcaires. (*Arch. Zool. Exp. N. et R.*, t. LXXXVI.)
1926. ERNST, M., Ueber Untergang von Zellen während der normalen Entwicklung bei Wirbeltieren. (*Zeit. für Anat. und Entwicklungsgesch.*, t. LXXIX.)
1919. GATENBY, J. B., The germ-cells, Fertilization and Early Development of *Grantia (Sycon) compressa*. (*Journ. of Lin. Soc.*, vol. XXXIV.)
1920. — Further notes on the oogenesis and fertilization of *Grantia compressa*. (*Journ. Micr. Sc. Londres*.)
1927. — Further notes on the gametogenesis and fertilization of Sponges. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LXXI.)
1929. GATENBY, J. B. and KING, S. B., Note on the nutrient membrane of *Grantia amphiblastula*. (*J. R. Micr. Sc. London*, vol. XLIX.)
1872. HAECKEL, Die Kalkschwämme. (3 vol. Berlin.)
1907. HAMMER, E., Neue Beiträge zur Kenntniss der Histologie und Entwicklung von *Sycon raphanus*. (*Arch. Biont.*, 2.)
1926. HARMS, J. W., Körper und Keimzellen. (Berlin, Springer, éd.)
1924. HENTSCHEL, E., Parazoa. Porifera = Schwämme. (*Handbuch der Zool. von Kükenthal*, p. 321.)
1910. JÖRGENSEN M., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). (*Arch. Zellf.*, Bd. 4.)
1908. KOLLMANN, M., Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. Sc. nat.*, 7^e sér., VIII.)
1893. MAAS, O., Ueber die erste Differenzierung von Generations und Somazellen bei den Spongien. (*Verh. d. deutsch. Zool. Gesellsch.*)
1900. — Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. (*Zeit. wiss. Zool.*, t. LXVII.)
1900. MINCHIN, E. A., Éponges calcaires. La Clathrine coriace. (*Zool. descriptive. Boutan*, ch. V, t. I, Paris-Doin.)
1900. — The Porifera. (*Zoology, R. Lankester, London*.)
1933. POURBAIX, N., Mécanisme de la nutrition chez les Spongillidae. (*Ann. Soc. roy. de Belgique*, t. LXIV.)
1925. PRENANT, M., Observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea* MONT. (*Trav. Station zool. de Wimereux*, t. IX.)
1917. RIO HORTEGA, P. (DEL) et FERRER, F., Contribucion al conocimiento histologico de las esponjas. (*Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid*, t. XVII.)
1908. SCHNEIDER (K. C.), Histologisches Practikum der Tiere. (Iena, 1908.)
1875. SCHULZE, F. E., Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. (*Zeit. wiss. Zool.*, vol. XXV, suppl. 3, p. 248.)
1929. VOLKONSKY, M., Les grains des porocytes et des cellules sphéruleuses de l'ascon *Clathrina coriacea* MONT. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LIV.)
1930. — Éponges calcaires. La cinétide des cellules de *Clathrina coriacea* MONT. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LV.)

LA CREVETTE D'EAU DOUCE, *ATYAEPHYRA DESMARESTI* (MILL.) DANS LES PAYS-BAS

PAR

H. C. REDEKE (Utrecht).

Comme on le sait, M. le Prof^r Paul Pelseneer fut le premier naturaliste qui, en 1886, constatait la présence d'*Atyaephyra* (*Caridina*) *desmaresti* en Belgique. Plus tard, ces Crevettes y sont retrouvées à plusieurs reprises, et, récemment, Lestage (1932) a publié une énumération de toutes les stations belges connues jusqu'à présent. Selon ce savant, *A. desmaresti* conserve encore un sporadisme réel en Belgique, malgré que son habitat soit déjà passablement étendu. Nous irons voir que, *mutatis mutandis*, il en est de même chez nous.

Depuis de longues années déjà, j'ai compilé des notes et des matériaux pour une étude de la distribution et de l'éthologie de ces animaux intéressants. Or, leur rareté actuelle et puis des travaux plus urgents m'ont empêché de compléter mes observations, et parce que, autant que je puisse voir, il ne me sera pas possible de reprendre bientôt mes recherches sur ce point, il me semble utile de publier au moins les résultats des observations que j'ai eu l'occasion de faire jusqu'ici. Et cela surtout, puisqu'ils me semblent bien qualifiés pour corroborer les conclusions de mes collègues belges.

La présence d'*Atyaephyra* en Hollande fut signalée pour la première fois en 1915 par mon ancienne collaboratrice, M^{me} De Lint, dès le commencement de nos recherches hydrobiologiques dans l'Abcoudermeer, près d'Amsterdam. Le 19 novembre elle y obtint, dans un filet à plancton ordinaire, une dizaine d'exemplaires et communiqua sa découverte à la session scientifique de la Société Néerlandaise de Zoologie du 27 novembre suivant. Après quoi, M. le D^r Van der Sleen fit remarquer que lui aussi connaissait les *Atyaephyra*, en ayant capturé de nombreux spécimens dans le Merwedekanaal, près de Nigtevecht, pas loin d'Abcoude.

L'année suivante nous avons examiné méthodiquement l'Abcoudermeer. En été, nous y trouvâmes à plusieurs reprises une quantité assez considérable de

larves, mais pas d'animaux adultes, fait curieux qui, d'ailleurs, fut constaté par divers auteurs qui se sont occupés de la bionomie des *Atyaephyra*. Pour n'en citer qu'un, Joly (1843), dans son admirable mémoire sur la *Caridina desmarestii*, dit (p. 48) :

« Il nous est arrivé souvent de prendre plus de cent *Caridina* d'un seul coup de filet, mais alors il s'en fallait de beaucoup que tous les individus eussent atteint l'âge adulte. Nous avons même remarqué, avec une certaine surprise, la rareté comparative de ces derniers, surtout pendant les mois les plus chauds de l'été. »

Autant que je sache, on n'a pas réussi à trouver une explication plausible pour ce phénomène remarquable.

Enfin, au commencement d'octobre, nous avons retrouvé les adultes en présence des jeunes, non seulement dans l'Abcoudermeer, mais aussi dans le Gein voisin et le Merwedekanaal, et partout en grand nombre.

En même temps, le D^r Romijn, faisant des recherches hydrobiologiques dans les environs de Bois-le-Duc, m'annonça qu'il avait capturé en juillet quelques exemplaires d'*Atyaephyra* dans le Zuidwillemsvaart, le canal qui unit la Meuse limbourgeoise avec la Meuse brabançonne, station intéressante indiquant la route par où les crevettes paraissent être venues en Hollande.

Or, notre attention resta d'abord concentrée sur l'Abcoudermeer et ses environs. L'hiver de 1916-1917 fut sévère, et, au commencement, les *Atyaephyra* se montrèrent rarement. Jusqu'à fin mars, une couche de glace épaisse couvrit les eaux. En décembre 1916 nous avons trouvé encore quelques individus sous la glace, en mars 1917 un seul, en mai six; puis pendant tout l'été ni de larves ni d'adultes ne furent observés. Évidemment, le froid extraordinaire les avait mis en fuite ou peut-être même tués en majeure partie. Enfin, contre toute attente, nous les retrouvâmes en novembre et décembre aux anciennes stations : l'Abcoudermeer, le Gein, et dans un fossé près de Nigtevecht, mais sensiblement moins nombreux que l'année précédente.

Les années suivantes, étant occupé à une étude intensive des eaux saumâtres de la Hollande septentrionale, nous avons pu constater que les *Atyaephyra* manquent absolument dans les milieux mésohalins. Cependant, des pêches sporadiques dans les régions douces ou oligohalines de la Hollande centrale nous les fournissaient de nouveau : l'Abcoudermeer, le Vecht et les Kagerplassen, près de Leyde (¹). Mais le nombre d'exemplaires observés en ces années (1918-1921) fut toujours petit. Finalement, l'hiver de 1921-1922 arriva. Il était extrêmement sévère, et depuis cette période glaciaire, toutes les *Atyaephyra* ont disparu aux stations autrefois si riches. Pendant plusieurs années nous les avons cherchées en

(¹) Dans sa monographie des Kagerplassen, Otto (1927, p. 47) mentionne la présence de nos crevettes dans ces eaux oligohalines en 1920, se référant aux exemplaires de cette provenance, déterminés par le D^r De Man, qui se trouvent actuellement dans les collections du Musée d'Histoire naturelle, à Leyde.

vain, ce qui fit nous craindre que toutes les populations de la Hollande ne fussent exterminées par le froid.

Heureusement, nous les avons retrouvées en automne 1927, dans la Doode Maas, près de Woudrichem (Brabant septentrional), puis en 1932, dans les environs de Gouda et dans le Oude Zederik, près de Gorinchem. Toutes ces localités sont d'importance, en tant qu'elles représentent des stations intermédiaires entre les stations brabançonnaises et la partie centrale de la Hollande, en particulier le Merwedekanaal, qu'on peut regarder comme un prolongement du Zederikkanaal. Il me semble donc très vraisemblable que les *Atyaephyra* venant de la Belgique ont trouvé leur chemin par les canaux indiqués. Elles ont pénétré jusqu'aux régions oligohalines, près d'Amsterdam, et y sont arrêtées par les eaux plus saumâtres, d'une teneur en chlorure trop grande, qui prévalent dans la Hollande septentrionale.

Pour compléter ce coup d'œil sur la distribution d'*Atyaephyra* dans notre pays, il faut ajouter que, malgré des investigations prolongées et intensives, nous ne les avons jamais trouvées dans les provinces orientales, bien que, comme m'écrit le Dr W. Schneider, à Friedrichsfeld, on les ait signalées récemment dans le bassin du Bas-Rhin, aux environs de Rees et de Wesel. Un peu plus tôt, Hertzog (1930) a constaté sa présence en Alsace.

Je me propose ensuite de faire encore quelques remarques supplémentaires sur l'éthologie de nos petits crustacés.

Ce sont surtout les eaux de moindre profondeur qu'habitent les *Atyaephyra*. Nous avons pris les adultes en majorité dans la zone littorale de nos lacs et le long des bords des canaux. Les stades pélagiques des larves se développent au large, mais finissent par gagner aussi les végétations rivéroises. Ici on les trouve de préférence sous le feuillage et parmi les tiges des plantes aquatiques à feuilles flottantes, comme les *Potamogeton*, *Limnanthemum*, *Nuphar* et *Nymphaea*, ou à feuilles submerses, comme *Ceratophyllum* et *Myriophyllum*. Elles évitent évidemment les végétations dures et plus stériles des *Phragmites*, *Typha* et *Sparganium*. Où ces deux types d'association se trouvent entremêlés, comme, par exemple, dans le Gein, on peut étudier aisément la localisation rigoureuse de ces petits crustacés, laquelle dépend largement de leur mode de nourriture.

Comme toutes les Atyides, *Atyaephyra* se nourrit d'algues et d'animaux microscopiques vivant dans la couche vaseuse qui couvre les plantes submergées. En brossant la surface des feuilles et des tiges avec les touffes de poils à l'extrémité de leurs « doigts », ces crustacés se procurent les éléments nutritifs contenus dans la vase.

En examinant une dizaine de spécimens, dont la longueur totale variait de 11 à 27 mm., j'ai trouvé qu'en trois cas le tube digestif était vide. Chez les autres, le contenu de l'intestin se composait de grains argileux et sablonneux mêlés avec des débris d'origine végétale et animale, où les débris ne furent que

rarement reconnaissables. J'y ai observé quelques petits fragments de Cyanophycées (*Merismopaedia* spec., *Dactylococcopsis raphidioides*) et d'algues vertes indéterminables, puis des Chrysomonadines (coques de *Chrysococcus rufescens*, *Trachelomonas* spec.) et très peu de Diatomées. Ça et là des filaments courts d'algues vertes supérieures se montrèrent. Les restes de nature animale étaient encore plus sporadiques. J'ai noté : des Infusoires plus ou moins digérés, des spicules d'une éponge, fragments de valves et de pieds d'un petit crustacé. Pour conclure, il faut mentionner encore de petits corpuscules irréguliers mais solides, de couleur rouge foncé, qui se trouvaient partout éparpillés dans les particules de détritit coagulés, dont il m'a été impossible de découvrir la vraie nature.

Quant à la température, les populations d'*Atyaephyra* néerlandaises sont très eurythermes. Nous avons rencontré des individus vivant à des températures de $\pm 0^\circ$ C., sous une couche de glace d'un centimètre d'épaisseur, jusqu'à 21° C. Or, les pêches les plus abondantes étaient faites en automne, quand la température de l'eau se monte à 5 à 10° . On peut se figurer, d'ailleurs, que ces animaux, d'origine méridionale, deviennent un peu indolents vers l'hiver et sont alors plus faciles à prendre qu'en été.

Chez nous, les *Atyaephyra* sont des organismes proprement dulcicoles, c'est-à-dire qu'ils habitent surtout les eaux douces ou presque douces. Or, leur tolérance de chlorure est assez limitée : comme je l'ai dit plus haut, elles manquent complètement dans les zones mésohalines et ne pénètrent que dans les régions les moins salées et encore presque douces de la zone oligohaline. La teneur en chlorure de l'Abcoudermeer et de son entourage variait, aux mois où nous y trouvâmes les *Atyaephyra*, d'environ 0.1 à 0.6 ‰; le Kagermeer montrait 0.3 ; le Oude Gouwe 0.2 ‰. Les autres stations étaient parfaitement douces.

En certaines localités, *Atyaephyra*, évidemment, est capable de supporter une concentration de sels plus élevée. Lestage (*l. c.*), par exemple, mentionne que Gauthier (1928) l'a trouvée dans les eaux continentales algéro-tunisiennes dont la densité variait de 1.003 à 1.015 . Le même auteur cite encore Le Sénéchal (1888), qui découvrit la Crevette dans les eaux saumâtres du canal de Caen à la mer, et Giltay (1930), qui l'a signalée à Dixmude, dans l'Yser canalisé, et à Zuydschoote, dans le canal de l'Yser à Ypres.

En parlant des particularités du milieu, Le Sénéchal dit que près d'Ouistrehan (c'est-à-dire à l'embouchure du canal!), l'eau avait une teneur en chlorure de sodium de 2 gr. 447 par litre. Ici le canal était donc faiblement mésohalin. Malheureusement, l'auteur n'indique pas précisément la place où il a obtenu ses *Atyaephyra*, mais il fait remarquer que le petit crustacé ne paraît pas commun dans le canal. « Il l'est bien d'avantage », dit-il, « dans les fosses du champ de courses, où l'eau est entièrement douce » (p. 93). Il faut alors conclure qu'aux alentours du canal de Caen à la mer, l'eau saumâtre n'est pas l'habitat favori d'*Atyaephyra*.

Quant à Giltay, des données sur la salinité actuelle de ces stations manquent

dans sa communication brève. Cependant, la distance relativement grande de ses stations de la mer semble indiquer que la teneur en chlorure de ces eaux ne peut être très considérable.

Pour conclure, à mon opinion toutes les observations sur les mœurs d'*Atyaephyra* tendent à montrer qu'elle est à classer parmi les crustacés d'eau douce quelque peu euryhalins qui, comme certains Copépodes et Cladocères, peuvent se maintenir dans un milieu oligohalin, mais qu'on cherchera en vain dans les biotopes purement mésohalins ou même polyhalins, comme le présuppose Lestage.

BIBLIOGRAPHIE

- GAUTHIER, H., 1928, Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Alger (cité après Lestage, 1932).
- GILTAY, L., 1930, Communication. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, IX, année 1929.)
- HERTZOG, L., 1930, Notes sur quelques Crustacés nouveaux pour la plaine d'Alsace (Bas-Rhin). (*Bull. Assoc. Philomat. Alsace-Lorraine*, VII.)
- JOLY, 1843, Études sur les mœurs, le développement et les métamorphoses d'une petite Salicoque d'eau douce (*Caridina desmarestii*), suivies de quelques réflexions sur les métamorphoses des Crustacés Décapodes en général. (*Ann. Sc. nat.* [2], XIX, Zoologie.)
- Le SÉNÉCHAL, R., 1888, Note sur quelques animaux recueillis dans le canal de Caen à la mer. (*Bull. Soc. Linn. Normandie* [4], I, année 1886-1887.)
- LESTAGE, J.-A., 1932, Notes de limnobiologie. I. L'habitat en Belgique de *Atyaephyra desmaresti* Mill. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, LXII, année 1931.)
- OTTO, J.-P., 1927, Een oecologische studie van de fauna der Kagerplassen en omgevende wateren. (*Acad. Proefschr.*, Leiden.)
-

LA ZOOGÉOGRAPHIE EXPÉRIMENTALE DANS SES RAPPORTS AVEC LA GÉNÉTIQUE

PAR

Arnold PICTET (Genève).

Avec les planches I à III.

La position des races dans la distribution géographique des espèces est l'élément essentiel qui conditionne la variabilité de celles-ci. Les conditions extérieures et les conformations topographiques interviennent pour localiser cette variabilité.

A ce point de vue, le problème de la formation de nouvelles formes se ramène donc aux possibilités de rapprochement et de mélange des races entre elles ou avec le type de l'espèce.

L'éloignement et la séparation géographiques, les barrières topographiques, les différences d'altitude et de climat, les différences de flores, c'est-à-dire *les facteurs de la distribution en aires discontinues*, sont les conditions qui peuvent s'opposer à ces mélanges; tandis que les éléments qui délimitent la distribution en *aires continues* (succession de plaines, vallées de communication entre deux régions, etc.) les facilitent. Cependant, dans ce cas, l'augmentation du taux de variabilité héréditaire de l'espèce dépendra de la constitution génotypique des races se rencontrant; il est, en effet, essentiel que celles-ci soient de constitutions chromosomiques pouvant se combiner, pour que le mélange crée de nouvelles formes héréditaires au sein de l'espèce. Bien entendu, les conditions extérieures interviendront comme agent de sélection.

Ce sont ces phénomènes d'hybridation de races en rapport avec la distribution géographique, les séparations topographiques, la nature du sol et de la végétation des habitats, que nous nous sommes appliqué à étudier depuis plusieurs années, par des recherches expérimentales sur des Lépidoptères.

Notre méthode a consisté à croiser diverses races prises dans des localités différentes : 1° Stations voisines communiquant librement; 2° Stations voisines séparées topographiquement, mais dont les habitats peuvent communiquer dans certaines conditions particulières; 3° Stations éloignées, sans communication pos-

sible. Les rapprochements, impossibles à l'état naturel, nous les avons réalisés en laboratoire; ces recherches nous renseignent alors sur les résultats qui se produiraient dans les cas d'une rencontre fortuite. Les croisements entre races pouvant se mélanger librement nous renseignent sur la composition des nouvelles populations qui se créent de cette façon.

Si la constitution génotypique des races en mélange est le facteur primordial de la création de nouveaux génotypes dans le cadre spécifique et de la formation de nouvelles populations, il ne faut toutefois pas mésestimer les diverses formes de l'action de l'ambiance, qui interviennent comme *agents de contrôle* (*agents de limitation*) de la *génétique de ces populations*. Aussi ne sera-t-il pas superflu, au début de ce Mémoire, de marquer l'existence et l'influence de quelques-uns de ces agents.

CHAPITRE PREMIER

LA POSITION DES RACES DANS LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES.

LES FACTEURS QUI CONTROLENT LA GENETIQUE DES POPULATIONS

VARIATION INDIVIDUELLE ET VARIATION PERMANENTE

La distribution géographique des espèces est continue ou discontinue, en répartition horizontale ou verticale. Dans une localité donnée, l'espèce peut être représentée par ses races géographiques, qui peuvent être des génovariations ou des somations.

Les caractères par lesquels se distinguent les *somations* chez les insectes sont le plus souvent des altérations du dessin ou de la couleur produites par une action extérieure sur le soma de l'organisme. Les cellules germinatives n'étant pas atteintes généralement par ces influences, il en résulte que les caractères distinctifs des somations ne sont pas transmissibles par hérédité et qu'ils disparaissent dans la descendance aussitôt que cessent les influences particulières qui les ont créées.

Dès lors, lorsque des somations feront partie des formes d'une espèce, leur présence dans la répartition de cette espèce n'aura qu'un caractère temporaire, sans influence sur la composition permanente des populations.

Prenons un exemple parmi les Lépidoptères, puisque c'est de ces insectes que nous nous occuperons principalement dans cette étude : *Lasiocampa quercus* L. est représenté dans certaines régions par deux races : *alpina* Frey et *roboris* Schrk. *Roboris* est une somation sur le versant septentrional des Alpes, en Valais, et une génovariation sur le versant méridional; *alpina* est une génovariation sur

les deux versants. On conçoit parfaitement que la composition de l'espèce dans la région, jugée sur une période de plusieurs années, ne sera pas la même sur chaque versant.

Au contraire, les races génétiques, ou *génovariations*, sont seules héréditaires, leurs caractéristiques étant régies par des facteurs d'hérédité logés dans les chromosomes et faisant partie intégrante du patrimoine héréditaire transmissible dans la descendance, quelles que soient les influences extérieures qui pourraient se présenter. Caractérisées par la constance de leurs gènes, les *génovariations* sont les seuls éléments de formation de populations stables et constantes.

Exemple : *Maniola gorge* Esp. et ses deux *génovariations* *triopes* Sp. et *fuorni* Pict. Dans les Grisons, *gorge* peut être absolument isolée des deux autres types; dans d'autres localités (ainsi au Parc National Suisse), *triopes* et *fuorni* forment parfois des populations indépendantes. *Erynis* Esp. est une somation de *gorge*; on la rencontre de-ci de-là dans les stations, mais sa présence ne modifie en aucune façon les proportions numériques entre les autres composants.

La variation individuelle (par somations) et la variation permanente (par *génovariations*) sont les deux éléments de la composition des populations; seul le dernier joue un rôle permanent.

STATIONS SEPARÉES, SANS COMMUNICATION POSSIBLE

Dans leur répartition géographique, les espèces et leurs races peuvent être en stations éloignées, sans communication entre elles, ou en stations rapprochées, de manière à permettre certaines possibilités de rencontre.

Dans les cas de grandes séparations géographiques (continents, îles, etc.), les races géographiques sont indépendantes et ont tendance à rester stables, sans subir de modification en raison de leur séparation des autres races et de l'espèce elle-même. Leur isolement est le facteur de leur stabilisation.

De multiples exemples peuvent être signalés parmi les animaux et les végétaux. Ainsi parmi les Lépidoptères : *Lasiocampa quercus* L. et ses races *sicula* Stgr. de Sicile, *callunae* Palm. d'Écosse, *catalaunica* Stgr. de la Catalogne, *lapponica* Fuchs de Laponie, *russica* Grünb. de Russie, *dalmatina* de Dalmatie, qui constituent des unités immuables, parce que ne pouvant s'unir respectivement qu'entre elles. L'élevage des quatre premières races jusqu'à six générations successives démontre leur constance.

Dans les cas de séparation plus rapprochée (un pays de plaine, une vallée, un même plateau, etc.), les deux conditions peuvent se présenter : isolément et possibilité de rencontre. Cela dépend des conditions locales du terrain et de la flore, la réunion étant plus souvent réalisée dans un pays de plaine que dans une région montagneuse, fréquemment coupée de vallées, de contreforts, de sommets, qui sont autant de conditions de séparation. Ainsi, en France septentrionale et en Allemagne, pays de plaines, se trouvent *Lasiocampa quercus* L. type

et sa race *spartii* Hbn.; bien qu'isolés géographiquement, le type et sa race se sont rencontrés en une région pour former une population mixte. Par contre, le type *quercus*, de plaine, et sa race *alpina* Frey, d'altitudes supérieures, bien que vivant dans des localités horizontalement voisines, ne peuvent possiblement se rencontrer.

Ces exemples nous amènent à considérer les causes qui délimitent la continuité et la discontinuité des aires de dispersion. L'aire de dispersion des organismes des prairies ne sera continue que pour autant que les prairies se succèdent (*Lasiocampa quercus* et *spartii*). Mais dans les régions alpines, les prairies s'étagent sur le flanc des montagnes; l'élément altitude intervient alors comme facteur de séparation. Plus haut, la prairie alpine fait place à l'alpage, dont la flore est passablement différente. Une des différences importantes entre prairie et alpage jouant un rôle dans la formation des populations réside dans le fait que la première est annuellement fauchée et pâturée, tandis que la seconde n'est que pâturée. Plus haut, l'intervention humaine n'exerce plus son action; plus haut encore, l'alpage fait place aux rocailles, puis au cônes d'éboulis, enfin aux plus hauts sommets. Sur des espaces relativement restreints les aires deviennent discontinues.

LE RÔLE DE L'ALTITUDE COMME FACTEUR DE SÉPARATION

Ces étages successifs sont aussi des facteurs puissants de la localisation des populations. Il faut bien retenir le rôle que joue l'altitude comme élément de séparation, car la plupart des insectes ne peuvent vivre que dans des limites d'altitude déterminées. Il en est de même de beaucoup d'autres animaux et des végétaux. L'exemple de *Lasiocampa quercus* et de sa race *alpina* illustre bien ce principe. *Quercus* vivant entre 300 et 600 m. d'altitude et *alpina* au-dessus de 1,200 m., la séparation verticale n'est pas grande; mais, entre une station à 600 m. et une autre à 1,200 m., la distance horizontale est trop coupée de régions inaccessibles (succession de vallées, contreforts, sommets, glaciers, etc.) pour permettre une réunion entre l'espèce et sa race.

Ainsi les séparations topographiques des régions montagneuses sont parmi les plus importantes pour conditionner la localisation des faunes et en empêcher le mélange, même d'une station à une autre extrêmement rapprochée.

Le type de ce genre de séparation à courte distance est réalisé par la disposition des vallées en cul-de-sac (fig. 1 à 4), si caractéristiques de la structure alpine et qui nous ont fourni un champ intéressant d'observations au Parc National Suisse.

Ces vallées sont fermées sur trois côtés par de hauts sommets, à 2,800-3,000 mètres, reliés par des arêtes rocheuses, à 2,600-2,800 m., qui sont des barrages que fort peu de Lépidoptères peuvent franchir. A leur base, ces vallées sont fermées par une épaisse forêt, pouvant atteindre 2 kilomètres de profondeur,



FIG. 1. — Exemple d'une vallée fermée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)



FIG. 2. — Fermeture d'une vallée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)

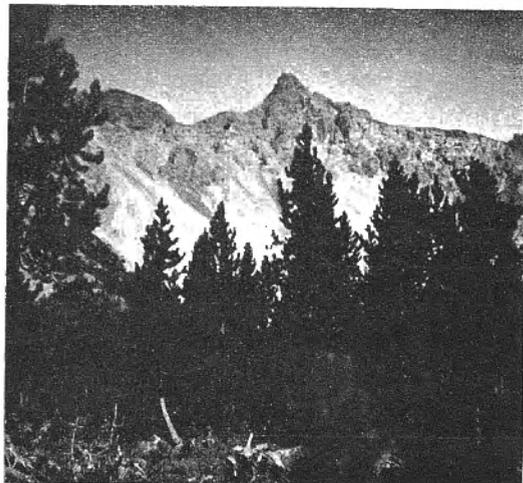


FIG. 4. — Forêt de base d'une vallée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)



FIG. 3. — Les divers étages d'une vallée en cul-de-sac (Parc National Suisse), montrant les terrains successifs de localisation des populations selon l'altitude.

obstacle également infranchissable. Elles se composent de divers étages successifs, une prairie de base, des mammelons rocaillieux à végétation aride, une cuvette de fond surmontée de cônes d'éboulis, puis les arêtes de fermeture. Chacun de ces étages constitue un emplacement propice à la localisation, selon l'altitude, de diverses populations, lesquelles, en raison de leur isolement, sont constantes. Le passage d'un génotype d'une vallée dans l'autre devient alors difficile.

Un autre type de séparation à faible distance est encore réalisé par la présence d'une profonde vallée. Une vallée constitue un barrage d'altitude tout autant que des arêtes, en raison de la limitation du vol des Lépidoptères. Dans les Alpes du versant gauche de la vallée de l'Inn, à 1,800 m., on rencontre la race *Maniola pitho* Hb.; à la même altitude, sur le versant de la rive droite, vit le type *Maniola pronoe* Esp. La distance entre les deux versants est d'environ

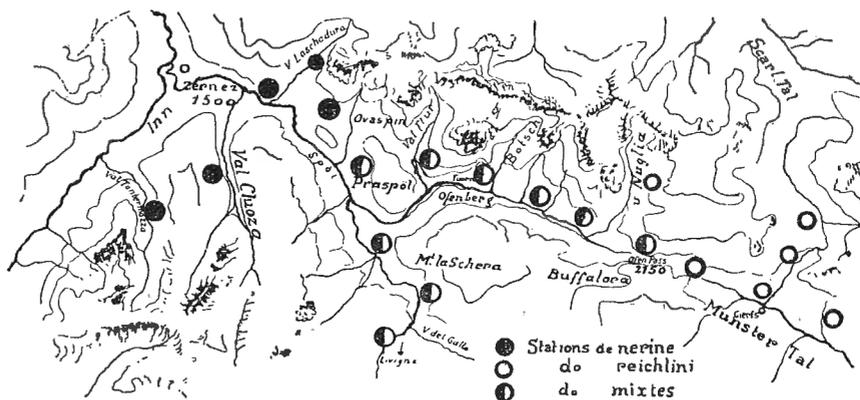


FIG. 5. — Zone de contact formée par la rencontre de deux races se déplaçant sur leur voie de communication. (Parc National Suisse.)

40 kilomètres et la vallée de l'Inn est un obstacle infranchissable, vu sa trop basse altitude (1,400 m.). Néanmoins, dans deux stations de la rive gauche se trouvent deux îlots de *pronoe*. Nous avons là l'exemple d'un *passage fortuit* dont est résultée la formation d'une population stable et autonome.

Toutefois, dans d'autres cas, le passage fortuit ne s'est pas réalisé. Ainsi les stations de *Maniola glacialis* Esp. et de sa race *alecto* Hb., au Parc National Suisse, qui sont toujours supérieures à 2,400 m., sont séparées par une vallée à 2,100 m. et distantes de 3 à 4 kilomètres à peine. Malgré cette faible distance, les deux races sont restées complètement séparées.

STATIONS VOISINES COMMUNIQUANT LIBREMENT

Enfin, il ne faut pas oublier les cas, extrêmement nombreux, où aucun obstacle n'existe pour entraver la réunion et le mélange des faunes.

Nous avons signalé les prairies qui se succèdent et qui permettent la formation d'aires continues sur de grandes distances. De même, certaines dispositions

topographiques de la région alpine sont propices à des rencontres. Ainsi une longue vallée, sans issues latérales, qui devient alors une voie de communication.

Un exemple en est fourni par la disposition de la vallée de l'Ofen, au Parc National Suisse, qui réunit deux régions (fig. 5 et 6). A l'Ouest de cette vallée se trouvent les stations de *Maniola nerine* Fr.; à l'Est, celles de sa race *reichlini* H. S. *Nerine* s'est déplacé vers l'Orient et *reichlini* vers l'Occident; il s'est ainsi formé une zone de contact, sur laquelle les stations sont mixtes et les unions se font librement. On concevra aisément d'autres exemples de même nature.



FIG. 6. — Voie de communication reliant les populations de *Maniola nerine* et de sa race *reichlini*, ainsi que d'autres populations. (Val Münster, frontière méridionale du Parc National Suisse.)

ROLE DE LA FLORE; SURPEUPLEMENT

La plupart des insectes sont dépendants, dans une mesure extrêmement étroite, de la végétation, qui joue aussi un rôle de premier plan dans la répartition des faunes. Et comme, en définitive, il arrive que l'Homme, dans ses exploitations agricoles et forestières, régisse parfois les conditions de la flore, l'intervention humaine peut devenir également un facteur à considérer. On sait d'ailleurs que dans le voisinage des villes, la faune a un aspect bien différent de ce qu'elle est en campagne. Mais on a peu de données sur le rôle des cultures comme modificateur de faunes.

En outre, se rattachant en une certaine mesure au rôle de la flore, le surpeuplement d'une station, qui provient d'un déséquilibre entre le nombre des

organismes et celui de leurs parasites, mais aussi de la luxuriance de la végétation, est un facteur puissant de migrations; de même la disparition, d'une localité, de la plante nourricière d'une espèce.

Un exemple frappant d'une migration de population de Lépidoptères en raison de l'action simultanée de ces deux facteurs, surpeuplement et disparition de la plante nourricière, a été observé durant plusieurs générations au Parc National Suisse avec *Zygaena exulans* Hoehen (PICTET 16). Il faut savoir qu'au Parc National Suisse toute intervention humaine, agricole, forestière ou autre, a été supprimée depuis 1913; la nature y poursuit seule ses évolutions.

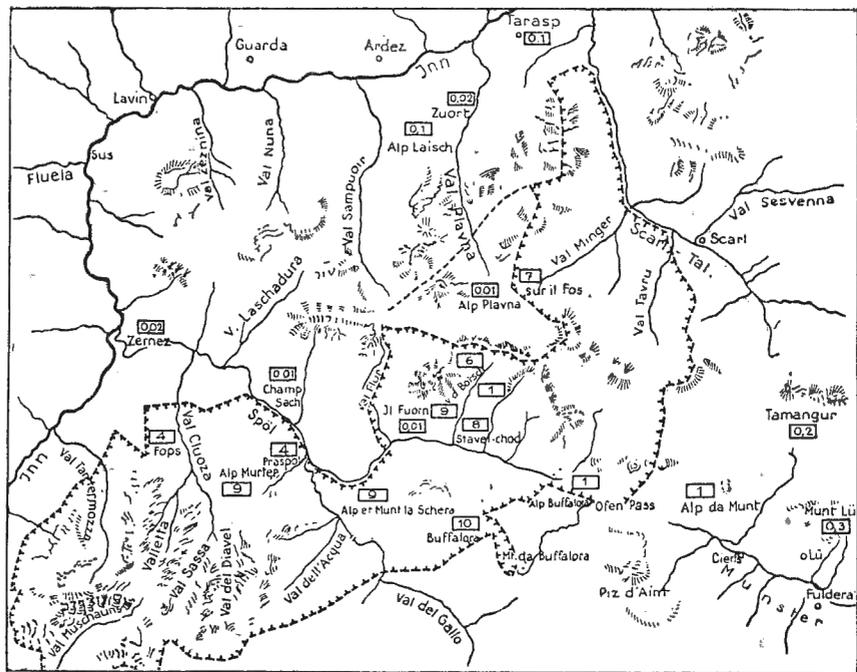


FIG. 7. — Concentration numérique de *Zygaena exulans* dans les prairies non exploitées du Parc National Suisse (cycle de luxuriance des prairies), comparativement aux prairies exploitées. (Moyennes des dénombrements d'individus sur des surfaces de 10 mètres de côté, dix individus comptés étant ramenés à l'unité.)

Les premiers résultats de la cessation de l'exploitation n'ont pas tardé à se faire sentir dans diverses directions sur l'équilibre des flores et des faunes, notamment dans la tenue des prairies. Celles-ci, n'étant plus fauchées ni pâturées, n'ont pas tardé à prendre l'aspect de la brousse. Dès les premières années de ce régime, en effet, les chaumes, restés debout, ont persisté sous cette forme jusqu'au printemps suivant; à la fonte des neiges, ont poussé au milieu de ces chaumes, avec une nouvelle génération de Graminées, diverses plantes sauvages que la faux, habituellement, empêche de croître. La prairie subit ainsi un premier cycle de transformation, se prolongeant quelques années, qui se traduit par une luxuriance de végétation (fig. 8).

Après quoi, les ouragans et la neige ayant couché cette épaisse végétation

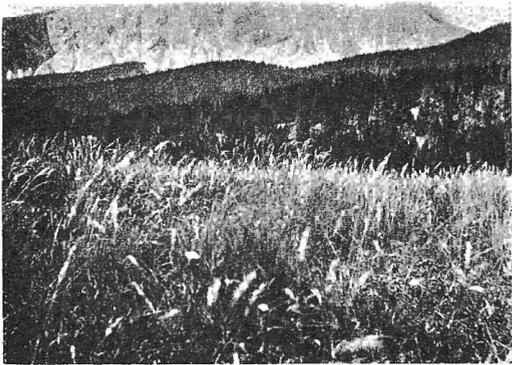


FIG. 8.
Premier cycle : luxuriance de végétation.

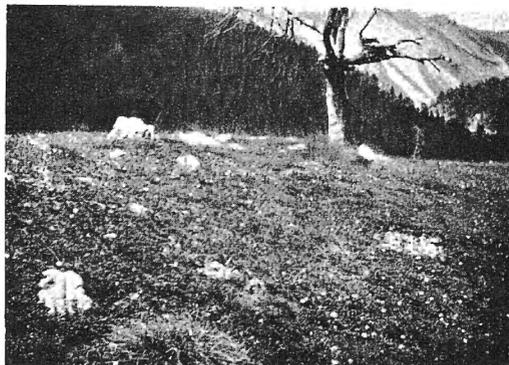


FIG. 11. — La prairie en partie désagrégée :
disparition des Graminées et autres plantes
établies au cycle de luxuriance.



FIG. 9. — Les chaumes, qui ne sont plus
fauchés ni pâturés, restent debout.

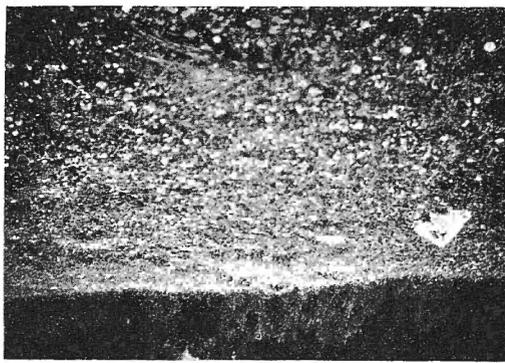


FIG. 12. — Cycle de reconstruction de la prairie
sur de nouvelles bases, par apport de semen-
ces venant d'ailleurs : formation de nouvelles
populations de Papillons et d'autres insectes.

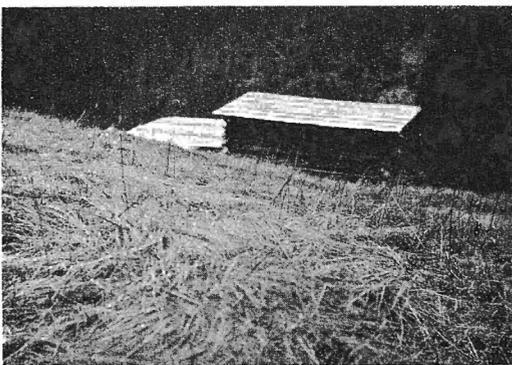


FIG. 10. — Feutre de chaumes recouvrant le sol :
début du cycle de désagrégation de la prairie.

FIGURES 8 A 12.

TRANSFORMATIONS SUCCESSIVES
D'UNE PRAIRIE NON EXPLOITÉE
AU
PARC NATIONAL SUISSE
(VAL DA STAVELCHOD)

sur le sol, celui-ci se trouve, en définitive, couvert d'un feutre de chaume de plusieurs centimètres d'épaisseur, dont l'action est d'étouffer rapidement toute vie végétale sous-jacente. En sorte que ce feutre, après sa décomposition, laisse le sol presque complètement à nu. C'est le *cycle de désagrégation de la prairie* (fig. 9, 10 et 11).

Enfin, la prairie une fois dénudée, mais recouverte d'un bienfaisant humus, constitue un terrain propice à la germination de toutes semences pouvant être amenées du voisinage par le vent ou les Oiseaux. C'est le *cycle de reconstruction de la prairie sur de nouvelles bases* (fig. 12).

Bien entendu, les populations d'insectes de ces prairies subissent des modifications qui sont en relation avec ces trois cycles successifs. Voici ce que nous avons observé en ce qui concerne *Zygaena exulans* et d'autres espèces :

1. *Cycle de luxuriance de végétation (1920-1923)*. — Augmentation considérable du nombre des *Z. exulans* sur les prairies du Parc National Suisse, comparativement à celles situées à ses confins et régulièrement exploitées. Nous dénombrons jusqu'à 24 individus par mètre carré (moyenne totale de 6 par mètre carré, contre 0.01 par mètre carré dans les prairies cultivées (fig. 7). Il convient de remarquer que le fauchage des foins se fait généralement à l'époque où *Zygaena exulans* vit comme chenille adulte, ce qui entraîne une forte mortalité. Au Parc National cette destruction faisant défaut, il faut voir là une des causes de l'augmentation du nombre des individus.

2. *Cycle de désagrégation (1924-1927)*. — La plante nourricière de *Zygaena exulans* ayant été anéantie, l'espèce émigre dans une région voisine, où la plante nourricière est rare et où elle doit s'adapter à une plante inhabituelle; d'où élimination. Beaucoup d'autres insectes disparaissent également des prairies en désagrégation.

3. *Cycle de reconstruction (1928-1932)*. — La plante nourricière de *Zygaena exulans* ne faisant pas partie de la nouvelle population végétale des prairies, l'espèce finit par disparaître de la localité. Par contre, la formation d'une nouvelle flore a permis l'établissement d'espèces qui n'existaient pas auparavant dans ces prairies : *Charaeas graminis* Steph., avec le retour des Graminées; *Nemophila plantaginis* L. (forte augmentation numérique), avec la formation d'une colonie abondante de *Taraxacum*; *Malacosoma alpicola*, consécutivement à l'introduction du Plantain lancéolé alpestre, etc. Les deux premières années, en raison de l'absence des parasites spécifiques, les espèces nouvellement établies prennent un développement numérique considérable. (*M. alpicola*, jusqu'à dix nids de chenilles sur une surface de 10 mètres carrés, sur toute l'étendue de la prairie). Mais dans la suite, un équilibre normal se rétablit par l'arrivée des parasites.

Ajoutons que, durant le cycle de désagrégation, la plupart des insectes ayant disparu des prairies, il ne s'en trouve plus assez, au début du cycle suivant, pour le transport du pollen des nouvelles plantes, en sorte que certaines de celles-ci ne peuvent procréer, par exemple l'Edelweiss.

LE ROLE DE LA SELECTION

Ce petit exemple montre qu'il ne suffit pas que des individus pénètrent dans une nouvelle station pour qu'ils puissent nécessairement y faire souche. A côté des conditions topographiques qui contrôlent la génétique des populations, l'adaptation et la sélection qui en est le résultat, en sont également des agents de régularisation.

Au Parc National Suisse, les conditions d'adaptation et de sélection ont été dépendantes de circonstances spéciales. Toutefois, des phénomènes d'origine naturelle, même dans les régions qui sont sous la dépendance de la culture agricole, n'ont pas forcément des résultats différents de ceux que nous venons de signaler. Que ce soit par une cause fortuite ou par suite de conditions normales que les organismes se transportent dans une autre station, ils subissent les aléas de cette station de la même façon qu'au Parc National Suisse. Cela entraîne, dans un cas comme dans l'autre, le *besoin d'adaptation*, dès que le nouvel habitat présente un caractère différent.

Or, ce besoin d'adaptation entraîne des conséquences extrêmement variées, et si, dans bien des cas, les émigrants ne souffrent pas ou fort peu des conditions nouvelles, il faut reconnaître que, d'une façon générale, la migration dans une localité se traduit par une sélection dont les effets se font déjà sentir à la génération qui suit la migration, c'est-à-dire la génération hybride.

Le besoin d'adaptation est le frein qui conditionne la possibilité de création de nouvelles formes génétiques dans le cadre spécifique.

LE ROLE DE L'HYBRIDATION

Bien entendu, le résultat saillant de la pénétration d'une race dans une station où l'espèce est représentée par une autre race sera d'augmenter le taux de variabilité héréditaire de la population qui reçoit la race étrangère et d'en faire une *population hybridée*, pour peu que les deux races qui se mélangent soient de constitutions chromosomiques pouvant se combiner.

Par exemple, au Parc National Suisse, *Argynnis pales* est représenté par quatre génotypes: *pales* Schiff, *napaea* Hb., *arsilache* Esp. et *mediofasciata* Schul. Dans l'une des vallées en cul-de-sac nous n'avons rencontré, de 1920 à 1923, que les deux premières formes, à l'exclusion des deux autres; d'où population dimorphe. Mais, à partir de 1926, nous avons constaté la présence de *arsilache* et de *mediofasciata*, population devenue tétramorphe. Même observation pour d'autres espèces, population monomorphe devenue dimorphe.

Toutefois le mélange entre individus de deux races implique la notion de croisements, de formation d'hybrides, de ségrégation de caractères dans la descendance. Et c'est maintenant que nous entrevoyons un nouveau facteur du contrôle de la formation des populations: *les degrés de fertilité des hybrides et de viabilité de leur descendance.*

La question importante, dans le domaine qui nous occupe, ne réside pas seulement dans le degré de variabilité des populations sous l'effet des mélanges, mais beaucoup plus dans la *persistance d'une fertilité et d'une vitalité suffisantes* pour assurer la survie de la population nouvellement créée. S'il est hors de doute que ces deux éléments de survie sont à un taux normal dans la plupart des cas de races voisines se rencontrant librement et annuellement, il n'est pas certain qu'il en serait ainsi lorsque les deux races sont séparées par des conditions géographiques ayant motivé leur isolement depuis des temps anciens, à supposer qu'une cause fortuite en amena la réunion.

Disons encore que parmi les facteurs qui contrôlent la génétique des populations, le parasitisme peut intervenir pour une part, ainsi que le hasard.

RESUME DU CHAPITRE PREMIER

Les races génétiques qui sont amenées à se rencontrer dans une station s'y croisent et constituent des populations hybridées.

Ces populations s'établissent selon les règles mendéliennes, ainsi qu'il ressort des recherches faites en laboratoire.

Toutefois, à l'état naturel, la génétique de ces populations est sous le contrôle d'un certain nombre de facteurs d'ordre factoriel, géographique, topographique, biologique, floristique, auxquels s'ajoutent le parasitisme, le hasard et l'intervention humaine.

Dans le chapitre II, tout en précisant encore le rôle important joué par les localisations topographiques, nous analyserons, à la lumière de nos nouvelles recherches, les motifs essentiels du contrôle de la génétique des populations : les *degrés de fertilité des hybrides et de viabilité de leur descendance*.

CHAPITRE II

RECHERCHES DE ZOOGEOGRAPHIE EXPERIMENTALE

A. — LES MELANGES DE RACES DU POINT DE VUE DE L'HEREDITE DE LA VARIATION DES POPULATIONS (RESUME)

Nos recherches sur la variation des populations hybridées ayant été publiées par ailleurs (PICTET, 18), nous nous bornerons à en résumer les principaux résultats.

La composition des populations peut subir deux sortes de modifications, suivant qu'elles se trouvent dans une station ouverte ou dans une station close. Dans le premier cas il y a instabilité et l'on ne peut guère établir de règles. Dans le second cas il y a stabilité; les populations restent constantes en raison de leur isolement.

Cependant, malgré les fermetures topographiques, certaines possibilités de pénétration d'éléments étrangers peuvent se produire; nous en avons enregistré plusieurs au Parc National Suisse. Les populations qui reçoivent ces éléments se modifient alors selon des règles positives qui sont les suivantes :

Les races génétiques qui pénètrent dans une station déjà habitée par une autre race augmentent le taux de variabilité de la population dans laquelle se fait l'immigration.

L'hybride qui résulte de la rencontre de ces deux races peut être phénotypiquement semblable à l'une d'elles. Dans ce cas la population devient dimorphe : 1° la race dominante et l'hybride qui lui est semblable; 2° la race récessive. Si nous désignons par RR et *rr* les deux races en mélange, et que ce soit R qui vienne dans la station de *r*, la population sera composée, la première année, des individus de (RR, R*r*) et de *rr* dans des proportions quelconques; la seconde année (les Lépidoptères étudiés ont une génération annuelle) apparaîtra une plus forte proportion des homozygotes. Au bout de quelques années, la population finit par s'établir selon les proportions mendéliennes monohybrides, soit 3 (RR, R*r*) : 1 *rr*. Ce cas a été réalisé au Parc National Suisse par *Maniola nerine-reichlini*, contrôlé par statistiques numériques sur le terrain durant plusieurs années; par *Nemeophila plantaginis*, contrôlé par des croisements, et par *Lasiocampa quercus*, également contrôlé expérimentalement (PICTET 15, 17 et 21). Dans ces cas il n'y a pas création d'une nouvelle forme dans le cadre de l'espèce.

Mais l'hybride peut revêtir des caractères différents de ceux des deux races dont il provient. Dans ce cas, il y a formation, dès la première immigration, d'une population trimorphe, RR, R*r* et *rr*; il y a création d'une nouvelle forme constante, R*r*, qui restera indéfiniment sous sa forme hétérozygote. La population s'établit également selon les proportions mendéliennes. Cela ressort de nos recherches de croisement avec la race tyrolienne de *Nemeophila plantaginis*. Cas également réalisé par *Maniola gorge-triopes-fuorni* (PICTET 20).

Lorsque les deux races en mélange diffèrent, chacune, par deux couples de caractères; leur rencontre, après deux années, crée une population tétramorphe. Ainsi *Argynnis pales* et sa race *napaea* étaient isolées respectivement en populations monomorphes; leur rencontre dans l'une des vallées en cul-de-sac y a produit deux génovariations : *arsilache* et *mediofasciata*, qui n'y étaient pas avant la rencontre. Même résultat consécutif à la réunion de *Maniola cassiope* et de sa race *valesiaca*, qui ont produit, en outre d'elles-mêmes, deux génovariations: *nelamus* et *mnemon*, qui n'étaient pas présentes auparavant dans la localité.

Il est intéressant de noter que parmi les espèces que nous avons étudiées, l'immigré appartient toujours à la race dominante (¹). C'est en conséquence la race émigrante (dominante) qui devient l'hétérozygote, porteur des facteurs d'hérédité des deux autres génotypes dont il provient.

(¹) Nous ignorons si ce principe est général.

Nous avons dit qu'à la suite des mélanges, les populations s'établissent selon les proportions mendéliennes. Il convient toutefois de préciser que c'est selon des proportions mendéliennes modifiées en raison de la localisation topographique et en raison du fait que la pénétration de l'hybride se renouvelle chaque année.

L'hétérozygote pénètre donc dans une population déjà établie, composée de RR, *rr* et R*r*; il y apporte ainsi, chaque année, son unité en supplément. En sorte que, en définitive, l'état de composition de la population s'établira comme suit :

	RR	<i>rr</i>	R <i>r</i>
Population de fond, déjà établie	1	1	2
Pénétration d'immigrés annuels hétérozygotes, soit F ₁ du croisement RR × <i>rr</i>	0	0	4
Population globale... ..	1	1	6

c'est-à-dire, si R*r* est phénotypiquement semblable à RR, la proportion de 7(RR, R*r*) : 1 *rr*.

Or, nous avons pu contrôler cette proportion de 7 : 1, chaque année, dans trois stations closes, pour trois espèces. Dans le cas de *Maniola nerine*, nos dénombrements d'individus ont établi que les proportions numériques des populations mixtes étaient de 7 *nerine* : 1 *reichlini*.

Au Parc National Suisse, nous avons encore identifié un cas de mélange particulier, dont les résultats présentent quelque différence avec les précédents. RR est localisé à 1,700 m., *rr* à 2.700 m.; leur rencontre est impossible; seulement, elle a dû s'opérer au moins une fois fortuitement, à en juger par la présence de leur hybride en station constante à 2,200 m.; RR et *rr* ne sont pas viables à 2,200 m. En sorte qu'il ne se crée pas de cette façon une population mixte, mais trois populations monomorphes séparées qui restent localisées à leur altitude respective. C'est le cas de la race hybride tyrolienne de *Nemeophila plantaginis*, au sujet de laquelle nous reviendrons.

Les races en mélange n'ayant pas toujours la même aptitude d'élévation par le vol, il en résulte qu'elles ont tendance, après leur mélange, à se localiser à des altitudes différentes de la même station. Dans l'ensemble des espèces étudiées, nous avons remarqué que c'est l'hybride qui s'élève le plus aisément vers les sommets.

Actuellement, nous étudions un autre cas de transformation de populations par l'immigration d'un hétérozygote dans une station où se trouve déjà un autre hétérozygote.

L'hybride tyrolien de *Nemeophila plantaginis*, dont nous avons déjà parlé (et que nous avons dû désigner par Aa, parce que cette forme n'est pas cataloguée dans la systématique), est établi en permanence dans l'une des vallées en cul-de-sac, où il forme une population monohybride. Il y a quatre ans, nous avons constaté la pénétration dans cette vallée d'une autre race monohybride de cette espèce, que nous désignons, pour la même raison, par Bb et dont l'habitat se trouve dans une région quelque peu distante, où il forme également une popu-

lation monohybride. Évidemment, la rencontre de ces deux monohybrides doit créer un dihybride et augmenter le nombre des formes composant la nouvelle population, par production de nouveaux types de ségrégation. Jusqu'à présent, les résultats de nos croisements, ainsi que nos dénombrements d'individus dans la vallée de rencontre, tendent à confirmer cette création d'un dihybride par la rencontre de deux monohybrides, et ses conséquences pour l'augmentation des formes de la population ⁽¹⁾.

B. — LES MELANGES DE RACES DU POINT DE VUE DES DEGRES
DE FERTILITE ET DE VIABILITE DES POPULATIONS

Situation géographique des régions dont les populations ont servi de base
à ces travaux.

Un certain nombre de races de Papillons de régions fort différentes (îles, pays divers, plaine, montagne, Alpes, etc.) ont été utilisées pour ces recherches. Voici la définition et la situation géographique de ces régions.

LOCALITÉS DE *Nemeophila plantaginis* L.

Ce Papillon est très répandu dans les Alpes et le Jura suisses, où il est représenté par des races constantes et bien différenciées. Nous avons déterminé la constitution génétique de ces races dans six localités différentes :

- I. — La Faucille (Jura gessien), aux environs de Genève, alt. 1.250 m. L'espèce y est représentée par une forte race, aux couleurs vives, constante, ainsi qu'en témoigne son élevage durant trois générations. (Pl. I, fig. 1.)
- II. — Les Pitons (mont Salève, Haute-Savoie), aux environs de Genève, alt. 1.300 m. L'espèce y est représentée par une autre race, un peu différente de la précédente, également constante. (Pl. I, fig. 2.)
- III. — Jörflesspass (massif de la Fluela, versant *rive gauche* de la vallée de l'Inn, canton des Grisons, Suisse orientale), alt. 2.400 m. Race particulière, constante. (Pl. I, fig. 3.)
- IV. — Parc National Suisse (Engadine, canton des Grisons, versant *rive droite* de la vallée de l'Inn). Trois stations locales : Tamangur, 1.900 m., val del Botsch, 2.000 m., val da Stavelochod, 2.100 m. L'espèce y est représentée par la race particulière du P.N.S., race d'origine méridionale. (Pl. I, fig. 4.)
- V. — Cierfs (vallée de Münster, versant méridional des Grisons, conduisant au Tyrol méridional, Haut-Adige). Race constante homozygote (PICTET, 13), dont l'altitude de vol ne dépasse pas 1.700 m. (Pl. I, fig. 5.)
- VI. — Hautes altitudes de la région du P.N.S., 2.500-2.700 m. Petite race homozygote récessive par rapport à la précédente, à fond et dessins décolorés (race nouvelle pour la systématique). (Pl. I, fig. 7.)

⁽¹⁾ DELCOURT (3) a fait une étude très approfondie de l'éthologie et de la morphologie comparées de la *Notonecta* dans divers habitats. Il est intéressant de comparer ses résultats avec les nôtres; on remarquera certaines analogies.

I est séparé de II par la plaine genevoise, environ 35 kilomètres, où l'espèce n'existe pas = communication impossible.

I et II sont séparés de III, IV, V et VI par toute la plaine et le plateau suisses, où l'espèce n'existe pas, et par les Alpes; distance 350 à 400 kilomètres = communication impossible.

III est séparé de IV, V et VI, qui sont des stations alpines de hautes altitudes (2.000-2.400 m.), par la vallée de l'Inn; cette rivière coule dans cette région à 1.400 m., donc barrage d'altitude en profondeur; distance : environ une cinquantaine de kilomètres. Ces conditions de séparation rendent très problématiques les possibilités de réunion ⁽¹⁾.

Entre les trois stations locales du Parc National Suisse la communication naturelle est relativement facile.

Entre IV (altitude moyenne 2.000 m.) et V (1.700 m.) la distance à vol d'oiseau est d'environ 30 kilomètres; mais ces deux localités sont séparées par un barrage d'altitude à 2.200 m., que les individus de V ne peuvent franchir. La liaison entre IV et V se fait par l'intermédiaire d'un hybride. (Pl. I, fig. 6.)

VI comporte une petite race localisée dans les culs-de-sac à 2.500-2.700 m., d'où elle ne peut descendre. Une rencontre fortuite entre des individus de V et VI a permis la constitution de cet hybride.

LOCALITÉS DE *Lasiocampa quercus* L.

- VII. — *Lasiocampa quercus* type, de plaine, Europe centrale.
- VIII. — Race *spartii* Hbn, plaines de la France septentrionale et de l'Allemagne. (Pl. II, fig. 2.)
- IX. — Race *sicula* Stger, Sicile. (Pl. II, fig. 1.)
- X. — Race *callunae* Palm, Écosse. (Pl. II, fig. 3.)
- XI. — Races *alpina* Frey, Alpes suisses d'altitudes moyenne et supérieure. (Pl. II, fig. 4.)

Entre VII et VIII, la réunion est relativement possible; entre VII, VIII, IX et X, réunion absolument impossible; entre VII et XI, réunion difficile, pouvant se faire fortuitement par hybridation.

LOCALITÉS DE *Lymantria dispar* L.

- XII. — *L. dispar* type de plaine, Genève.
- XIII. — Race *disparoides* Gilm, Isérables, Valais.
- XIV. — Diverses espèces (Rhopalocères, Hétérocères) du Parc National Suisse, dans des stations voisines pouvant communiquer.
- XV. — En complément, un croisement interspécifique de Cobayes (Pl. III) :
Cavia aperea d'Az, de la République argentine,
Cavia cobaya Marcg, d'Europe

Réunion absolument impossible par les voies naturelles.

⁽¹⁾ *N. plantaginis* se rencontre bien dans les prairies qui bordent la vallée de l'Inn, mais sous forme d'une race de printemps volant en mai-début de juin. Tandis que les races de Jöriflesspass et du Parc National volent en août et septembre. A supposer qu'un passage se fit ou se fût fait entre III et IV, ce serait donc en août ou septembre. Or, à

Les races d'un ensemble de localités diverses ont donc servi de matériel de recherches. Entre les unes et les autres, suivant les localités qu'elles occupent, la communication est facile, problématique ou impossible. Nous avons croisé ces différentes races entre elles; dans les cas de réunion problématique ou impossible, ces croisements nous renseignent sur ce que deviendrait la descendance si la réunion s'était produite fortuitement. Dans les cas de réunion facile, ils nous renseignent sur les mélanges de faunes dans des stations closes.

Il eût été certes préférable d'analyser les chiffres obtenus en les groupant suivant les degrés de difficulté qui se présentent dans la liaison d'une station avec une autre. Cependant, les conditions de rapprochement étant très variables suivant les cas, cette étude doit être faite comparativement, selon les espèces.

***Nemeophila plantaginis* L.**

(Tableau 1 et planche I.)

Les races de cette espèce présentent des caractères du pigment assez bien définis suivant les diverses localités, mais aucun nom n'a été proposé dans la systématique pour les reconnaître. On y connaît bien quelques variantes, par exemple : *hospita* Schiff, *bicolor* Rätz, *matronalis* Frr., *elegans* Rätz, etc., qui caractérisent certaines somations de couleurs et de nuances qui se retrouvent indifféremment chez toutes les races. Tandis que les caractères qui marquent des différences raciales constantes sont des caractères du dessin, dont il n'a pas été beaucoup tenu compte. Aussi sommes-nous obligé de désigner les six races de *N. plantaginis* ayant servi à ces recherches par le numéro d'ordre de leur localité.

Le tableau 1 marque les degrés de fertilité et de vitalité dans chaque croisement par le calcul du nombre d'œufs (fécondés; non fécondés) et le nombre de Papillons (♂ et ♀) éclos. Les élevages ont tous eu lieu dans la même ambiance de laboratoire. La génération de début de chaque essai provient d'œufs pondus par des femelles trouvées, pondueuses, à l'état naturel. Ces pontes ne sont pas complètes; aussi ne doit-on pas en tenir compte pour la détermination du degré de fertilité, et l'on ne connaît pas le Papillon qui en est le père⁽¹⁾. Pour les générations suivantes, des couples appropriés sont choisis dont l'union se fait en laboratoire.

cette époque l'espèce n'existe pas, sous forme de Papillons, dans la vallée de l'Inn. Cela exclut la possibilité d'un passage en plusieurs générations au travers de la plaine de l'Inn et n'autorise que le passage direct par le vol d'un sommet du versant gauche à un sommet du versant droit.

(¹) Lorsqu'il est trouvé un couple en copulation, à l'état naturel, cela ne veut pas forcément dire que le mâle soit le père. Nous avons, en effet, observé que des femelles déjà fécondées se laissaient couvrir par un second mâle, dont le sperme, bien entendu, ne pouvait avoir d'effet.

TABLEAU 1. — Degrés de fertilité et de vitalité de races géographiques de « *Nemeophila plantaginis* » L.

STATIONS	Accouple- ment.	Nombre d'œufs pondus.	Fécondés.	Pro- portion de non fécondés en %	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle.		Proportion de survie en %	Observations.
								♂	♀		
<i>Communication facile :</i>											
I × I ♀ ponduse.	—	46	—	—	24	11	13	1	1.48	52.17	
I × I deuxième génération . . .	Constaté.	327	324	0.92	170	84	86	1	1.02	52.50	
II × II ♀ ponduse.	—	22	—	—	17	8	9	1	1.12	77.30	
II × II deuxième génération . . .	Constaté.	379	375	1.10	190	99	91	1	0.92	50.66	
III × III ♀ ponduse.	—	49	49	0	18	9	9	1	1	51.02	
IV × IV ♀ ponduse.	—	13	13	0	9	5	4	1	0.80	69.23	
V × V première génération . . .	Pas constaté.	294	291	1.70	179	85	94	1	1.10	74.89	
<i>Communication difficile :</i>											
IV × IV hétéroz ♀ ponduse . . .	—	144	140	2.78	53	25	28	1	1.12	38	
IV × IV id. id.	—	59	59	0	22	9	13	1	1.44	37.29	
IV × IV id. id.	—	195	193	1.03	61	29	32	1	1.10	31.60	
IV × IV id. id.	—	43	43	0	9	3	6	1	2	20.93	
IV × V première génération . . .	Constaté.	321	318	0.93	127	40	87	1	2.2	39.80	
<i>Communication impossible :</i>											
III × IV première génération . . .	Pas constaté.	380	255	33	13	4	9	1	2.2	5.09	
III × IV deuxième id.	Constaté.	216	98	54.65	0	—	—	—	—	0	Œufs fécondés tous avortés.
III × IV première id. . . . a	Constaté.	385	322	16.55	13	4	9	1	2.2	3.37	♂ et ♀ inaptes à l'accouplement.
III × IV première id. . . . b	Constaté.	437	227	48.06	0	—	—	—	—	0	Chenilles meurent à la 1 ^{ère} mue.
III × IV première id. . . . c	Constaté.	171	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × III première id. . . . a	Pas constaté.	317	97	69.40	6	0	6	—	100%	2.72	6 ♀ inaptes à l'accouplement.
I × III première id. . . . b	Constaté.	122	64	47.55	0	—	—	—	—	0	Œufs fécondés tous avortés.
I × IV première id. . . . a	Constaté.	95	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × IV première id. . . . b	Constaté.	88	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × IV hybride F ₁	Constaté.	122	121	0.82	98	0	98	—	100%	80.32	

Nous grouperons les chiffres comme suit en ce qui concerne les *degrés de fertilité* marqués par le nombre d'œufs pondus, fécondés et non fécondés.

Degrés de fertilité de *N. plantaginis*.

Croisements de races de mêmes stations.			Croisements de races de stations éloignées.		
RACES	nombre d'œufs (moyennes).	Proportion d'œufs non fécondés.	RACES	nombre d'œufs (moyennes).	Proportion d'œufs non fécondés.
I × I	327	0.92 %	I × III	219	58.47 %
II × II	379	1.32 %	I × IV	92	100 %
III × III	—	—	III × IV	318	0.93 %
IV × IV	365	1.90 %	IV × V	321	33 %
V × V	294	1.70 %		—	—

Les individus appartenant à une même station et unis entre eux en laboratoire (première colonne) possèdent le degré de fertilité le plus élevé et la plus faible proportion d'œufs non fécondés.

Entre les stations IV et V, c'est un hybride qui, à l'état naturel, sert de liaison; malgré la séparation topographique, cet hybride, en laboratoire, fait preuve d'une fertilité normale en ce qui concerne le nombre d'œufs pondus et fécondés.

III n'est séparé de IV que par la vallée de l'Inn : réunion problématique à l'état naturel. Les croisements en captivité donnent alors une ponte normale, mais le taux d'œufs non fécondés est fort élevé.

Pour ce qui est des individus de localités dont la réunion est totalement impossible à l'état naturel (I × III et I × IV), l'union en laboratoire marque une infertilité élevée, notamment I × IV, qui s'avère comme absolument stérile.

La proportion d'œufs non fécondés augmente donc en raison directe des difficultés ou des impossibilités de rencontre à l'état naturel.

Pour ce qui est du *degré de vitalité*, il est déterminé par le nombre de Papillons éclos par rapport aux nombre d'œufs fécondés.

Il faut d'abord remarquer que l'union en laboratoire de races vivant dans la même station cause déjà un certain déchet dans le nombre des Papillons. Ce déchet a deux origines : 1° les conditions d'élevage en plaine d'individus des hautes altitudes; 2° les aléas forcés inhérents à une hibernation larvaire en conditions artificielles. Nous voyons ainsi que la survie normale de ces races en capti-

tivité n'est que de 50 à 70 %. C'est, en conséquence, sur ces chiffres qu'il faut baser les comparaisons.

Degrés de vitalité de *N. plantaginis*.

Croisements de races de mêmes stations.		Croisements de races de stations éloignées.	
RACES	Survie à l'état de papillon (moyennes).	RACES	Survie à l'état de papillon (moyennes).
I × I	52.33 %	I × III	2.72 %
II × II	63.98 %	I × III	0
III × III	51.02 %	I × IV	0
IV × IV	69.23 %	III × IV (1)	2.55 %
V × V	74.89 %	III × IV (2)	1.12 %
		III × IV (3)	0
		IV × IV hétéro.	31.95 %
		IV × V	36.45 %

Les individus appartenant à une même station et unis entre eux ont une descendance qui témoigne de la plus forte survie.

Dans les stations IV, les populations sont hybridées en raison de la pénétration de l'hybride tyrolien; on constate que les croisements IV × IV dénotent une diminution de survie d'environ 50 % sur le taux des homozygotes dans ces mêmes stations. Ces populations hybridées de *N. plantaginis* existent actuellement à l'état constant dans certaines vallées du Parc National Suisse. D'après le calcul de leur vitalité il est donc à prévoir qu'elles ne subsisteront pas, à moins que l'arrivée de l'hybride du dehors ne se renouvelle périodiquement, ce qui semble être le cas.

Dans les cas de séparation relative (IV × V), on peut enregistrer une diminution globale de la moitié des individus comparativement aux races parentales dans leurs stations respectives. Si donc, dans ce cas, une rencontre fortuite s'était produite entre IV et V, la descendance qui en serait résultée aurait eu peu de chances de faire souche de façon durable.

Quant à un transport fortuit de I et II dans les stations III et IV (séparation absolue), il est hors de doute que si cette réunion fortuite se réalisait, bien qu'elle se traduirait d'emblée par une ponte d'une certaine valeur, la descendance en serait absolument nulle dès la première génération : degré de vitalité égal à 0 dans trois cas, à 2.72 % dans un cas où les œufs fécondés ont avorté.

On remarquera que les rares Papillons survivants, dans ces cas, sont des sujets malingres, inféconds, généralement inaptes à l'accouplement, ainsi que le démontrent les essais faits pour accoupler les six uniques femelles, avec des mâles étrangers.

Les stations III (2,400 m.) et IV (2,200 m.) ne sont séparées que par la vallée de l'Inn, qui coule en ces régions à 1,400 m. La séparation est d'environ 30 kilomètres. Il semblerait que cette distance ne dût pas être un obstacle; il faut croire, au contraire, que c'en est un d'une certaine importance, à en juger par le faible degré de vitalité, qui tombe à 3.37 % dans un cas, à 0 dans deux cas. Ce degré de vitalité est, en effet, semblable à celui qui provient des unions entre races de localités à réunion impossible.

De même que pour la fertilité, *le degré de vitalité diminue en raison directe des possibilités de rencontre à l'état naturel.*

La *proportion sexuelle* subit des fluctuations suivant les races et les localités. (Voir le tableau 1.)

Dans tous les cas d'union entre races de mêmes stations, la proportion sexuelle, dans la descendance, est normale (1 : 1 réalisé ou très proche). Dans le cas des hétérozygotes localisés, le nombre des femelles a tendance à augmenter jusqu'à 1 ♂ : 2 ♀, et 1 ♂ : 2.2 ♀.

Également augmentation du nombre des femelles dans les cas où les deux races appartiennent à deux stations dont la réunion est problématique (1 ♂ : 2.2 ♀).

Quant aux races de stations dont la réunion est totalement impossible, une fois croisées en laboratoire, leur descendance à l'état de Papillons est nulle, sauf dans un cas qui n'a produit que six femelles, infécondes.

Le croisement V × VI (constitution de l'hybride) sera analysé plus loin; dans un cas, la descendance de cet hybride a donné 0 ♂ : 98 ♀.

En conséquence, *le nombre de femelles a tendance à augmenter à mesure que diminuent les possibilités de rencontre.*

Lasiocampa quercus L.

(Tableau 2 et planche II.)

Les expériences avec cette espèce ont été faites de 1905 à 1912 et ont surtout porté sur l'étude de la variation héréditaire. Les chiffres que nous avons notés ne donnent pas d'indication sur le taux de fécondation des œufs; le degré de fertilité est marqué par la survie larvaire et le degré de vitalité, par le nombre de Papillons éclos.

Nous avons utilisé comme base de ces recherches trois pontes de *Lasiocampa quercus* L., type de plaine, des environs de Genève. Les recherches avec la race *spartii* Hbn., de l'Allemagne septentrionale, ont débuté par un envoi de chenilles provenant d'Allemagne, desquelles nous avons obtenu quatre générations.

Les élevages des races *callunae* Palm. (Écosse) et *sicula* Stgr. (Sicile) ont également débuté par des envois de chenilles de la part d'un éleveur résidant en Allemagne, qui nous a assuré que les parents venaient bien d'Écosse et de Sicile. Les ancêtres de ces Papillons ne nous sont pas connus; toutefois, l'éle-

TABLEAU 2. — Degrés de fertilité et de vitalité de races géographiques de « *Lasiocampa quercus* » L.

RACES	Nombre d'œufs.	Nombre de chenilles.	Survie larvaire en %	Nombre de cocons.	Survie à l'état de cocon.	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle.		Survie à l'état de papillon en %	Observations.
									♂	♀		
<i>Communication facile :</i>												
Quercus × Quercus. a.	182	—	—	—	—	102	50	52	1	1.04	56.04	
. b.	285	201	70.52	—	—	179	86	93		1.07	62.71	
. c.	138	—	—	—	—	69	34	35	1	1.03	50	
Spartii (Allemagne), génér. de début.	—	38	—	—	—	32	17	15	1	0.88	84.21	
Spartii × Spartii, 1 ^{re} génération. .	138	111	80.43	95	68.83	70	35	35	1	1	50.72	
Id. 2 ^o génération. .	285	—	—	220	77.18	170	82	88	1	1.07	59.65	
Spartii × Quercus, 1 ^{re} génération. .	152	131	86.12	108	71.71	88	48	40	1	0.83	57.88	
Id. 2 ^o génération. .	106	—	—	—	—	75	41	34	1	0.83	70.75	
Callunae (Écosse), génér. de début.	—	100	—	—	—	67	—	—	—	—	67	
Callunae × Callunae, 1 ^{re} génération.	162	135	83.33	—	—	129	69	60	1	0.91	79.01	
Id. 2 ^o génération.	143	121	84.60	—	—	111	52	59	1	1.13	72.88	
Sicula (Sicile), génération de début.	—	50	—	—	—	21	10	11	1	1.10	44	
Sicula × Sicula, 1 ^{re} génération. . .	170	110	64.70	—	—	107	49	58	1	1.19	62.94	
<i>Communication impossible :</i>												
Sircula × Spartii, 1 ^{er} essai.	122	5	4.09	2	—	2	1	1	1	1	1.63	} Stériles. Les Papillons présentent une forte dégénérescence pigmentaire.
Callunae × Spartii, 1 ^{er} essai.	143	8	5.59	1	—	0	—	—	—	—	0	
Id. 2 ^o essai.	163	5	3.06	4	—	3	2	1	—	—	1.84	Idem.

vage de ces deux races durant deux et plusieurs générations a montré que c'étaient bien des races constantes.

Les croisements *spartii* × *quercus*, *callunae* × *spartii* et *sicula* × *spartii* ont été pratiqués avec les descendants des deuxième et troisième générations de ces envois.

Les degrés de *fertilité* et de *vitalité* dans la descendance des *L. quercus* et de ses races sont indiqués au tableau 2. Ils ont été déterminés par la production des œufs, la survie larvaire et la survie à l'état de Papillons. Nous les résumons comme suit :

Degrés de fertilité et de vitalité de *Lasiocampa quercus* L.

Croisements de races de même localité (moyennes).				Croisements de races de localités dont la réunion est impossible (moyennes).			
RACES	Œufs.	Survie larvaire.	Survie à l'état de papillon.	RACES	Œufs.	Survie larvaire.	Survie à l'état de papillon.
<i>Quercus</i> × <i>quercus</i> .	201	70.52 %	56.25 %				
<i>Spartii</i> × <i>spartii</i> .	211	80.43 %	55.18 %	<i>callunae</i> × <i>spartii</i> a.	143	5.59 %	0
<i>Callunae</i> × <i>callunae</i> .	152	83.96 %	72.91 %	<i>callunae</i> × <i>spartii</i> b.	163	3.06 %	1.84 %
<i>Sicula</i> × <i>sicula</i> .	170	64.70 %	62.94 %	<i>sicula</i> × <i>spartii</i> .	122	4.09 %	1.63 %
<i>Spartii</i> × <i>quercus</i> .	129	86.12 %	64.31 %				

Les degrés de fertilité et de vitalité sont normaux et assez semblables les uns aux autres, dans la descendance des *quercus* type et de ses races *spartii*, *callunae*, *sicula*, individuellement ou dans leurs croisements entre elles.

Il faut retenir que, de même que pour *N. plantaginis*, leur élevage amène un certain pourcentage de déchet larvaire et de Papillons, dû aux conditions d'hivernation en milieu artificiel.

Les croisements *quercus* × *spartii* ont une descendance qui fait preuve d'une fertilité et d'une vitalité à peu près semblables (légèrement supérieures en raison de l'hybridation) à celles des *quercus* et des *spartii* en *inbreeding*. La répartition géographique de l'espèce et de sa race permet la possibilité d'une rencontre entre elles à l'état naturel. Aussi voyons-nous que leurs croisements en laboratoire accusent une fertilité et une vitalité normales.

Par contre, une rencontre, à l'état naturel, entre *spartii* (Allemagne) et *callunae* (Écosse), d'une part, et entre *spartii* et *sicula* (Sicile), d'autre part, est totalement impossible. Aussi les croisements *callunae* × *spartii* et *sicula* × *spartii*

accusent-ils une diminution de vitalité extraordinaire. Le degré de fertilité calculé par la production des œufs n'est toutefois pas amoindri, comparativement à celui des races parentales. Dans ces croisements les parents conservent un pouvoir de ponte et de fécondation normal. Mais c'est le degré de survie larvaire et de survie à l'état de Papillons qui tombe à un taux si minime (aucun Papillon né dans un cas), *qu'aucune chance ne subsisterait de perpétuer la descendance dans les cas où une rencontre fortuite aurait mis ces races en présence.*

Les trois hybrides *callunae* × *spartii* et les deux hybrides *sicula* × *spartii* (pl. II, fig. 5 et 6) que nous avons réussi à obtenir se sont fait remarquer par une dégénérescence pigmentaire très accusée, présentant une large surface des ailes complètement transparente, transparence provenant de l'absence de pigment dans les écailles, associée à une déformation de celles-ci. En outre, un accouplement réalisé entre ces hybrides a montré qu'ils étaient tous deux absolument stériles. Les femelles ont bien pondu quelques œufs, mais qui n'ont pas tardé à se dessécher et à se déformer, comme c'est le cas de toutes les pontes non fécondées.

L'infécondité des hybrides est donc un autre obstacle à la procréation de la descendance au cas d'une rencontre fortuite entre des races de localités si éloignées.

La *proportion sexuelle* est normale dans la descendance de chacune de ces races prises isolément et dans les unions *quercus* × *spartii*. Les croisements de *spartii* avec *callunae* et *sicula* ont produit trop peu de Papillons pour permettre la détermination de la proportion sexuelle.

Nous voyons, par ce qui précède, que la vitalité de « *L. quercus* » *diminue dans les croisements entre races de localités éloignées, mais reste normale dans les croisements entre races de mêmes localités ou de localités pouvant communiquer.* En outre, les *hybrides de races de localités totalement séparées sont inféconds.* Page 263, nous arrivons à ces mêmes conclusions dans des recherches avec les races alpines de *L. quercus*.

Lymantria dispar L.

Le cas observé avec *Lymantria dispar* est d'autant plus intéressant qu'il s'est précisément rencontré à l'état naturel (PICTET 12).

L. dispar est un Papillon plus spécialement de plaine dont la nourriture consiste en divers arbres à feuilles, dont en particulier le Chêne. En 1907, A. BARBEY (1) a signalé la présence de l'espèce à Isérables (Valais), à 1,200 mètres d'altitude, sur les arbres d'une forêt de Mélèzes. Les Papillons, sous l'effet du changement de régime alimentaire, avaient passablement modifié leur pigmentation et pris l'aspect de la forme *disparoides* Gilm.

Une population, formée par le transport fortuit d'individus de la plaine à Isérables, s'est donc établie sur l'essence la plus répandue à cette altitude, le Mélèze; elle y a fait souche pendant trois à quatre ans, y est devenue extraordi-

nairement nombreuse, en raison du fait que les parasites régularisateurs de l'équilibre numérique n'existaient pas dans la région, puis s'est éteinte graduellement par affaiblissement de la race, devenue vraisemblablement inapte à la résistance aux maladies infectieuses. A. BARBEY avait, en effet, constaté des quantités énormes de cadavres de chenilles suspendues aux branchages.

N'ayant pu faire une étude biologique d'individus pris à Isérables même, nous avons élevé des sujets de Genève avec du Mélèze et du Sapin, en vue de constituer artificiellement une population comparable à celle de la montagne. L'adaptation à ces Conifères s'est traduite par une sélection d'environ 50 % à la première génération, qui est tombée à 20-25 % à la génération suivante. Les Papillons issus de ces chenilles, sous l'action du changement de régime alimentaire, appartiennent nettement à la forme *disparoides* Gilm, la même que celle d'Isérables; cette forme est donc une somation.

Deux séries de recherches avec le Mélèze et le Sapin ont été pratiquées : une série témoin dans les conditions normales de plaine et une série qui fut soumise à une imitation aussi proche que possible des conditions de la montagne, abstraction faite, bien entendu, de la différence de pression atmosphérique.

L'élevage avec les Résineux a ceci de particulier qu'il se traduit par des irrégularités dans la durée des divers stades de développement ontogénique. Normalement, les œufs d'une même ponte éclosent tous le même jour, en juillet, en sorte que les Papillons apparaissent, l'année suivante, à peu près en même temps; tandis que l'effet du changement de régime alimentaire se porte sur le développement embryonnaire de la génération suivante et provoque la répartition de l'éclosion des œufs sur une longue période, pouvant atteindre deux mois. En sorte que les dernières chenilles ont un retard assez grand sur les premières.

Le lot témoin avait donc été formé avec les premières chenilles écloses, le lot devant être soumis aux conditions de la montagne, avec les dernières, et comme celles-ci, grâce à leur retard, se trouvèrent évoluer en automne, il fut facile de les soumettre à des conditions d'abaissement de température et d'humidité que n'eurent pas à supporter les premières. Cette différence d'ambiance entre les deux séries devait nous renseigner sur les motifs de la non-viabilité des individus d'Isérables.

Or, durant les deux générations que dura cette expérience, le degré de vitalité du lot témoin fut abaissé exactement dans la même proportion que celui du lot soumis aux conditions de la montagne. Le climat alpin n'est donc pas la cause qui fit disparaître la population d'Isérables; il convient de rechercher l'origine de cette disparition dans d'autres phénomènes.

Nous avons signalé que le régime des Résineux provoque la répartition de l'éclosion des œufs sur une longue période. A cela s'ajoutent d'autres irrégularités ontogéniques sous l'effet du régime :

- 1° Augmentation du nombre de mues;
- 2° Irrégularités dans la répartition des mues;

3° Diminution de la taille de la chrysalide;

4° Irrégularités dans la durée de la nymphose.

Ces irrégularités ont pour résultat de répartir les éclosions des Papillons d'une même ponte sur des intervalles assez grands, pouvant atteindre quatre mois.

En outre, le développement des mâles est passablement plus rapide que celui des femelles, et cette différence s'accroît encore sous l'action de l'alimentation par les Résineux. Nos chiffres ont établi qu'en moyenne les mâles éclosaient trois semaines avant les femelles. En sorte que dans la presque totalité des cas, lorsque les femelles commencent à apparaître, les mâles avaient fini de vivre.

Il est bien certain que ce qui s'est passé dans les conditions d'élevage a dû se passer également à l'état naturel à Isérables et que la population de cette localité, déjà décimée par les maladies infectieuses, disparut *faute d'une rencontre possible entre mâles et femelles*.

A peu près à la même époque, nous avons eu l'occasion d'étudier un second cas semblable d'une population de *Lymantria dispar* installée fortuitement sur des Pins sylvestres, à Brides-les-Bains (Haute-Savoie), et qui ne put persister pour les mêmes raisons qu'à Isérables.

Et, enfin, un troisième cas, également avec *L. dispar*, dont une population abondante fut trouvée sur les Platanes du quai du Rhône, à Lyon. Nous entreprîmes alors une série de recherches avec des individus de Genève, en vue d'étudier leur adaptation au Platane et à d'autres essences, et les conclusions de ces recherches furent les mêmes : irrégularités ontogéniques *amenant la majorité des mâles à éclore avant les femelles et rendant trop rares les possibilités d'union pour permettre la continuation de l'existence de la population*.

Ici, la diminution de survie ne réside pas, comme dans les cas précédents, dans l'incompatibilité des unions entre races de localités séparées, c'est-à-dire entre races génétiquement éloignées, mais dans une incompatibilité ontogénique entre mâles et femelles, contrôlant la survie de la population.

Cas spécial d'un croisement interspécifique de Cobayes.

(Planche III.)

Nous signalons ce cas, bien qu'il se soit présenté avec des animaux de parenté zoologique fort distante de celle des insectes qui ont fait l'objet de ces recherches, parce qu'il est conforme aux conclusions jusqu'ici énoncées.

Il s'agit de l'espèce sauvage *Cavia aperea* d'Az, de la République Argentine, et du Cobaye domestique d'Europe *Cavia cobaya* Marcq.

Nous partons de l'idée que ces deux espèces ne peuvent pas se rencontrer par les voies naturelles et nous en provoquons la rencontre en laboratoire

L'hybride provenant de ce croisement, qui participe des caractères de morphologie externe des deux parents, est luxuriant. La génération F_2 fait ressortir quatre génotypes :

- 1° Hybride de ségrégation,
- 2° *Cobaya* reconstitué par ségrégation,
- 3° *Aperea* reconstitué par ségrégation,
- 4° Une nouveauté,

qui apparaissent respectivement dans la proportion de 9 : 3 : 3 : 1, c'est-à-dire celle d'un dihybridisme mendélien régulier. Si donc la rencontre entre les deux espèces s'était effectuée dans une localité quelconque, la formation d'une population tétramorphe eût été le résultat de cette rencontre.

Mais cette population se fût vraisemblablement établie dans une localité géographique bien différente, sous le rapport climat, topographie, etc., de celle des espèces parentales, conditions ayant créé des facteurs de contrôle de la génétique de cette population. Nous ne pouvons nous représenter l'intensité de ces facteurs dans une station imaginaire. Nous pouvons apprécier cependant les facteurs de contrôle conditionnés par la constitution génotypique même des deux espèces parentales, puisqu'ils ont manifesté leur action en laboratoire. Or, ces derniers se sont montrés tels qu'aucun doute n'est plus possible sur le fait qu'une population formée par la réunion du *Cavia aperea* et du *Cavia cobaya* n'eût pu être viable d'une façon durable.

Nous résumons ces recherches, publiées par ailleurs (PICTET, 19), et en donnons un tableau d'ensemble.

L'hybride F_1 fait preuve d'un haut degré de fertilité et ses produits ont une bonne vitalité. Mais c'est à partir de la génération F_2 que l'on constate que la fécondité et la fertilité des hybrides, des *aperea* de ségrégation, ainsi que de la nouveauté, diminuent graduellement avec les générations, dans des proportions parfois très accusées. Seuls les *cobaya* reconstitués conservent une fertilité normale.

Les *hybrides de ségrégation* restent les plus féconds, bien que le nombre de petits par portée tende à diminuer et que les portées s'espacent de plus en plus avec les générations; en outre, le nombre des morts-nés augmente. Après quelques générations, plusieurs de ces hybrides deviennent inféconds avec l'âge; plusieurs même naissent ainsi; plusieurs d'entre eux, à l'autopsie, surtout parmi les femelles, sont trouvés intersexués (GUYÉNOT et M^{me} DUSZYNSKA 7).

Il en est de même en ce qui concerne les *aperea* de ségrégation et la nouveauté. Non seulement leurs portées, le plus souvent d'un seul petit, s'espacent considérablement (parfois une seule portée en 18 ou 20 mois), mais bien des couples n'ont qu'une seule portée durant toute leur vie. En outre, plusieurs sujets naissent complètement stériles. Les petits, souvent nés malingres, ne sont pas viables, et il arrive que les mères ne sont pas à même de les allaiter. Le taux de

mortinatalité est élevé. En outre, il est constaté de nombreux cas de conjoints ne montrant aucune appétence sexuelle. L'intersexualité est fréquente.

Pour ce qui est des *cobaya* de ségrégation, leur degré de fécondité, de fertilité et de vitalité ne diminue pas comparativement à celui des *cobaya* en *inbreeding* et reste normal au cours des générations.

La dissociation des facteurs de fertilité combinés dans l'hybride délimite, dans la descendance, quatre classes de phénotypes ayant chacune un degré particulier de fertilité : celle-ci, déterminée, par exemple, par le nombre de petits par portée, se marque par une courbe trimodale dont un mode correspond à la fertilité de l'hybride et du *cobaya*, un autre à celle de l'*aperea* et un troisième (le moins élevé) à celle de la nouveauté.

Dans nos élevages, nous nous sommes appliqués, ma collaboratrice M^{lle} FERRERO et moi, à maintenir le plus possible, par des croisements appropriés et répétés, un état numérique suffisant de ces divers types de ségrégation pour la continuation de nos recherches, et, malgré ces précautions, nous avons beaucoup de peine à maintenir cet état numérique. Il apparaît donc comme certain que sans ces essais appropriés, en raison de la diminution graduelle de fécondité et de fertilité au cours des générations, notre matériel de descendance du croisement *cobaya* × *aperea* serait en train de disparaître, ne laissant subsister que le type *cobaya*.

Dès lors, si la rencontre de ces deux espèces se fût faite naturellement dans une localité, la population qui en serait résultée eût bien été tétramorphe au début, mais à cause de la perte graduelle de fécondité et de fertilité des descendants de trois des types, la population, en définitive, n'eût plus été composée que du type *cobaya*.

Cet exemple est conforme à celui des races de Papillons de localités totalement séparées et confirme les résultats obtenus avec ces insectes.

C. — TRANSPORTS DE GENOTYPES PAR LEURS HYBRIDES

Maniola gorge Esp.

(Planche I, figures 9-12.)

Au cours de nos travaux de zoogéographie, nous avons, en maintes occasions, constaté que certaine variété d'une espèce se faisait remarquer par un vol plus puissant, plus ardent que celui des autres variétés vivant avec elle. En outre, les races douées d'un vol plus puissant se localisent souvent à une altitude supérieure à celle des autres. Ce n'est pas tellement la qualité du vol qui régit ces localisations, mais le fait que les races à vol puissant sont souvent des hybrides ayant acquis, par leur croisement, des caractères de vitalité leur permettant de se fixer à des altitudes supérieures. Cette relation entre la puissance de vol et l'altitude de l'habitat est une des conditions de la formation et de la stabilisation de populations hybridées.

Par exemple, *Maniola gorge* Esp. vole mollement; ses races *triopes* Spr. et *fuorni* Pict. s'élèvent rapidement. Si l'on calcule les pourcentages d'individus repérés selon l'altitude (calculs sur 279 individus), on constate que le mode de fréquence de *gorge* est à 2,300 m. (32.48 % de réalisation); celui de *triopes* à 2,400 m. (28.50 %) et celui de *fuorni* à 2,600 m. (39.64 %).

Il y a peu de différence entre l'altitude moyenne de chaque race, mais ce peu de différence joue quand même un rôle dans leurs possibilités de rencontre dans les vallées en cul-de-sac où vivent ces Papillons. Ces vallées se composent, comme nous l'avons vu, de divers étages successifs (fig. 1 à 4), formant de bonnes conditions de stations. *Gorge* et ses races s'y tiennent à des altitudes différentes, en sorte que, dans l'ensemble de la vallée, la population complète est disposée comme suit :

Distribution verticale, dans un même cul-de-sac, des populations de *Maniola gorge*.

Station.	Altitude moyenne.	Localisations.			Population.
1	2,200 mètres environ.	Gorge	—	—	Monomorphe.
2	2,300 Id.	Gorgè	—	—	Monomorphe.
3	2,350 Id.	Gorge	Triopes	—	Dimorphe.
4	2,400 Id.	Gorge	Triopes	Fuorni	Trimorphe.
5	2,500 Id.	—	Triopes	Fuorni	Dimorphe.
6	2,600 Id.	—	Triopes	Fuorni	Dimorphe.
—	Arêtes.	—	Triopes	Fuorni	De passage.

La masse de chaque race vole à une altitude différente; ainsi, à 2,300 m., les *gorge* ont plus de chance de se rencontrer entre eux; c'est pourquoi la population reste monomorphe. Vers 2,350 m., le nombre des *triopes* est plus élevé que celui des *gorge*, en sorte que les unions de *triopes* entre eux seront plus fréquentes; près des arêtes, la majorité des *fuorni* assure un plus grand nombre d'unions entre eux.

Les unions *triopes* × *gorge* ne peuvent se réaliser principalement que dans les stations 3 et 4, où se forme alors l'hybride *fuorni*. Celui-ci monte vers les arêtes, où il ne pond pas, mais les franchit pour aller déposer ses œufs dans le cul-de-sac voisin. Il peut toutefois pondre dans la station 4, lieu de sa formation, et y maintenir ainsi la population complète trimorphe. Quant à *triopes*, qui est l'homozygote dominant, il a aussi la faculté de monter en altitude et de voisiner avec *fuorni*; ainsi se créent des unions *hetero-homo*, dont la descendance est

normalement composée de moitié de *triopes* et moitié de *fuorni*, et c'est pourquoi les stations 5 et 6 sont toujours dimorphes (fig. 13 et 14).

En somme la population n'est complète qu'à la station 4. C'est la région des cuvettes de fond. A la base des vallées, région des terrasses et rocailles, *gorge* est seul à représenter l'espèce. Au sommet, région des cônes d'éboulis et des arêtes, *triopes* et *fuorni* voisinent. *La répartition verticale, régie par la constitution*



FIG. 13. — Région supérieure d'une vallée en cul-de-sac (2.500 à 2.700 mètres), où se trouvent les populations dimorphes (*hetero-homo*) composées de *Maniola hyb. fuorni* et *triopes*.

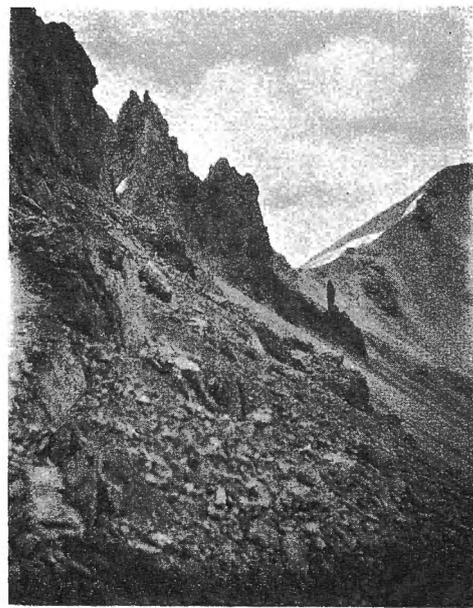


FIG. 14. — Arête de séparation de deux vallées en cul-de-sac, franchie par les hétérozygotes de haut vol.

génotypique de chaque race, correspond à des terrains différents qui sont en rapport avec les nécessités vitales raciales.

Les résultats ont été obtenus à la suite de statistiques sur le terrain et de dénombrements d'individus pratiqués, chaque année à la même époque, dans trois principaux culs-de-sac du Parc National Suisse (PICTET 20). Ils montrent comment l'hybride *fuorni*, constitué par la rencontre à mi-altitude de *triopes* et de *gorge* et portant, par conséquent, les facteurs d'hérédité de ces deux génotypes, se déplace dans d'autres régions en passant par-dessus les barrages d'altitude, infranchissables en tous cas pour *gorge*, et va déposer ses œufs dans ces nouvelles régions. De ces œufs éclosent des *fuorni*, des *triopes* et des *gorge* qui viennent grossir les populations où s'est faite l'immigration, ou bien créer une nouvelle population si l'espèce n'existe pas encore dans le nouvel habitat. Conformément à la règle mendélienne, les pontes de *fuorni* doivent être composées d'œufs de son

propre type et d'œufs des deux autres types dans la proportion de 2 : 1 : 1. Or, c'est précisément la proportion que nous avons calculée dans les populations trimorphes ⁽¹⁾.

***Lasiocampa quercus* L. des Alpes.**

(Tableau 3 et planche II, figure 4.)

Il existe deux races alpines de *Lasiocampa quercus* : une de moyenne altitude (A) et une d'altitude supérieure, *alpina* Frey. La répartition géographique entre le type et ses races est purement verticale : *quercus* 300-800 mètres, A 800-1,200 mètres, *alpina* 1,200-1,800 mètres.

Donc une faible distance verticale les sépare. Toutefois, il ne faut pas oublier qu'entre une station du type à 600 m., une autre de la race A à 1,200 m. et une autre d'*alpina* vers 1,800 m., la distance horizontale qui les sépare offre certains obstacles à leur rencontre (vallées, montagnes, barrages d'altitude, glaciers, etc.).

Dans les environs de Genève, par exemple, nous connaissons des localités du type *quercus*; les localités les plus proches où se rencontre la race A de moyenne altitude se trouvent en Haute-Savoie (Voirons), à une distance de près de 30 kilomètres. On peut certainement envisager dans cette région une rencontre entre le type et A; d'ailleurs cette rencontre a été constatée. Mais dans d'autres régions de la Suisse les deux stations sont beaucoup plus éloignées; tandis que pour trouver des stations de la race *alpina* dans le voisinage de Genève, il faut aller jusqu'en Tarentèse (Savoie), à 100 kilomètres environ, et traverser plusieurs régions montagneuses. Or, dans les plaines de la Tarentèse, *quercus* n'a pas été signalé. *Alpina* se trouve en abondance dans les Alpes de l'Engadine, où il est seul à représenter l'espèce; *quercus* se trouve dans la vallée du Rhin, c'est-à-dire à environ 80 kilomètres de l'Engadine; entre les deux habitats, il y a tout le massif des Alpes grisonnes. On reconnaîtra que les possibilités de rencontre de ces trois races dans les Alpes sont problématiques.

Nous avons croisé en laboratoire *quercus* × A, A × *alpina* et *quercus* × *alpina*. La race A provenait des Voirons (Haute-Savoie), la race *Alpina* de la vallée de l'Inn, le type, des environs de Genève (PICTET 17). Les accouplements *quercus* × A ont été réalisés à Genève, ceux de *quercus* × *alpina* ont eu lieu en plein air dans la vallée de l'Inn (cocons de Genève transportés sur place; femelles écloses portées dans les stations de vol d'*alpina*, où elles ont attiré les mâles, qui se sont accouplés sur place). Les croisements A × *alpina* ont eu lieu en laboratoire entre des *alpina* d'Engadine et des individus des Voirons.

⁽¹⁾ *Fuorni* sert de véhicule de transport à ses génotypes *triopes* et *gorge*, des contreforts méridionaux de l'Ortler, dernière limite de leur habitat méridional, par-dessus le Stelvio, où il est seul à représenter l'espèce, jusque dans les vallées du Parc National. Son extension, ainsi que celle de ses génotypes, est arrêtée par la vallée de l'Inn, trop basse en altitude. De l'autre côté de cette vallée, *gorge* est présent en stations monomorphes; sa présence a une origine inconnue.

TABLEAU 3. — Degrés de fertilité et de vitalité des races alpines de « *Lasiocampa quercus* » L.

RACES	Nombre d'œufs.	Nombre de chenilles.	Survie larvaire en %	Cocons.	Papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle.		Survie à l'état de papillon en %	Observations.
								♂	♀		
<i>Communication facile :</i>											
Quercus (moyennes)	285	201	70.52	—	179	86	93	1	1.07	62.71	
<i>Race A. (moyenne altitude) :</i>											
Première génération	192	180	93.75	159	152	75	77	1	1.02	76.16	
Deuxième génération	257	201	78.21	198	196	94	102	1	1.08	76.26	
<i>Communication difficile :</i>											
<i>Race A. × Alpina :</i>											
F ₁	180	130	72.22	44	44	23	21	1	0.91	24.40	
F ₂ a.	98	40	40.08	—	11	4	7	1	1.75	12.13	
F ₂ b.	82	38	45.78	—	10	3	7	1	2.33	12.19	
F ₂ d.	187	90	39.40	—	0	—	—	—	—	0	Tous morts à l'état de cocon.
F ₂ c.	115	55									
<i>Communication impossible :</i>											
<i>Quercus × Alpina :</i>											
F ₁ a.	116	62	53.34	—	0	—	—	—	—	0	} Chenilles mortes à partir de la deuxième mue.
F ₁ b.	165	88	53.33	—	0	—	—	—	—	0	
F ₁ c.	161	81	50.31	—	0	—	—	—	—	0	

Les degrés de vitalité et de fertilité sont figurés au tableau 3; nous les résumons comme suit :

Degrés de fertilité et de vitalité dans la descendance des croisements de *Lasiocampa quercus* et de ses races alpines.

Croisements.	Oeufs.	Survie larvaire,	Survie à l'état de papillon.
<i>Quercus</i> × <i>quercus</i> (moyennes) . . .	285	70.52 %	62.71 %
<i>Quercus</i> × A F ₁ .	192	93.75 %	79.16 %
<i>Quercus</i> × A F ₂ .	257	78.21 %	76.26 %
A. × <i>alpina</i> F ₁ .	180	72.22 %	24.40 %
A. × <i>alpina</i> (moyennes) . . F ₂ .	90	42.93 %	12.16 %
<i>Quercus</i> × <i>alpina</i> : premier essai . .	151	39.40 %	0
<i>Quercus</i> × <i>alpina</i> : 3 autres essais . .	147	52.36 %	0

Les résultats de ces expériences amènent aux mêmes conclusions que celles énoncées au chapitre précédent :

On ne constate aucune diminution des degrés de fertilité et de vitalité dans les croisements *quercus* × race A, dont la rencontre est possible par les voies naturelles. Le taux de vitalité de l'hybride est même supérieur; d'ailleurs, la luxuriance de cet hybride est marquée par d'autres caractères; cette luxuriance persiste encore à la F₂.

Pour ce qui est des croisements A × *alpina* (race de moyenne altitude par race d'altitude supérieure), dont les possibilités de rencontre sont évidemment fort difficiles, on remarque une forte diminution de la fertilité et de la survie; malgré cela, les produits sont viables; une seconde génération a, en effet, été obtenue.

Quant aux unions entre *quercus* et *alpina*, dont la rencontre est totalement impossible par les voies naturelles, on voit que si la fertilité est relativement élevée, en revanche la vitalité larvaire diminue passablement et la survie à l'état de Papillon devient absolument nulle.

En ce qui concerne la question même, traitée dans ce chapitre (transport de génotypes par leurs hybrides), les résultats de nos recherches se résument de la façon suivante :

Quercus type est réparti dans la plaine des environs de Genève en population constante, monomorphe; il monte jusqu'à 600-800 m. La race A a ses habitats de 800-1,200 m. : une rencontre naturelle entre les deux peut parfaitement se produire et donner lieu à la formation d'une population hybridée monohybride (PICTET 17), viable dans la station de rencontre. D'ailleurs, cette population hybridée existe sur les pentes des Voirons, où l'on trouve des individus de A (race dominante) à l'état hétérozygote.

Cela signifie que des exemplaires de la race A de l'altitude de 800 m. sont descendus plus bas, où ils se sont croisés avec des individus de *quercus*; l'hybride ainsi formé est remonté dans ses habitats habituels, où il a déposé sa ponte : de celle-ci sont nés des *quercus* et des individus de A, souche de la population mixte. *L'hétérozygote quercus* × A sert ainsi de véhicule de transport à son génotype récessif dans une nouvelle station.

La race *alpina* vole de 1,200-1,800 m. En laboratoire, les croisements A × *alpina* montrent un certain pourcentage de viabilité autorisant en une certaine mesure la continuation de la descendance. Nous n'avons pas trouvé à l'état naturel la population hybridée qui aurait pu en provenir et qui eût été une population dimorphe (croisement *hétéro-homo*), en admettant que ce soit l'hybride qui ait pu atteindre les habitats d'*alpina*; mais on peut admettre cette rencontre comme possible d'après nos résultats.

Par contre, les croisements en captivité *quercus* × *alpina* n'ayant pas donné de produits viables, cela concorde avec l'impossibilité de réunion à l'état naturel. On en déduira que l'hybride, s'il peut servir de véhicule de transport à son génotype « *quercus* », ne peut servir de transport à son génotype *alpina*.

Nemeophila plantaginis L.

(Planche I.)

Le cas de cette espèce réside dans la rencontre fortuite de deux races séparées et par le fait que l'hybride créé par cette rencontre peut gagner des régions inaccessibles aux deux races parentales.

Une de ces races est méridionale; ses caractères sont bien tranchés. Son aptitude d'élévation par le vol ne dépasse pas 1,700 m. Une importante station existe, à cette altitude, dans la vallée de Münster, à proximité du Parc National. Son élevage montre que c'est une race constante; nous la désignons par A. L'autre race, également bien caractérisée, est spéciale aux altitudes supérieures et vit vers 2,500-2,700 m. Une station se trouve dans les culs-de-sac de la vallée de Münster. Son élevage montre qu'elle est constante; nous la désignerons par *a*.

Entre la station de A et celle de *a*, à une altitude moyenne de 2,200 m., existe une abondante station d'une troisième race, un peu plus grande, dont les dessins sont richement marqués et dont le vol est plus ardent que celui de A et de *a*.

Nos élevages ont montré que cette dernière race est l'hybride provenant de l'union des deux autres et qu'elle répond par conséquent à la formule Aa. Voici, en effet, les chiffres de trois pontes de cette race de 2,200 m.

	Proportions.		
	En %.	Exactes.	Monohybrides.
227 individus de la race de 2.200 Aa .	50,4	1,99	2
116 individus de la race de 1.700 m. AA .	25,6	0,97	1
110 individus de la race de 2.500 m. aa .	24,3	1,04	1

Nous avons d'ailleurs trouvé à la suite de divers élevages que les AA et les aa de ségrégation sont régulièrement homozygotes.

Entre les régions où s'est opérée la réunion fortuite de AA et aa (val Münster, versant méridional des Grisons) (fig. 15 et 16) et le plateau central du Parc National Suisse, se trouve le barrage d'altitude de l'Ofenpass, à 2,200 m. La race AA ne peut le franchir, vu son altitude trop élevée; la race aa ne peut y descendre. Et pourtant toutes deux se trouvent en stations permanentes de l'autre côté du barrage, à leur altitude respective.

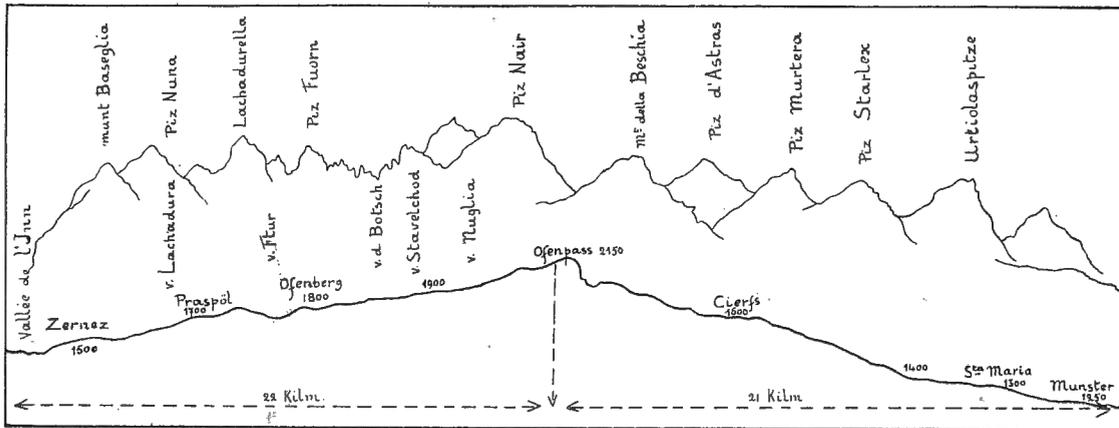


FIG. 15. — Profil de la voie de communication reliant la station de Cierfs (race AA de *Nemeophila plantaginis*) avec le plateau central du Parc National Suisse, avec le barrage d'altitude de l'Ofenpass, que peut franchir l'hybride Aa.

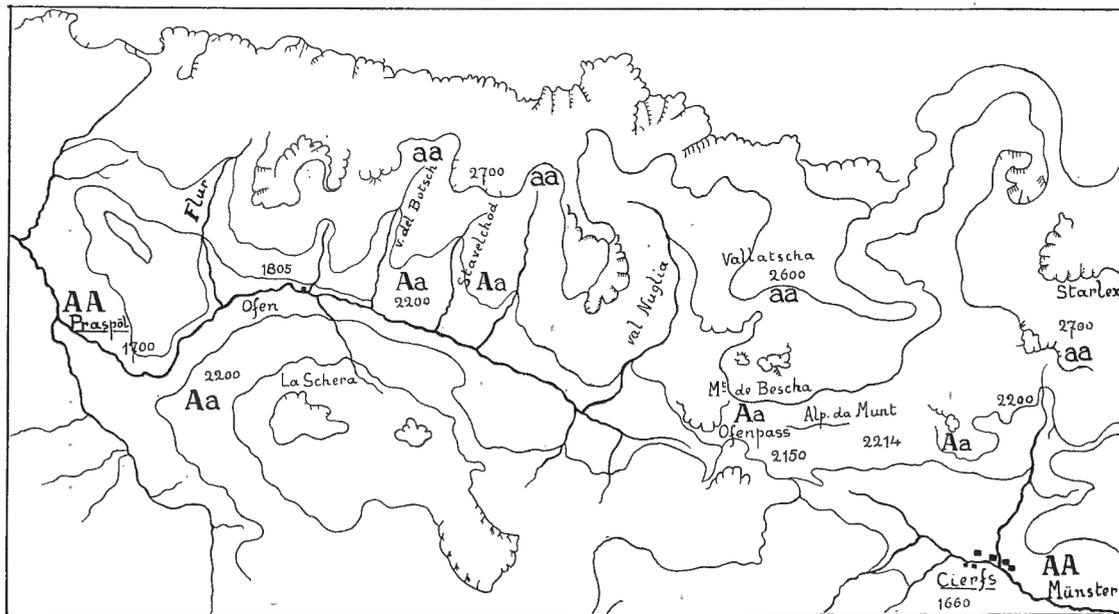


FIG. 16. — Stations de *Nemeophila plantaginis* au Parc National Suisse. AA = Race de 1.700 m.; aa = Race de 2.600-2.700 m.; Aa = Race hybride de 2.200 m.

Nos recherches ont amené aux conclusions suivantes (PICTET 13) :

L'hétérozygote *Aa* est établi à 2,200 m., où il est seul à représenter l'espèce, les deux homozygotes n'étant pas viables à cette altitude; il est donc le seul capable de franchir le barrage et d'aller s'installer de l'autre côté. C'est donc lui qui introduit par-dessus l'Ofenpass les œufs de ses deux génotypes. Et effectivement, nous avons repéré maintes fois sa présence de l'autre côté du barrage, à 1,700 m., où les chenilles de son génotype *AA* ont fait souche. D'autre part, nous avons repéré la présence de l'hybride de l'autre côté de l'Ofenpass, où il est devenu extrêmement nombreux, dans les stations à 2,200 m. Enfin, nous l'avons également vu dans les culs-de-sac à 2,500-2,700 m., où ce sont alors les chenilles de son génotype *aa* qui ont fait souche. Une vérification expérimentale a confirmé ces faits.

Nous voyons par là que l'hybride, seul capable de franchir le barrage de l'Ofenpass, sert de véhicule à son génotype *AA* lorsqu'il descend à l'altitude de 1,700 m. et à son génotype *aa* lorsqu'il monte dans les culs-de-sac.

Reste à savoir maintenant si les génotypes *AA* et *aa*, une fois introduits dans leurs stations respectives de l'autre côté du barrage, sont capables d'y faire souche d'une façon durable. Considérons les résultats de huit croisements entre individus de ces races :

Croisements de *Nemeophila plantaginis*.

RACES	Nombre d'œufs.	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle.		Taux de vitalité en %
					♂	♀	
<i>AA</i> × <i>AA</i> 1920	294	179	85	94	1	1.10	60.90
Id. 1920	302	188	92	96	1	1.04	62.22
Id. 1921	291	189	91	98	1	1.08	64.94
<i>aa</i> × <i>aa</i> 1924	—	124	59	65	1	1.10	—
Id. 1934	277	193	94	99	1	1.06	69.42
<i>Aa</i> × <i>Aa</i> 1925	321	117	40	87	1	2.10	36.45
Id. 1926	193	68	17	51	1	3	35.22
Id. 1928	122	98	0	98	—	100 %	80.32

Les degrés de fertilité sont normaux chez les homozygotes; ils s'élèvent chez l'hybride de 1925, mais s'abaissent passablement chez les hybrides de 1926 et 1928.

Le degré de vitalité dans la descendance de chacun des homozygotes est élevé.

Le taux de vitalité dans la descendance des hybrides, dans deux cas, s'abaisse d'environ 50 % sur celui des homozygotes; il s'élève considérablement dans le cas de 1928.

La proportion sexuelle, normale dans la descendance des homozygotes, accuse une forte augmentation du nombre des femelles dans celle des hybrides, production unique de femelles dans le cas de 1928.

Ajoutons que les éclosions des Papillons provenant des croisements $Aa \times Aa$ et de pontes de femelles Aa récoltées à l'état naturel, se font assez irrégulièrement et que les mâles ont tendance à éclore bien avant les femelles. Dans trois cas de femelles pondeuses, il est arrivé que lorsque les femelles filles ont commencé à éclore, tous les mâles étaient éclos 10-20 jours auparavant.

Admettons maintenant que ce soient des hybrides comparables à ceux de 1925, 1926 et 1928 qui aient franchi le barrage d'altitude. La nouvelle population installée par eux aurait, dans les deux premiers cas, débuté avec un nombre de Papillons limité, parmi lesquels les femelles auraient été en plus forte proportion et seraient écloses en partie après les mâles: *autant d'entraves importantes à l'établissement permanent de la population*. Dans le troisième cas, production normale de Papillons; mais comportant uniquement des femelles: *impossibilité complète de former la population*.

Et pourtant, ainsi que nous l'avons constaté chaque année, les populations de AA et aa de l'autre côté du barrage sont permanentes et ont même tendance à augmenter, surtout celles de aa dans les culs-de-sac.

Si donc, malgré les entraves à leur expansion, ces populations se maintiennent à un taux normal d'individus, *c'est que le passage des hybrides se renouvelle périodiquement* ⁽¹⁾. Or, c'est précisément ce que nos observations annuelles sur le terrain ont permis de démontrer.

RESUME ET CONCLUSIONS

La zoogéographie expérimentale est un auxiliaire précieux de la génétique. En s'efforçant de déterminer *la constitution génotypique des espèces et des races en rapport avec leur situation géographique*, elle touche au problème de l'Évolution. En précisant quels sont les facteurs qui contrôlent (qui limitent) la génétique des populations, elle contribue également à la solution de ce problème.

La création de nouvelles mutations ou de nouvelles génovariations dans le cadre spécifique dépend essentiellement de la constitution chromosomique des races en mélange. Mais la descendance de celles-ci est foncièrement sous la dépen-

⁽¹⁾ La petite race aa , de toute vraisemblance, est une mutation récente; elle n'existe pas dans la nomenclature et n'a jamais été signalée nulle part. Dans toute la région explorée des Alpes grisonnes, nous ne l'avons trouvée que dans la vallée de Münster, son habitat d'origine, et dans les culs-de-sac du Parc National, sa nouvelle patrie. Comme elle augmente chaque année en nombre d'individus, nous avons là le cas d'une mutation récessive nouvelle faisant souche et restant constante en raison de son isolement.

dance de toute une série de facteurs extérieurs. Il y a souvent opposition entre ces deux groupes de facteurs.

Certains auteurs, ils sont même assez nombreux, estiment que l'hérédité dans les croisements de races et les croisements interspécifiques n'est pas ce qui joue le rôle principal dans l'évolution des espèces.

MUNTZING, TEDIN et TURESSON (10) pensent que le rôle de l'hérédité comme agent de constitution de nouveaux biotypes au sein d'une espèce est très limité. TURESSON (25) considère que le climat, l'altitude, l'isolement géographique, etc., sont les facteurs essentiels. Cependant, ces auteurs reconnaissent que l'on ne peut en saisir le mobile que si l'on tient compte de la constitution génotypique des composants des populations.

Mais d'autres auteurs, tout aussi nombreux, et même plus nombreux, professent l'opinion contraire. GUYÉNOT (6) et WITSCHI (28), parmi les plus récents, attribuent le rôle principal à l'hérédité.

Ces deux opinions situent la question.

Personne ne niera plus que le patrimoine héréditaire ne se transmette intégralement selon les lois positives régissant les combinaisons de gènes dans les gamètes. Tous les embryons formés par une union entre individus présentant une caractéristique quelque peu différente reçoivent chacun la part des caractères des parents qui lui revient par le jeu de ces combinaisons. Une fois nés, leurs caractères deviennent apparents; leur transmission à la génération suivante se fait selon les mêmes lois qui en ont régi la formation à la génération précédente. Ce sont ces lois, bien connues aujourd'hui, qu'a établies la génétique expérimentale.

Cependant, si l'on étudie la composition génétique des populations dans leur milieu naturel, sauf cependant si ces études se portent sur des stations closes limitant l'apport d'éléments étrangers, on semble devoir convenir à première vue que les lois de la génétique telles qu'elles ont été établies par les expériences n'apparaissent pas comme pouvant toujours s'adapter aux individus en pleine nature. Pour quiconque n'est pas averti, il semblerait qu'il y ait une génétique de laboratoire et une génétique naturelle, l'une différente de l'autre.

C'est ce que d'aucuns, et il nous en est parvenu des échos, sont enclins de croire. Mais c'est qu'il est parfaitement vrai que la génétique des populations montre des divergences, évidemment apparentes, avec le Mendélisme.

Reprenons l'exemple de notre hybride Aa de *Nemeophila plantaginis*.

Voici une femelle qui pond sur une feuille de papier en laboratoire. En voici une autre qui dépose ses œufs sur une feuille de *Taraxacum* en liberté. L'élevage de la descendance de la première donne : 2 Aa : 1 AA : 1 aa. Nous admettons sans contredit que la ponte de la seconde aura produit en liberté les mêmes types de ségrégation et dans les mêmes proportions. Et pourtant, la population à l'état naturel se compose en permanence de 100 % de Aa. Est-ce à dire que le mécanisme de la ségrégation mendélienne n'agit que dans le premier cas? C'est ce qui paraîtrait être, si nos recherches n'en avaient établi la cause : contrôle de

l'hérédité par des conditions particulières d'altitude. Même observation avec *Lasiocampa quercus* des Alpes. Et c'est ainsi la même chose dans une infinité d'exemples.

Aussi, dire que ce sont les conditions du dehors qui jouent le principal rôle dans la sélection de nouvelles formes héréditaires ou dire que c'est l'hérédité qui est l'élément primordial dans ce domaine, ce n'est pas envisager la question sous son jour positif.

En réalité, l'un et l'autre des principes jouent un rôle qui peut être le plus important. Cela dépend des cas. Les mélanges de races sont régis par l'hérédité; les conditions extérieures limitent les manifestations de l'hérédité. Ces conditions peuvent être plus puissantes, moins puissantes, voire nulles; c'est une simple question d'équilibre.

Au cours de nos travaux de zoogéographie, nous avons pu déterminer le contrôle exercé par divers facteurs sur la génétique des populations, dans des circonstances variées de localisations géographiques et topographiques. Nous avons croisé en laboratoire un certain nombre de races de Papillons prises dans des localités différentes, les unes empêchant ou restreignant les possibilités de rencontre, les autres facilitant ces possibilités. Puis nous avons comparé les données obtenues avec la composition des populations de ces mêmes races telle qu'elle se présente dans leurs stations naturelles. Ces comparaisons ont fait ressortir les modalités du contrôle. Ces modalités se rattachent à deux catégories de facteurs : les *conditions extérieures* et la *constitution raciale dans l'hybridation*.

ADAPTATION ET SÉLECTION. — Une race qui pénètre dans une nouvelle station peut y rencontrer des conditions favorables ou défavorables. Le premier cas n'appelle pas de discussion. Dans le second, l'élément de contrôle réside dans l'adaptation aux conditions défavorables et la sélection individuelle qui en sera sans doute le résultat.

La sélection, ici, n'est pas la même que celle qui est à la base du Darwinisme; elle ne tend nullement à conserver les meilleurs génotypes ou à éliminer les moins aptes. Elle n'agit pas sur l'espèce, mais sur l'individu; elle s'adresse à des individus d'une même ponte, d'une même famille, tous semblables ou à peu près sous le rapport de la somme des forces de résistance. C'est une sélection purement individuelle régie, dans les cas étudiés, par le *hasard* et l'*intervention humaine*.

Le hasard agit indépendamment de la constitution raciale.

Nous avons vu comment les *Zygaena exulans* ont dû quitter leur habitat naturel au Parc National Suisse. Deux prairies voisines s'offraient à leur migration : l'une possédant la plante nourricière en abondance, l'autre ne la possédant que très pauvrement. Le hasard a poussé la population à émigrer dans cette dernière prairie, où elle a dû s'adapter à une plante inhabituelle à l'espèce, d'où disparition de *Z. exulans* de la localité. La sélection s'est portée aussi bien sur les individus de l'espèce que sur ceux de sa forme *vanadis* et de ses autres formes.

Le hasard d'un vent propice aurait pu porter la population vers l'autre prairie: les conséquences eussent été différentes.

Pour ce qui est du rôle de l'Homme, il exerce également son influence indépendamment de la constitution raciale.

Nous avons vu que les populations de *Maniola nerine* et de sa race *reichlini* sont établies en stations successives sur une voie de communication. La liaison entre celles de *nerine* (septentrionale) et celles de *reichlini* (méridionale) est faite par un groupe de stations mixtes intermédiaires, constituant la zone de contact (fig. 5 et 6). Or, les travaux nécessités par la réfection de la route nationale qui traverse le Parc National, route servant de voie de communication, ont fait disparaître l'une des stations du groupe de contact. Dès lors la liaison étant supprimée (postérieurement à nos recherches), il est à prévoir que les populations de *nerine* en subiront certaines modifications comparativement à l'époque ayant précédé la réfection de la route.

Le fait que les forêts du Parc National ne sont plus exploitées et que les arbres déracinés par l'ouragan sont laissés sur le terrain, modifie la proportion normale entre bois mort et bois vivant; là encore se trouve un élément de contrôle des populations. Il est facile d'en concevoir d'autres.

PARASITISME. — Le parasitisme peut être rattaché aux conditions du hasard, mais il peut dépendre aussi de la constitution raciale.

Normalement il y a équilibre numérique entre la somme des forces qui concourent à la destruction des individus (le parasitisme en fait partie) et la quantité moyenne d'œufs que peut pondre l'espèce. Nous avons démontré (PICTET 11) que pour une espèce qui pond 500 œufs, il suffit que le degré de survie soit de 0.40 % pour que l'espèce se maintienne dans un équilibre numérique suffisant. CUÉNOT (2) a calculé le degré de survie suffisant à un taux plus élevé, 1.33 %, mais sur une ponte de 200 œufs (théoriquement 2 % sur une ponte de 100 œufs).

En règle générale, il semble évident que le parasitisme, surtout de la part des ichneumonides et des tachinides, doive atteindre indistinctement les individus des divers composants d'une population. Mais vu la quantité des éliminés, il est à supposer avec raison que les proportions mendéliennes de ceux qui échappent peuvent être altérées. Cette altération ne se produit pas en laboratoire; il est des cas où elle ne se produira également pas à l'état naturel. Mais il en est d'autres où le parasitisme devient un contrôle de la génétique des populations.

Nous avons pu enregistrer dans de nombreux cas que lorsqu'une population émigre dans une nouvelle station, les parasites ne suivent pas immédiatement cette immigration; dès lors la population prend d'emblée un développement numérique considérable; cette circonstance est donc très avantageuse pour l'étude génétique de cette population et nous a permis de remarquer dans un cas certaines différences dans la composition génétique d'une population déjà établie (avec parasites) et d'une autre récente (avant l'arrivée des parasites).

La population des *Nemeophila plantaginis* dans les vallées en cul-de-sac en est un exemple. La petite race récessive *aa* est établie vers les cônes d'éboulis à 2,500-2,700 m. (fig. 13). Au début de nos recherches au Parc National, en 1920, nous n'avons rencontré qu'une seule femelle de cette race dans son habitat d'origine; les années suivantes elle est restée extrêmement rare, n'a même pas été repérée certaines années. Actuellement, elle est relativement abondante, non seulement dans son habitat d'origine, mais encore dans les culs-de-sac du Parc National.

Cette augmentation rapide exclut donc l'idée du parasitisme et montre que les ichneumonides et les tachinides de l'espèce ne vont pas jusqu'à cette altitude, en sorte que la race échappe à leurs atteintes. L'action du parasitisme est elle-même sous le contrôle des conditions topographiques.

LOCALISATIONS TOPOGRAPHIQUES. — Elles constituent sans doute l'élément essentiel de contrôle. Ce sont les localisations selon l'altitude qui sont les plus importantes.

Dans une station close qui ne comporte pas de grandes différences d'altitude, le jeu de la ségrégation mendélienne se fait normalement. Dans ces sortes de stations les races voisinent et se mélangent librement. Mais dans une station qui se compose d'étages successifs, comme c'est le cas des vallées en cul-de-sac, les proportions mendéliennes peuvent prendre une caractéristique absolument différente.

Reportons-nous à la distribution de *Maniola gorge*. Les deux races homozygotes, *gorge* et *triopes*, se rencontrent à mi-hauteur et conditionnent l'hybride *fuorni*. Là, la population est complète, trimorphe. Mais *triopes* et l'hybride sont seuls à pouvoir se déplacer en altitude; ils voisinent dans le fond des vallées, où ils s'unissent entre eux pour créer une population *hetero-homo*, composée seulement de *triopes* et de *fuorni* (fig. 13), tandis que *gorge*, se déplaçant préférentiellement dans les régions plus basses, où *fuorni* ne descend pas, le résultat en est la formation d'une population homozygote. Même constatation avec les *Lasiocampa quercus* alpins et certaines populations de *Nemeophila plantaginis*.

Nous avons vu que les hybrides possèdent, du fait des combinaisons des gènes apportés par les parents, une plus grande vigueur de vol en altitude, qui est un élément important de la formation des populations : possibilité de franchir les barrages que ne peuvent pas franchir les homozygotes, et d'aller installer leur progéniture de l'autre côté de ces barrages. Ce passage annuel de l'hybride dans une population déjà composée peut modifier sensiblement les proportions mendéliennes normales, ainsi que cela a été établi.

CONSTITUTION RACIALE. — L'hybridation de deux races entraîne parfois des perturbations importantes dans la descendance et joue ainsi le rôle de contrôle de la génétique des populations.

Les races qui sont de constitutions chromosomiques pouvant se combiner concourent seules à la formation de populations génétiques permanentes. Mais certaines races présentent avec d'autres certaines disharmonies chromosomiques qui sont alors un élément important de limitation.

Nos recherches montrent que *les races de localités rapprochées possèdent une constitution chromosomique semblable*, permettant la formation de populations dans des proportions normales de vitalité, de sexualité et de ségrégation de caractères. Ces conclusions découlent des proportions calculées dans des populations voisines, corroborées par l'expérience, proportions absolument conformes à une génétique normale et régulière. Par contre, *les races de localités éloignées possèdent respectivement un appareil chromosomique disharmonique*. Nos expériences montrent, en effet, que ces races, une fois croisées en laboratoire, présentent tous les symptômes de défauts germinaux qui sont la résultante de croisements entre organismes dont la constitution chromosomique n'est pas absolument semblable.

DIMINUTION DU DEGRÉ DE RÉSISTANCE ET DE VITALITÉ. — Il suffit de consulter les chiffres que nous avons publiés pour se rendre compte que *le degré de vitalité diminue en raison directe de l'éloignement géographique*. Lorsqu'il s'agit d'un hybride transporteur de ses géotypes, le degré de vitalité est également réduit, mais la nouvelle population peut subsister en raison de l'arrivée périodique de nouveaux hybrides.

Le degré de résistance aux maladies infectieuses est également diminué. GOLDSCHMIDT (5) a montré l'influence des croisements de races géographiques de *Lymantria dispar* sur la résistance de la descendance aux maladies infectieuses. TURESSON (25) a de même constaté que certains biotypes peuvent former une population dont la faible vitalité diminue l'extension. De notre côté, nous avons noté la diminution de résistance aux maladies infectieuses, dans plusieurs circonstances, au Parc National Suisse (toute une population décimée par la flacherie).

IRRÉGULARITÉS ONTOGÉNIQUES. — Des modifications survenant dans la durée normale des stades ontogéniques ont été enregistrées dans tous nos croisements de races géographiques éloignées, aucune dans les unions de races rapprochées. GOLDSCHMIDT (5) a lui-même constaté la chose avec certaines races géographiques de *Lymantria dispar*.

Ces irrégularités ont une répercussion sur la génétique des populations de deux façons différentes :

En premier lieu, elles amènent certains géotypes à être, au moment de l'hibernation, à un état de développement qui n'est pas apte à supporter l'hiver. Cela entraîne l'élimination de ces géotypes. C'est ce qui se présente notamment pour éliminer les AA et aa de la population hybridée de *Némeophila plantaginis*,

qui n'est ainsi composée que des Aa. En second lieu, ces irrégularités échelonnent les éclosions des Papillons, en sorte qu'il n'y a pas toujours concordance entre l'éclosion du mâle et celle de la femelle. Il arrive même que lorsque les femelles apparaissent, les mâles ont cessé de vivre.

PROPORTION SEXUELLE. — Dans tous les cas d'unions entre races de localités voisines, la proportion sexuelle est normale. Dans ceux de réunion difficile, le nombre de femelles tend à augmenter jusqu'à 3 ♀ : 1 ♂, et même 100 % de femelles. Lorsque la réunion est impossible, il n'est plus question de proportion sexuelle, puisque la survie est tombée à zéro ou n'a permis que l'éclosion de six femelles.

Des altérations de la proportion sexuelle à la suite de croisements ont été constatées un nombre considérable de fois. Parmi les auteurs qui ont observé ces altérations dans des populations, HALDANE (8), MORGAN (9), RITCHIE (23), SEILER (24), UVAROW (26), WITSCHI (28) ont également signalé de très grandes différences dans les proportions sexuelles. Nous-même (14) avons établi que les altérations de la proportion sexuelle sont parfois très accusées. VANDEL (27) a identifié la spanandrie géographique (disette de mâles).

De même que dans le paragraphe précédent, l'augmentation du nombre de femelles dans une population risque d'entraver la procréation de la descendance. Le cas de l'hybride de *Nemeophila plantaginis*, dont la descendance a comporté 100 % de femelles, est symptomatique de l'impossibilité de création d'une population.

STÉRILITÉ DES HYBRIDES. — Dans toutes les unions de races pouvant se rencontrer librement, les hybrides se sont montrés normalement féconds.

La stérilité des hybrides semble être un des résultats frappants du croisement entre races de localités complètement séparées, à en juger par les résultats des unions entre les *L. quercus* de Sicile et d'Écosse. Ceux-ci présentent, en outre, des caractères marqués de dégénérescence. La stérilité des hybrides a également été constatée dans les unions de *L. quercus* et de sa race alpina et dans celles des *N. plantaginis* de Genève et du Parc National. Lorsque l'accouplement a lieu, les œufs ne sont pas fécondés.

La stérilité des hybrides étant l'indication d'un fort éloignement de parenté phylogénique entre les races parentales, on en déduira que la parenté raciale entre les races étudiées est également éloignée.

Un phénomène qui se rattache, en une certaine mesure, à la stérilité est l'inappétence sexuelle dont font preuve les descendants obtenus de races complètement séparées. Normalement, en captivité comme en liberté, les mâles des races rapprochées sont très ardents à la recherche de la femelle, tandis que la plupart de ceux des races totalement séparées peuvent être parfois laissés jusqu'à leur mort avec des femelles, sans le moindre essai d'union.

Ce phénomène d'inaptitude à l'accouplement, qui est également très répandu

parmi les descendants du croisement *Cavia cobaya* × *C. aperea*, est un caractère de ségrégation qui peut, par conséquent, jouer un rôle dans la descendance. Mais, à en juger par celles de nos expériences qui se sont portées sur plus de deux générations, seul l'un des génotypes de ségrégation en serait affligé. Par exemple, à la F₂ du croisement *quercus* de plaine par sa race alpine A, les *quercus* reconstitués ne possèdent pas ce caractère, qui se rencontre surtout chez les individus de A. Il en est de même dans les croisements de Cobayes.

*
**

Ces diverses déficiences germinales, ainsi que la disproportion des sexes et la stérilité des hybrides, qui ne se présentent nullement dans les croisements de races pouvant se rencontrer librement, sont générales dans la descendance des races complètement séparées, et nous avons reconnu que ces dernières possèdent respectivement un appareil chromosomique disharmonique.

Cependant, dans les cas de séparation complète, les degrés de fertilité (nombre d'œufs) ne sont pas sensiblement inférieurs à la normale. La diminution de survie se manifeste graduellement depuis l'œuf : diminution de survie chez la chenille, diminution de survie chez la chrysalide, pouvant concourir successivement à l'élimination de l'adulte. Cela semble bien marquer que les unions de ces races créent dans l'hybride des combinaisons subléthales. Le fait qu'un certain pourcentage d'œufs n'est pas fécondé peut être interprété comme ayant la même origine.

Pour ce qui est de la disproportion sexuelle, il semble que la léthalité se porterait alors plus fortement sur les mâles que sur les femelles.

Cela nous amène à parler d'un cas particulier qui s'est présenté à la F₂ du croisement de la race alpine de *quercus* de moyenne altitude (A) par celle d'altitude supérieure (*alpina*). La proportion sexuelle à la F₁ avait été de 1 ♂ : 0.91 ♀, c'est-à-dire la proportion normale. La F₂ donna 141 cocons, dont 22 seulement éclore, soit 15 ♂ et 7 ♀ (2.14 : 1). Or, les 119 cocons non éclos, pour la plupart des mâles, restèrent plus d'une année en vie et finirent par périr sans avoir pu éclore.

Ce phénomène d'empêchement d'éclosion a également été observé par FEDERLEY (4) dans un croisement intergénérique de Sphingides, qui donna une plus forte proportion de mâles et dont les femelles ne purent éclore et moururent dans la période nymphale. La raison, selon l'auteur, en serait dans l'action subléthale de la combinaison d'un chromosome X de l'un des parents avec un Y de l'autre.

Les Sphingides de FEDERLEY, appartenant à deux genres, sont de parenté zoologique fort éloignée. Par analogie, nous concluons qu'il existe entre les deux races de *Lasiocampa quercus* un semblable éloignement de parenté. En outre, les disharmonies chromosomiques entre les races de localités éloignées et celles

de localités voisines marquent un degré de parenté extrêmement distant entre elles. La disproportion sexuelle, la stérilité des hybrides l'indiquent également.

Il y a donc un rapport entre le degré de parenté et le degré d'éloignement des habitats.

D'autre part, les races géographiquement éloignées diffèrent beaucoup plus du type, par les caractères du dessin et du pigment, que ce n'est le cas des races pouvant communiquer librement. A ce point de vue également, il existe un rapport entre le degré d'éloignement géographique et les caractères intraspécifiques.

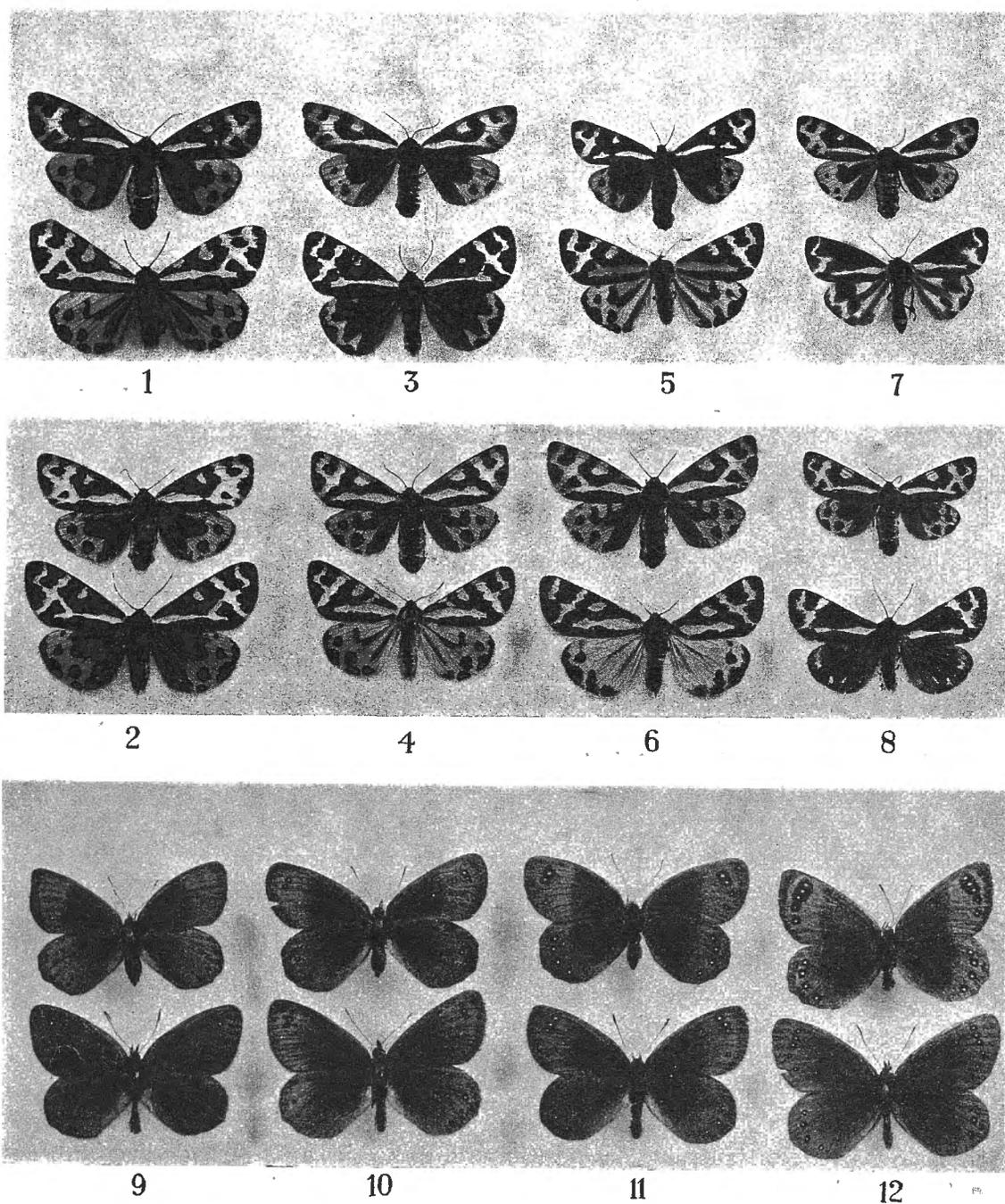
Ces constatations prennent sans doute de l'intérêt dans le domaine de la phylogénie, question qui dépasse les limites de ce Mémoire. Cependant, nous interpréterons ces faits du point de vue du mutationnisme.

La petite race *aa* de *Nemeophila plantaginis* a toutes les apparences d'une mutation nouvelle. On peut penser que sa mère, normale, aurait été atteinte dans son germe par le choc causé par son transport fortuit dans des régions de hautes altitudes tout à fait inhabituelles à l'espèce. La race AA est constante. Une réunion fortuite les réunit une fois, qui conditionne la formation d'un génotype nouveau pour l'espèce, l'hétérozygote *Aa*, fondateur de plusieurs populations. Il est à noter qu'une seule et unique rencontre a pu être suffisante pour créer cet hybride d'une façon permanente. Le récessif *aa* est une mutation germinale en relation seulement avec les gènes conditionnant le pigment.

L'espèce s'est ainsi augmentée de deux nouvelles unités héréditaires, la mutation et l'hybride, dont les constitutions chromosomiques, peu modifiées, permettent avec les autres races locales des combinaisons rationnelles. La proximité des stations perpétue cet état.

Les races de *Lasiocampa quercus*, *sicula* et *callunae* (Sicile et Écosse), connues depuis fort longtemps, doivent vraisemblablement leur origine aux perturbations géologiques qui ont provoqué la séparation de ces îles du Continent. Il s'agit là de mutations germinales, non seulement en relation avec les gènes du pigment, mais dont l'appareil chromosomique a été profondément atteint dans sa constitution. Il s'est ainsi créé, par successions de petites mutations de gènes, un empêchement à une combinaison rationnelle de leurs chromosomes avec ceux du type. L'isolement géographique a perpétué cet état. On peut en dire autant des *Nemeophila plantaginis* du Jura gessien et de ceux de l'Engadine, aux temps de la formation des Alpes.

Nous devons voir là une nouvelle preuve, à ajouter à d'autres démontrées par les expériences, tant chez les végétaux que chez les animaux, de l'action que peut exercer le milieu sur la formation des mutations, particulièrement dans les cas de cette étude, le milieu géologique.



Nemeophila plantaginis L.

FIG. 1. — Race du Jura gessien, ♀ et ♂.

FIG. 2. — Race du Mont Salève, ♀ et ♂.

FIG. 3. — Race de la rive gauche de la vallée de l'Inn (Grisons), ♀ et ♂.

FIG. 4. — Race de la rive droite de la vallée de l'Inn (Parc national suisse), ♀ et ♂.

FIG. 5. — Race du Tyrol méridional (AA), ♀ et ♂.

FIG. 6. — Race hybride du Parc national suisse (Aa), ♀ et ♂.

FIG. 7. — Race des hautes altitudes (aa), ♀ et ♂.

FIG. 8. — Variétés alpines, ♀ et ♂.

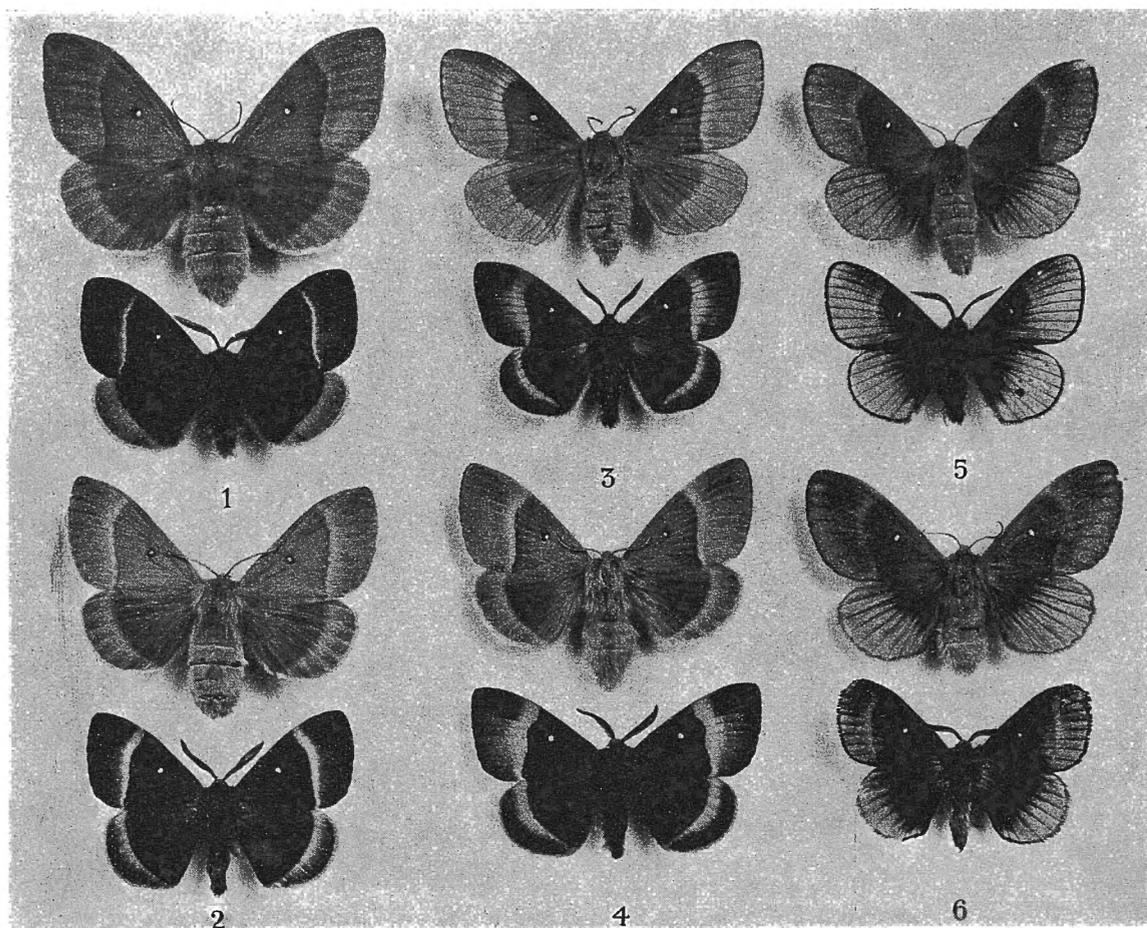
Maniola gorge ESP.

FIG. 9. — *Aber. erynis* Esp., ♀ et ♂.

FIG. 10. — *Maniola gorge* Esp., ♀ et ♂.

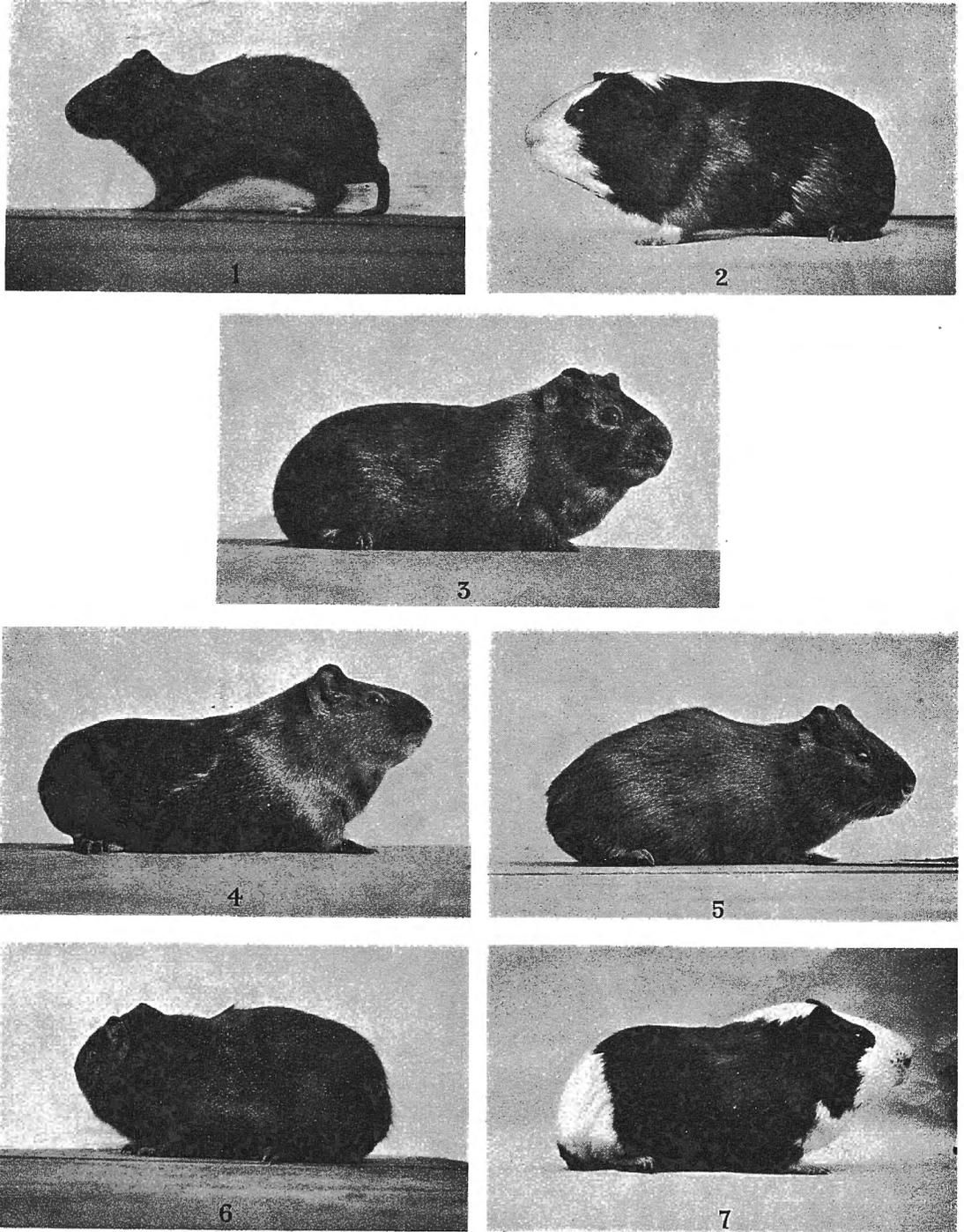
FIG. 11. — Génomévariation *triopes* Spr., ♀ et ♂.

FIG. 12. — Race hybride *fuorni* Pict., ♀ et ♂.



Lasiocampa quercus L.

- FIG. 1. — Race *sicula* Stgr, Sicile, ♀ et ♂. FIG. 4. — Race *alpina* Frei, Grisons (Suisse), ♀ et ♂.
 FIG. 2. — Race *spartii* Hbn, Allemagne, ♀ et ♂. FIG. 5. — Hybride *spartii* × *sicula*, ♀ et ♂.
 FIG. 3. — Race *callunae* Palm, Écosse, ♀ et ♂. FIG. 6. — Hybride *spartii* × *callunae*, ♀ et ♂.



Croisement interspécifique de Cobayes.

FIG. 1. — *Cavia aperea* d'AZ. (République Argentine).

FIG. 2. — *Cavia cobaya* MARCG. (Cobaye domestique).

FIG. 3. — Hybride F_1 .

FIG. 4, 5, 6 et 7. — Les quatre types de ségrégation à F_2 .

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BARBEY, A., Der Schwammspinner (*L. dispar*), in den Schweizerischen Alpen. (*Naturwiss. Zeit. f. Forst. und Landwirtschaft*, 468-470, 1909.)
2. GUÉNOT, L., L'Adaptation. (*Revue de l'Université de Bruxelles*, n° 4, 1925.)
3. DELCOURT, A., Recherches sur la variabilité du genre « *Notonecta* ». (*Bul. Sc. France et Belgique*, vol. XLIII, 373-461, 2 pl. 1909.)
4. FEDERLEY, H., Ueber sublethale und disharmonische Chromosomenkombinationen. (*Hereditas*, XII, 271-293, 1929.)
5. GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II et IV. (*Wilhelm Roux's Arch. f. Entw. der Organismen*, D. vol. 116, 136-201, 1929; D. vol. 126, 674-768, 1932.)
6. GUYÉNOT, E., La Variation et l'Évolution. II. L'Évolution. Paris, 1930.
7. GUYÉNOT, E. et M^e DUSZYNSKA, J., Stérilité et virilisme d'origine hypophysaire chez le Cobaye. (*C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, vol. 52, 30-32, 1935.)
8. HALDANE, J. B. S., Sex ratio and unilateral sterility in hybrids animals. (*Journ. of Genetics*, vol. XII, 101-110, 1922.)
9. MORGAN, T. H., An alteration of the sex-ratio induced by hybridization. (*Proc. Soc. Exp. Biology and Medicine*, vol. VI, n° 3, 1911.)
10. MUNTZING, A., TEDIN, O. and TURESSON, G., Field studies and experimental methods in taxonomy. (*Hereditas*, vol. XV, 1-12, 1925.)
11. PICTET, A., Sur l'équilibre naturel entre les diverses espèces animales. (*Arch. Sc. phys. Nat. Genève*, XXXI, 456-361, 1915.)
12. — Recherches expérimentales sur l'adaptation de *Lymantria dispar* aux Conifères et à d'autres essences. (*Bull. Soc. Entom. Suisse*, XIII, 20-54, 1916.)
13. — Localisation dans une région du Parc National Suisse d'une race de Papillons exclusivement composée d'hybrides. (*Rev. Suisse Zool.*, vol. XXXIII, 136-138, 1926.)
14. — La proportion des sexes dans les espèces sexués et les espèces parthénogénétiques. (*C. R. III^e Congrès intern. Entomol. Zurich, 1905* [Weimar, 1926], 305-322, 1926.)
15. — Les conditions du déterminisme des proportions numériques entre les composants d'une population polymorphe de lépidoptères. (*Rev. Suisse Zool.*, 473-505, 1 pl., 1928.)
16. — Une des conséquences du retrait de l'exploitation agricole au Parc National Suisse. (*Verhand. Naturf. Gesell. Basel*, XL, 2^e partie, 452-458, 1929.)
17. — Recherches de génétique dans des croisements de *Lasiocampa quercus* et de ses races *alpina* d'altitudes moyenne et supérieure. (*Bull. Soc. Lépidopt. Genève*, 140-165, 1 pl., 1931.)
18. — Sur les populations hybridées de Lépidoptères dans la zone de contact entre les habitats de deux races génétiques. (*C. R. V^e Congrès intern. Entomol.*, 1-24, 4 pl., 1932.)

19. PICTET, A., Ségrégation mendélienne des degrés de fertilité dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes. (*Ass. Franc. Avanc. Sciences. Chambéry*, 313-319, 1933.)
 20. — Les populations hybridées de *Maniola gorge* Esp. et de ses races au Parc National Suisse et dans la région limitrophe. (*Bull. Soc. Entom. Suisse*, XVI, 421-441, 1 pl., 1935.)
 21. — Écologie et génécologie de *Maniola nerine* Frr. au Parc National Suisse et dans la vallée de Münster. (*Ibid.*, XVI, 378-394, 1 pl., 1935.)
 22. REHFOUS, M., Quelques particularités de la faune lépidoptérologique de Genève et environs. (*Ibid.*, XVI, 159-160, 1934.)
 23. RITCHIE, J., The influence of Man on animal life in Scotland. Cambridge, 1920.
 24. SEILER, J., Geschlechtschromosomen Untersuchungen an Psychiden. (*Zeit. ind. Abstam. Vererbungslehre*, 81-92, 1927, 1-19, 1923.)
 25. TURESSON, G., The geographical distribution of the alpine ecotype of some aurasiatic plants. (*Hereditas*, XV, 329-346, 1933.)
 26. UVAROV, B. P., Insects and climat. (*Trans. Entom. Soc. London*, avril 1931.)
 27. VANDEL, A., La spanandrie géographique. (*Rev. génér. Sciences*, 1924.)
 28. WITSCHI, E., Ueber geographische Variation und Artbildung (*Rev. Suisse Zool.*, 30, 1923.)
-

**ÜBER DAS AUFTRETEN UND DIE VERBREITUNG
DER WANDERMUSCHEL
(*DREISSENSIA POLYMORPHA* PALL.) IM BALATON**

VON

GÉZA ENTZ (Budapest, Tihany).

Trotzdem erst kürzlich einige Mitteilungen über das Vorhandensein und über die Verbreitung von *Dreissensia polymorpha* im Balaton von O. Sebestyén publiziert wurden, möchte ich die älteren und neuesten Beobachtungen zusammenfassen, da eben durch einige dieser neueren Beobachtungen Licht auf den Zusammenhang zwischen der Biologie dieser Muschel und seiner Umwelt geworfen wird.

Ich will mit den aus Ungarn bekannten Angaben über das Vorkommen von *Dreissensia* beginnen.

1790. GROSSINGER, J., Zwischen Kurtakeszi und Isa, in einem toten Arm der Zsitva, ferner im Büdösér, beide im Komitate Komárom.
1823. TISZASZENTMIKLÓS, Sammlung des Ung. National Museums. Papp D, Soós L.
1856. FRIVALDSZKY, I., Sogenannter unterer Donaulauf (von Orsova an?).
1865. — In der Donau und in an dessen Ueberströmungsgebiet entstandenen Teichen; im Mittelgebirge und in der Ebene nicht selten; oft in grösseren oder kleineren Gruppen heften sie an Steine, oder an im Wasser liegenden Holzstücken, oft an grössere Muscheln (Anodonta) mit ihren starken, braunen Fäden (Byssus) befestigt (pag. 131).
1860. MARGÓ, TH., Budapest Donau, Ujpester Hafen.
1878. KRENNER, J. S., Budapest, Wasserleitung.
1881. HAZAY, GY, Budapest, Donau.
1894. LENDL, A., Bega in litt. 1835.
1898. ENTZ, G., sen., Budapest?
1899. LENDL, A., Bega zwischen Nagytapolovec und Bapsa, im Bega Kanal und im unteren Laufe der Donau.
- 1894-1896. SZÉP, Pozsony (Pressburg), Donau.

1902. ORTVAY, TH., Pozsony (Pressburg), Donau.
 1908. PAPP, D., Zagyva, Malomzug.
 1915. SOÓS, L., Tisza : Titel, Törökszentmiklós, Óbecse, Szeged, Szolnok.
 1915. — Ferencsatorna : Verbász.
 1915. — Duna, Budapest.
 1917. CZÓGLER, K., Tisza, Szeged.
 1923. CZÓGLER, K., Tisza, Szeged.
 1924. UNGER, E., toter Donau-Arm Györ.
 1929-1930. SOÓS, Duna, Budapest.
 1932. ENTZ, G., jun., Balaton, Tihany.
 1933. — Balaton.
 1933. PATAKY, B., Sió, von Siófok bis Keselyüs Lukács K. in litt. 1935.
 1933. UNGER, E., toter Donau-Arm, Hafen Bassein am Lágymányos.
 1934. CZÓGLER, K., Tisza, Szeged.
 1934. ENTZ, G., jun., Balaton.
 1935. — Balaton.
 1935. LUKÁCS, K., Sió, bei Siófok.

Wie auch aus der mitgeteilten Liste ersichtlich ist, kommt diese charakteristische Muschel in Ungarn in den Gewässern des flachen Landes weit verbreitet vor. Sie wurde zu erst vor fast 150 Jahren (1790) von J. Grossinger (1794) so genau beschrieben, dass der gelehrte Pater zweifellos diese Muschel lebend in der toten Zsitva und im Búdösér gefunden hatte (Vergl. Entz sen. 1901 und Dudich und Wagner 1935). Heute ist *Dreissensia polymorpha* aus folgenden Gewässern Ungarns bekannt : Aus der Donau von Pozsony (Pressburg) bis zum Kazán Pass, aus der Tisza (Theiss) von Szolnok bis Titel, aus der Bega, dem Begakanal, der s. g. toten Zsitva und Búdösér, dem Ferencz-csatorna, Zagyva, Sió, Sió-Kanal und dem Balaton. Die ersten Exemplare im Balaton fand Dr. E. Huf am 12.IX.1932, im s. g. Kisöböl vor der Biologischen Station in Tihany (Vergl. Entz und Sebestyén 1932). Vor dieser Zeit scheint diese Muschel im Balaton nicht vorgekommen zu sein, da sie von niemand angetroffen und erwähnt wurde, obwohl gerade in den letzten Jahrzehnten viele Faunisten die Tierwelt des Balatons untersuchten (Vergl. die Literatur in G. Entz sen.).

Seit der Errichtung des Biologischen Forschungs-Institutes in Tihany wurden hauptsächlich in den Sommermonaten, viele Plankton-Untersuchungen durchgeführt (Entz, Sebestyén, Scherffel, Kottász, Uhlenhut) doch wurde die Veliger-Larve erst im Jahre 1934 von O. Sebestyén (1934 A) gefunden; Sebestyén konstatierte, dass die Veliger-Larven in den Jahren 1934 und 1935 von Anfang Mai bis Ende Oktober schwärmten. Ihre Zahl war im Jahre 1934 gross, Anfang Sommer 1935 noch grösser, aber keinesfalls so hoch, als es Apstein (Sebestyén 1934 A) von den norddeutschen Seen angibt, wo sie zu dieser Jahreszeit die Hauptmasse des Planktons bilden sollen. Die Larven setzen sich auf entspre-

chend festen Substrat fest und besiedeln in unzähligen Mengen Hafengebäuden, Pfähle, Treppen, Steine, Schiffe, Rohrschäfte, Stengel von *Potamogeton*, *Myriophyllum* und anderen Wasserpflanzen so auch *Trapa* in der Bucht von Keszthely (O. Keller 1935). Sehr oft setzen sie sich auf Muscheln (Najaden) aber auch auf *Dreissensia* selbst fest; ferner wird die Schnecke *Lithoglyphus* und auch der Sumpfkrebs [*Astacus (Potamobius) leptodactylus*] nicht verschont. Gewöhnlich ist *Dreissensia* in grosser Zahl an festen Objekten an zu treffen. Es ist bekannt, dass sie sich in Folge der grossen Menge ihrer Eier ungemein rasch vermehren kann. Es wurde schon oft beobachtet, dass *Dreissensia* plötzlich irgendwo erscheint, sich rasch vermehrt, aber dann auch bald verschwindet (Schlesch H.). In Ungarn wurde diese Erscheinung zuerst von J. S. Krenner (vide Margó, 1879, Entz, G. sen., 1898) beobachtet. Nach seiner Feststellung hatte sich *Dreissensia* im Jahre 1878 in den Röhren der Wasserleitung von Budapest eingebürgert und sich dort so stark vermehrt, dass die Leitung verstopft wurde. Diese Plage wiederholte sich jedoch seit dieser Zeit in der Budapester Wasserleitung nicht mehr. (Vergl. P. Török 1935.) Im Jahre 1933 vermehrte sich *Dreissensia* in den Bassins und Röhren der Hafenerwerke des Budapester Winterhafens am sog. Lágymányos so stark, dass diese Wasserbehälter nicht nur an ihrem Boden, sondern auch an den glatten Beton-Wänden etagehoch, in mehreren Schichten übereinander einen Besatz in Gewichte von mehreren Meterzentner aufweisen [vide bei K. Lukács (1934) die Bemerkung von E. Unger]. Im Ujpester-Hafen kommt *Dreissensia* nach den Angaben Th. Margó's (1879) seit dem Jahre 1860 an geeigneten Stellen aber immer nur in kleiner Zahl vor. A. Lendl (1898, 1899, 1935) berichtet davon, dass im Jahre 1894 im Inundationsgebiet der Donau, im Bega-Kanal und in der Bega *Dreissensia* zwischen Nagytapolovec und Bapsa und auch in Temesrékás *Dreissensia* vorhanden war. In der Umgebung der Gemeinde Temesrékás vermehrte sich *Dreissensia* im Bega-Kanal in einigen Jahren so stark, dass die Muscheln von der Bevölkerung als Futter für Schweine und Enten später sogar als Dünger verwendet wurden. Diese riesige Menge verschwand aber nach einigen Jahren spurlos. Seitdem *Dreissensia* im Balaton aufgetaucht ist wurde ihre Vermehrung vom Biologischen Forschungsinstitut in Tihany verfolgt. Zuerst publicierte darüber G. Entz (1934) eine Mitteilung. Im selben Jahre teilte auch Sebestyén (1934) ihre über das Erscheinen und über die Vermehrung von *Dreissensia* gemachten Beobachtungen mit. Im Jahre 1935 fasste sie dann alle ihre Beobachtungen zusammen und machte sie mit einigen Photos illustriert in der Zeitschrift ung. zoologischen Gesellschaft (1935) und für weitere Kreise in einer populären naturwissenschaftlichen Zeitschrift (1935) bekannt. Ausser diesen Publikationen sind in Fischerei-Zeitungen (Lukács, K. 1934, 1935, E. Unger 1934) in ungarischen wissenschaftlichen zoologischen und in populären Zeitschriften, ja auch in Tagesblättern verschiedene Mitteilungen über das Auftauchen und das Vorhandensein dieser bis jetzt aus dem Balaton nicht bekannten Muschel erschienen (vide L. Lukács, E. Unger,

A. Lendl, O. Keller). Auch wurde das Biologische Forschungsinstitut in Tihany von Badedirektionen, so wie auch von Privatpersonen mit Briefen im wahren Sinne des Wortes bestürmt. Es wurde gefragt, wie diese Muschel plötzlich in so grosser Zahl erscheinen konnte? Ob dieser unangenehme Eindringling im Balaton nicht ausgerottet werden könnte? Oder ob er nicht zu etwas verwendet werden könnte?

In Forschungsinstitut hatten wir uns selbst manch ähnliche Fragen gestellt. Wir verfolgten die Vermehrung der Wandermuschel seit ihrer Erscheinung, machten Untersuchungen über ihr Wachstum, und stellten das prozentuelle Verhältniss zwischen *Dreissensia* und den Najaden des Sees in den Jahren 1932-1935 fest. (O. Sebestyén 1934, Entz 1932 und 1934.) Ferner machten wir



FIG. 1. — Aus Najaden (hauptsächlich aus *Anodonta cygnea*) bestehende Strandguirlande («Turzás») am 23. V. 1932. Tihany Rév. An den abgestorbenen Muscheln keine *Dreissensien*.

Aufnahme von M. Rotarides.



FIG. 2. — Hauptsächlich aus *Anodonta cygnea* bestehende Strandguirlande am 2. X. 1935. Tihany, Leányüdülo. Alle Najaden mit vielen *Dreissensien* besetzt.

Aufnahme von O. Sebestyén.

Beobachtungen darüber, wo die Muschel im Balaton vorhanden ist und in welcher Menge; wie sie sich vermehrt und wie viel sie jährlich wächst. Auch wurden Aufnahmen von ihrer Ansiedlungen gemacht. Wir stellten fest, dass heute die Muschel im ganzen Balaton vorhanden ist und sich an den verschiedensten festen Objekten festsetzt. Sehr auffallend ist die Tatsache, dass *Dreissensia* gewöhnlich in grosser Zahl an irgend einem Objekt ansiedelt. Die Ursache dafür, dass sich *Dreissensia* an Muscheln, Krebsen, etc., in so grosser Zahl dicht nebeneinander sich ansetzt, dachten wir darin suchen zu können, dass am ausgebreiteten, schlammigen, sowie leicht beweglichen, sandigen Grund des Balatons nicht eben viele zur Ansiedelung für *Dreissensia* geeignete « feste » Plätze vorhanden sind; doch glauben wir, dass daneben auch noch andere Faktoren mitspielen, in erster Linie der Faktor, dass die Larven in Schwärmen herumtummeln und vielleicht gemeinsam durch irgendeinen Reiz geleitet feste Gegenstände aufsuchen und sich massenhaft auf diesen niederlassen. Die letztere

Annahme scheint in der Feststellung O. Sebestyén's eine Stütze zu erhalten, in der sie angibt, dass sich junge Muscheln in einem Behälter nicht gleichmässig verteilen, sondern immer stellenweise ansammeln (Protokoll 1935).

Nach unseren Aufzeichnungen war *Dreissensia* im Jahre 1932 nur sehr spärlich im Balaton vorhanden; im Jahre 1933 bereitet sie sich rapid aus, da sie im Jahre 1934 schon überall vorhanden war und sehr viele feste Gegenstände mit einem wahren « Muschelrasen » überdeckte. Die im Jahre 1934 angetroffenen



FIG. 3. — Balaton-Földvár am 3. IX. 1935. — Im Vordergrund des Bildes befinden sich im seichtem Wasser mit *Dreissensien* bewachsene Najaden (haupts. *Unio pictorum*), im Hintergrund sind gerade, schlingen- oder kreisförmige Furchen, die Bahn der Najaden zu erkennen.

Aufnahme von F. Mihályi.

« Muschelrasen » zeigten, dass ihre Ansiedlung nur in demselben Jahre geschehen sein konnte, da die Ansiedler erst die Grösse von einigen Monaten alten Muscheln erreicht hätten (Sebestyén 1935). Besonders überraschend waren die Muschel-Ansiedelungen an den Treppen des Badehauses von Balatonfüred. Hier waren im Oktober 1934 so viele Muscheln ansässig, dass für die Ansiedlung der verschiedenen Spongillen-Arten, welche sich an diesen Treppen seit Jahrzehnten regelmässig im Sommer zu entwickeln pflegten, überhaupt kein Platz übrig blieb.

Auch wurden an Krebse [*Astacus (Potamobius) leptodactylus*], Cephalo-

thorax, Scheren, Beine, Augen, die Dorsalseite dicht, die Ventralseite spärlicher mit *Dreissensia* bewachsen.

Im Jahre 1935 traf O. Sebestyén an den Stufen des Badehauses von Balatonfüred Anfang Oktober im Vergleich zum Jahre 1934 viel weniger Muscheln (Protokoll 1935). Auch teilte uns K. Lukács mit, dass unter den in einem Fange angetroffenen Krebsen im letzten Sommer viel weniger mit *Dreissensia* besähte Individuen vorhanden waren, als im Jahre 1934. (Lukács, K. in Litt.)

Es scheint also, dass sich *Dreissensia* seit dem Jahre 1932 im ganzen Balaton verbreitet. Fast von allen Badeplätzen und Ansiedelungen bekamen wir briefliche, oder mündliche Meldungen über die *Dreissensia*-Plage. Ausser Verletzungen verursachte die starke Vermehrung auch noch andere Unannehmlichkeiten. Nach einer brieflichen Mitteilung, K. Lukács (28.IX.1935) soll die Röhre der

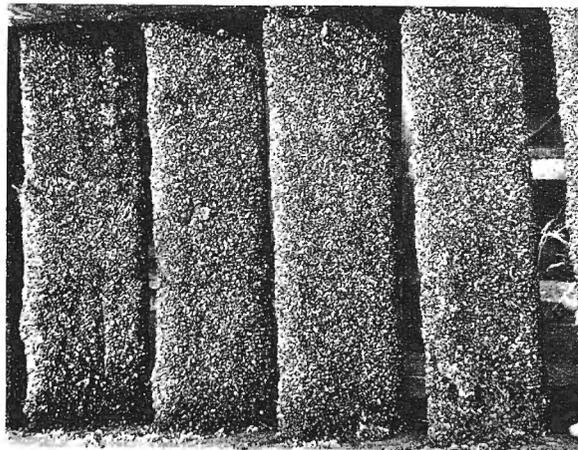


FIG. 4. — Treppen des Badehauses von Balatonfüred am 9. X. 1934, alle Treppen sind mit einem wahren Rasen von *Dreissensia* besetzt. Keine Spongillen.
Aufnahme von M. Szabó.

Wasserleitung, welche aus dem Siókanal zum Fischbehälter führt, in Siófok durch *Dreissensia* allein verstopft worden sein. Auch teilte M. Gramantik brieflich mit, dass die Balaton-Schiffe im Jahre 1935 mit solcher Menge von *Dreissensia* « bewachsen » werden, dass sie mehrere Meterzentner vor ihren herumschleppen mussten. Wie und woher kam *Dreissensia* in den Balaton? Wir konnten feststellen, dass in den letzten Jahren sich mehrere Möglichkeiten für eine solche Einwanderung boten. Es wurden vor einigen Jahren Fischer aus der Donau an den Balaton ver-

setzt, welche ihre alten, in der Donau gebrauchten Geräte (Reusen) mitbrachten und diese im Balaton benützten. Ferner wurde die Verbindung durch den Siókanal mit der Donau dazu benützt (aber nur in den letzten Jahren) Gummiboote durch diese Verbindung in den Balaton zu bringen. Es ist auch uns bekannt geworden aus den Protokollen der Balaton Schiffverkehrs-Gesellschaft, dass im Jahre 1927 ein Eisenschleppschiff, welches lange Jahre in der Donau als Transportschiff verwendet worden war durch den Sió-Kanal in den Balaton befördert wurde. Alle diese Objekte konnten beim Einschleppen von *Dreissensia* aus der Donau in den Balaton eine Rolle gespielt haben, da *Dreissensia* sowohl in der Donau wie — nach einem Brief von K. Lukács im Siókanal von dessen Mündung in die Donau bei Keselyös, bis zur Schleusse (auch die Schleusse selbst war am 29.IX.1935 mit *Dreissensia* besetzt), in Siófok — seit 3-4 Jahren vorkommt und nach den Beobachtungen B. Pataky's in grosser Anzahl anzu-

treffen ist. Die Schiffe besitzen auch im Süsswasser, wie dies Behning (1928) zuerst genauer angab und wir auch im Balaton konstatieren konnten (vergl. auch M. Gramantik 1935 in Litt.) einen ausgesprochenen Bewuchs von Pflanzen- und Tieransiedelungen. Im Balaton spielen in dieser Gesellschaft heute jedenfalls *Dreissensia* und der kleine Amphipode *Corophium curvispinum* die Hauptrolle; ausserdem kommen auch *Spongilla*-Kolonien und Ansiedelungen anderer Tiere und Pflanzen den von Behning als *Periphyton* bezeichneten Gesellschaft vor. O. Sebestyén fand am 13.VI.1934 im Hafen von Siófok an dem Eisen-schleppschiff, welches aus der Donau durch den Siókanal in den Balaton befördert wurde, die Unterseite mit einer riesigen Zahl von *Dreissensia* besetzt, ferner fanden sich *Corophium*, das Bryozoon *Fredericella*, grüne sowie farblose Spongillen und die Alge *Cladophora* (Protokoll, 3.VI.1934) vor.

Aus diesen Feststellungen scheint es uns sehr wahrscheinlich zu sein, dass *Dreissensia*, so wie auch *Corophium* aus der Donau, respektive Siókanal durch Vermittlung menschlicher Geräte, Fahrzeuge, Schiffe, etc., eingeschleppt wurden. Wäre dies der Fall, so müsste die Verbreitung von *Dreissensia* von Siófok aus ausgegangen sein.

Warum sich *Dreissensia* im Balaton so rapid verbreiten konnte, ist wie bekannt, in der Biologie der Larven so wie der der erwachsenen Muschel zu suchen, welche beide zu ihren Gedeihen im Balaton nicht nur ein geeignetes Milieu aber auch genügende Nahrung in Form von Kleinorganismen und Detritus fanden. Beide, Larve und die erwachsene Muschel sind Strudler und Partikelfresser. (Dass *Dreissensia* sehr grosser Menge Partikelchen dies dem Wasser entfernt, stellte im Sommer 1935. L. Haranghy experimentell, einwandfrei fest. Seine Arbeit erscheint in den « Math. Naturwiss. Berichten der ung. Akademie d. Wissenschaften ».)

Die Ursache dafür, warum sich *Dreissensia* im Jahre 1935 nicht in so grosser Menge an feste Objekte ansiedelte wie im Jahre 1934, kann vielleicht im dem abnorm niedrigem Wasserstand des Balatons im Jahre 1935 gesucht werden. An vielen Stellen gerieten *Dreissensia*-Ansiedelungen auf das Trockene und starben ab. Die Wandermuschel kann sich zwar von ihrer Ansiedelungsstelle ablösen und weiterkriechen, doch scheint dies nur selten der Fall zu sein. Nach

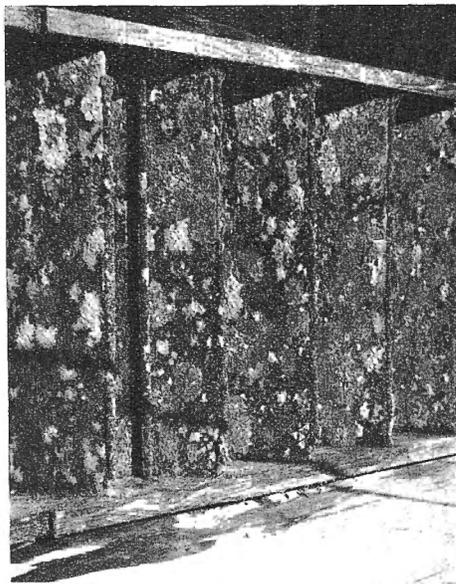


FIG. 5. — Treppen des Badehauses von Balatonfüred am 1. X. 1935, mit grösstenteils mit Spongillen [*Eunapius carteri* (grau) und *Ephidatia fluviatilis* (?) (fast weiss)] bewachsen zwischen ihnen bestehen die dunklen « Flecke » aus *Dreissensia*-Rasen.

Aufnahme von O. Sebestyén.

Brehm (Ausgabe 1925, 1, Bd. S. 541) soll sich *Dreissensia* im Winter in das tiefere Wasser zurückziehen. Diese Angabe konnten wir aber nicht bestätigen; an bezeichneten und zeitweise kontrollierten Steinen stellten wir fest, dass *Dreissensia* auch beim Einfrieren des Sees ihre Ansiedelungstelle nicht verlässt und im Winter überall im seichten Wasser anzutreffen ist. (O. Sebestyén 1935.)

Die Frage, ob durch das Auftreten von *Dreissensia* eine Veränderung in der Biocoenose des Balatons zu erwarten sei, oder nicht, ist heute noch nicht zu beantworten. *Dreissensia* gehört ja in die Gesellschaft der Tiere, welche im Balaton vor ihrer Erscheinung schon vorhanden waren. Viele Tiere der Balatonfauna scheinen in der Donau Urbewohner zu sein, der Balaton ist nur ärmer in seiner Fischfauna und Schneckenfauna, wie die Donau. In dieser Hinsicht bildet der Balaton nur ein Bruchteil der Donaufauna, wir könnten sagen eine verarmte Fauna eines Ponto-Kaspischen Flusses. Es scheint eher wunderbar zu sein, dass *Dreissensia* erst in den letzten Jahren bis in den Balaton vorgedrungen ist; diese Tatsache weist entschieden darauf hin, dass bei der Verbreitung der Wandermuschel tatsächlich der Mensch durch Kanalbauten und Transportmittel die wichtigste Rolle spielt. So lange der Balaton mit der Donau in keiner Verbindung stand und keine Fahrzeuge von der Donau in den Balaton gelangen konnten war auch keine *Dreissensia* im See. Erst nach der Befahrung des Kanals tauchte die Wandermuschel auch im Balaton auf.

Da sich die Wandermuschel nach ihrem Eindringen in den Balaton in so kolossalen Mengen vermehrte, könnte es nicht unmöglich erscheinen, dass eventuell manche heute noch im Balaton lebende Organismen durch sie verdrängt und vielleicht sogar ausgerottet werden könnten, wenn der Vermehrung dieser Muschel keine Hindernisse in den Weg treten sollten. Es schien uns in Jahre 1934 nicht für unmöglich, dass durch die immense Ansiedelung von *Dreissensia* an *Astacus (Potamobius) leptodactylus* dieser Krebs bei seiner Häutung gestört und sogar zum Absterben gebracht werden könnte. Dies ist aber nicht der Fall; im Sommer 1935 stellten wir an mehreren Exemplaren des Sumpfkrebsses, deren Cephalothorax mit einer riesigen Anzahl von *Dreissensia* besiedelt waren fest, dass sie sich ohne jegliche Störung häuteten. (Protokoll, Aquariumbeobachtung 1935, O. Sebestyén.)

Dass Najaden durch die Ansiedelung von *Dreissensia* ungünstig beeinflusst werden und dadurch auch absterben, ist eine Tatsache. Beim Ansiedeln von *Dreissensia* zeigt sich das erste Zeichen einer Störung des normalen Lebens der Najaden in ihrer Bewegung. Najaden ziehen normalerweise bei ihrer Fortbewegung gerade Furchen. Diese werden durch die einseitige Belastung durch *Dreissensia* zu Bögen, ja zu Schlingen oder Kreisen verwandelt. Dies sehen wir besonders deutlich am 3.IX.1935 in seichtem Wasser des Hafens von Balatonföldvár (Siehe Photo). Werden die Muscheln von *Dreissensia* so stark überwuchert, dass sie ihre Schalen nicht normal öffnen und schliessen können und in ihrer Ernährung gehindert werden, dann sterben sie auch ab. Wir beobachteten viele von

Dreissensia überwucherte, abgestorbene *Anodonta* und *Unio* Exemplare am 6.VII.1935 in Balatonföldvár, ferner am 1.IX.1935 am Südufer von Tihany wo sich eine Strandguirlande von über 110 m Länge und 30 cm Breite aus Najaden gebildet hatten, die pro 1 m² aus 70-329 abgestorbenen und von Dreissensien bewachsenen Najaden bestand. Dass aber Najaden auch ohne *Dreissensia*-Plage im Herbst in grosser Menge absterben, haben wir auch beobachtet. (Vergl. Entz 1932.)

Die Ansiedelungen von Spongillen und Bryozoen wurden im Jahre 1934 von den Treppen des Badehauses von Balatonfüred durch kolossale Massen von

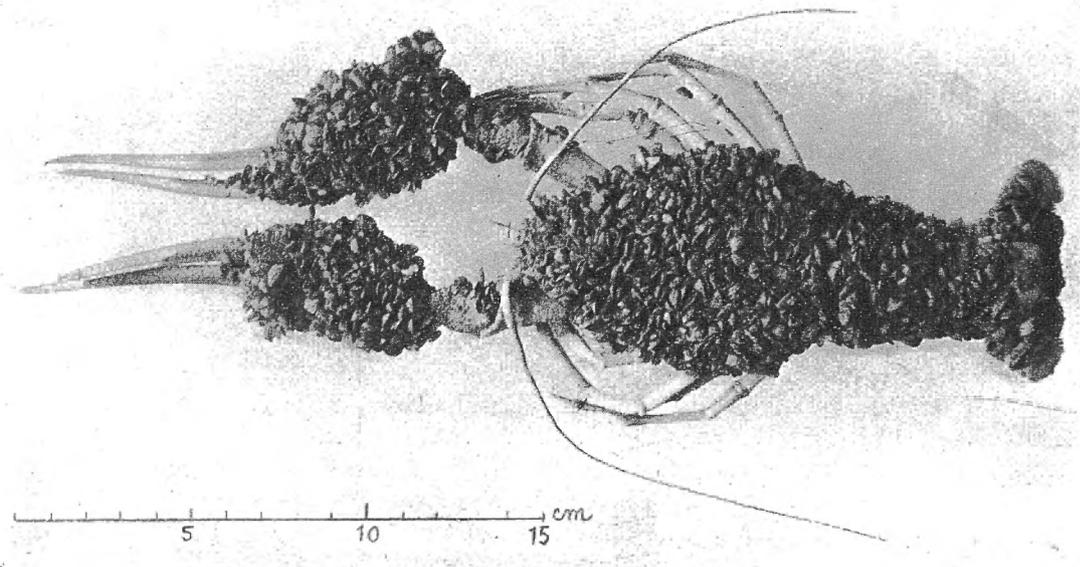


FIG. 6. — Mit Dreissensien besiedelter Sumpfkrebs [*Astacus (Potamobius) leptodactylus*].
Siófok 28. IX. 1934.

Aufnahme von O. Sebestyén.

der Wandermuschel verdrängt. Im Jahre 1935 scheint aber die Zahl der Ansiedelungen von Spongillen und von *Dreissensia* zu Gunsten der Spongillen verschoben worden zu sein. Dies erfolgte zum Teil dadurch, dass die Spongillen die jungen Dreissensien überwucherten und diese dann abstarben, zum Teil wurden aber die Dreissensien an der Ansiedelung verhindert. Was die Ursache dieses Verdrängens der *Dreissensia* durch *Spongilla* im Jahre 1935 und die des Verdrängens von *Spongilla* durch *Dreissensia* im Jahre 1934 bilden konnte, lässt sich zur Zeit nur vermuten. Wahrscheinlich spielt in diesem Kampfe die Zeit des Erscheinens der Veliger-Larven respektive der Spongillen-Schwärmer eine Rolle. Eine Art « jus primae occupationis » scheint in der Natur mit zu spielen.

Die Muscheln selbst fallen aber anderen Organismen zum Opfer, die Veliger-Larven werden von den Plankton-fressern dezimiert. Die erwachsenen, besonders halbwüchsigen Muscheln werden von Fischen (*Esox*, *Silurus*, *Lucioperca*, *Perca* aber auch von *Cyprinus carpio* Unger 1934, Lukács 1934, 1935) gefressen. Auch Enten verzehren grosse Mengen von ihnen und auch Schweine (Lendl, A. 1935). Der Sumpfkrebs frisst *Dreissensia* mit einer wahren Passion (Aquariumbeobachtung Sommer 1935). Der Mensch schafft zwar durch seine Wasserbauten und Fahrzeugen Ansiedelungsplätze für See, vertilgt aber auch bewusst und unbewusst viele von ihnen.

Im Balaton spielt sich momentan ein tatsächlicher Kampf ums Dasein vor unseren Augen ab. Wir sind gespannt, ob der Eindringling oder die alten Kolonisten den Sieg davontragen werden, oder aber ob ein Kompromiss entstehen wird : d.h. dass der Vermehrung des Eindringlings eine Grenze gesetzt wird.

LITERATUR

1. BEHNING : Das Leben der Wolga, etc. THIENEMANN : Die Binnengewässer, V. Stuttgart, 1928. — 2. BREHM, A.: Tierleben. Ausgabe, 1925, Bd. 1, Seite 541. — 3. Fauna Regni Hungariae, II, Csiki, E. Molluska, Budapest, 1902-1906. — 4. BREHM : Az állatok világa, XVII, kötet, p. 198. Budapest, Guttenberg, ohne Jahr, doch in den Jahren 1929-1930 erschienen. — 5. CZOGLER, K.: Szegedvidéki kagylók. Szeged, 1927. — 6. CZOGLER, K.: Adatok a szegedvidéki vizek puhatestű faunájához, Szeged, 1935, p. 22. — 7. DUDICH, E. és WAGNER, J. : Bars vámegeye puhatestű faunájának alapvetése. (*Mathematikai és Természettudományi Értesítő*, LIII, kötet 1935, pp. 805-824. — 8. ENTZ, G., sen. : A Balaton faunája. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei. Budapest, 1894. — 9. ENTZ, G., sen. : Vándor kagyló. (*Term. Tud. Közl.*, XXX, kötet 1898, pp. 518-521. — 10. ENTZ, G., sen. : Vándor kagyló. (*Term. Tud. Közl.*, XXVIII, kötet 1896, p. 530. — 11. ENTZ, G., sen. : Orosz kagyló, *Dreissensia polymorpha*. (*Term. Tud. Közl.*, XXXIII, kötet 1901, p. 50.) — 12. ENTZ, G., jun. : A Balaton békateknó kagylóiról (*Unionidae*). Ueber Najaden des Balaton-Sees. (*Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst.*, I, Bd. V, pp. 1-14, 1932.) — 13. ENTZ, G., jun., A magyar Biológiai Kutatóintézet Munkálatairól. Ref. über den Arbeiten des Biologischen Forschungsinstitutes in Tihany. (*Math. u. Naturwiss. Anzeiger Ung. Akad. Wiss.*, 1934.) — 14. ENTZ, G., jun. : Veszélyeztetete a vándorkagyló a fürdőéletet? (*Balaton Kurir*, 1935, XI, 13, p. 2.) — 15. ENTZ, G. és SEBESTYÉN, O. : Az *Anodonta cygnea* (*Unionidae*) nagysági variálása, valószínű életkora, a nemek egymáshoz és a teknő vastagsági átmérőjéhez való viszonya; Grössenvariation von *Anod. cygnea*, wahrscheinliche Lebensdauer, das Verhältniss der Geschlechter zueinander u. zur transversalen Schalendurchmesser. (*Arb. Ung. Biol. Forschunginst.*, I, Bd. VI, Teil; 1933, pp. 54-68.) — 16. ENTZ, G., jun. : Alsórendű gerinctelen állatok, pp. 328-329, in der ungarischen Uebersetzung Behm's Tierleben, Bd. X, Niedere Tiere. Budapest, 1907. — 17. FRIVALDSZKY, I. : Magyarország és Erdély édesvizi és földi puhányai. (*Új magyar muzeum. Magyar Akadémiai Értesítő*, XVI, Jahrg. 1856, pp. 57-69.) — 18. FRIVALDSZKY, I. : Jellemző adatok Magyarország faunájához. (*Magy. Tud. Akad. Evkönyvei*, XI, k., Pest. 1865, pp. 1-274.) — 19. GRAMANTIK, M. : Szobeli közlés, 1935. — 20. GROSSINGER, J. : *Universa historia physica regnii Hungariae, etc.* Paris III, Posonii et Comaromii, 1794. — 21. HARANGHY, L. : Soll demnächst in Mathematischer und Naturwissenschaftlicher Anzeiger der

- Ung. Akad. d. Wiss., Bd. LIII. Budapest, 1935. — 22. HAZAY, GY : Die Molluskenfauna von Budapest, 1881, p. 39. Separat Abdruck aus den Malakologischen Blättern... — 23. KRENNER, J. S. : Vide Margó, 1879 et Entz, G., sen., 1898. — 24. Dr. KELLER, O. : A vándorkagyló előfordulása a keszthelyi öbölben. (*Halászat*, XXXVI, évf. 1935, pp. 12-13.) — 25. KOCH, N. : Hivatlan vendég a Balatonban. (*Buvár*, I, évf. 9, sz. pp. 603-604, 1935, szept.) — 26. LAMPERT, K. : Az édesvizek élete. (Uebersetzt von Entz, M.) Budapest, 1904. — 27. LENDL, A. : Jövevény kagylófaj a Balatonban. (*Baltoni Kurír*, 1935, szept. 18, p. 2.) — 28. LENDL, A. : Délmagyarország néhány különleges állatjáról. (*Természet*, III, évf. 1899, IX, 15, pp. 1-3.) — 29. LENDL, A. : Hazánk néhány specialitásáról. (*Délmagyarországi Természettudományi Füzetek*, XXII, évf. 1898, pp. 39-55.) — 30. LUKÁCS, CH. : La Moule migratrice (*Dreissensia polymorpha* Pall.) dans le lac Balaton. (*Bull. franç. de pisciculture*. Orléans, n° 86, 1935, VIII, pp. 25-29.) — 31. LUKÁCS, K. : Vándorkagyló a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. 1934, pp. 45-47.) — 32. LUKÁCS, K. : Ujabb adatok a vándorkagyló (*Dreissensia*) balatoni elterjedéséről. (*Halászat*, XXXVI, évf. 1935, pp. 74-75.) — 33. MARGÓ, T. : Budapest és környéke állattani tekintetben. Budapest, 1879, p. 125. — 34. ORTVAY, T. : Pozsony megye állatvilága. (*Pozsony*, 1902, pp. 237-238.) — 35. Dr. PAPP, D. : Vándorkagyló (*Dreissensia polymorpha* Pall.) a Zagyvából. (*Állattani Közlemények*, VII, kötet 1908, pp. 30-32.) — 36. ROTÁRIDES, M. : A lősz csigafaunája, összevetve a mai faunával, különös tekintettel a szegedvidéki löszökre. (*Szegedi Alföldkut. Biz. Könyvt. Szeged*, 1931.) — 37. SCHLESCH, H. : Kleine Mitteilungen VI.3. Ueber die Verbreitung von *Dreissensia polymorpha* (Pall.) im Norden. (Sep. : *Arch. f. Molluskkunde* 62, 1930, Seite 210-222.) — 38. SEBESTYÉN, O. : A vándorkagyló (*Dreissensia polymorpha* Pall.) és a szövőbolharák (*Corophium curvispinum* G. O. SARS, forma *devium* Wudsch) megjelenése és rohamos térfoglalása a Balatonban. (*Magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái*, vol. VII, pp. 190-204. Tihany, 1934.) — 39. SEBESTYÉN, O. : Im Erscheinen in den *Állattani Közlemények*, Bd. 35, 1935. — 39. SEBESTYÉN, O. : A vándorkagyló elszaporodása a Balatonban. (*Természettudományi Közöny*, 1935, Bd. 67, Seite 381-386, 1935.) — 41. Soós, L. : A Nagy-Alföld Mollusca faunájáról. (*Állattani Köz.*, 14, kötet 1915.) — 42. SZÉP : Adatok Nyugat-Magyarország Molluskafaunájához. (*A pozsonyi Orvos term. tud. egyesület közleményei*, 1894-1896, pp. 25-26.) — 43. TÖRÖK, P. : A budapesti vízvezetéki víz szüredékének faunája. (*Mathematikai és Természettudományi Értesítő*, LIII, kötet. Budapest 1935.) — 44. UNGER, E. : Vándorkagyló a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. 1934, p. 47.) — 45. UNGER, E. : Vándorkagylóval belepett rárok a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. p. 95, 1934.)

