

Institut zoologique
de l'Académie des Sciences de l'Arménie Soviétique
Erévan (URSS)

S. M. IABLOKOFF-KENZORIAN

Considerations sur la faune alpine des Coléoptères et sa genèse

A. Introduction

On rencontre sur les hautes montagnes une faune spéciale, qu'il est d'usage d'appeler alpine. Elle se distingue en particulier par la richesse de son élément entomologique, qui a depuis longtemps éveillé l'attention des spécialistes. Cependant, malgré l'abondance des recherches et des publications à ce sujet, cette faune est encore très mal connue.

Dans ce travail nous voudrions passer sommairement en revue nos connaissances sur les Coléoptères de cette faune, constituant son élément le plus nombreux, en utilisant quelques observations personnelles recueillies essentiellement dans les Alpes et sur le Caucase et les données publiées à ce sujet, sans prétendre toutefois à une révision complète de la littérature. Nous avons également utilisé quelques renseignements que nous ont obligeamment fournis MM. K. ARNIM et G. BALL sur l'Amérique du Nord, L. KOCHER sur l'Atlas et P. BASILEWSKI sur l'Afrique tropicale. Nous tenons à remercier ici tous ces entomologistes de leur amabilité.

Différents auteurs comprennent la zone alpine différemment. Nous entendons par là la zone, disposée au-dessous de la zone nivale et au-dessus de la subalpine en y incorporant la zone subnivale. Dans la zone nivale les Coléoptères ne se développent pas, mais peuvent y être transportés accidentellement.

Quoique la zone alpine par beaucoup de ses aspects rappelle la toundra, elle possède ses traits propres, dont les caractères essentiels sont les suivants:

1. Les isothermes annuels et mensuels sont bas, mais varient considérablement d'un massif montagneux à l'autre; dans certains d'entre eux, l'été peut être très chaud.
2. Les variations de température, annuelles, saisonnières et diurnes peuvent être très importantes; elles augmentent avec l'altitude et la sécheresse du climat local. En particulier les gelées estivales ne sont pas rares.
3. La quantité des précipitations atmosphériques croît avec l'altitude, en général jusqu'à 3000—3500 m et décroît ensuite.
4. La durée de la belle saison est courte avec une longueur du jour solaire moindre que dans la toundra.

5. En hiver la zone alpine est recouverte d'une couche de neige souvent épaisse, du moins sur les cols et dans les creux, qui protège la terre contre le gel et qui ne fond que tardivement. L'abondance de neige est une particularité essentielle de la zone alpine, surtout dans les pays secs, où cette zone ne peut exister que là, où les névés sont permanents ou presque, grâce à quoi il existe une source d'humidification du sol durable, même en l'absence de toutes précipitations atmosphériques estivales. La zone alpine sans névés ne peut exister que dans les régions à forte pluviosité estivale. C'est pourquoi nous ne rangeons pas dans cette zone les hauts plateaux de l'Asie Centrale.

6. L'insolation estivale est intense avec une teneur élevée de rayons ultraviolets; la pression atmosphérique est réduite, ainsi que la pression parcellaire de l'oxygène.

7. Dans les creux du terrain, il se forme souvent des lacs alpestres, alimentés par les névés et se desséchant quelquefois en été. Dans les lacs de petite dimension, la température de l'eau subit de fortes variations, au printemps elle est très basse, en été elle peut être élevée.

Les hautes montagnes actuelles sont récentes et, en général, d'autant plus qu'elles sont plus hautes, mais certaines sont situées sur des anticlinaux plus anciens. On admet actuellement que la flore alpine s'est formée récemment (TAKHTADJAN, 1946) et que jadis les hautes montagnes en Europe étaient couvertes de taillis de broussailles, rappelant ceux existant actuellement sur l'Himalaya (YAROSHENKO, 1940; ELENEVSKY, 1964). Ces taillis, composés essentiellement de Rhododendrons, constituent une formation très ancienne. Cependant la faune des Rhodoreta, du moins dans les Alpes et au Caucase, est très pauvre, probablement en raison de l'humidité élevée et presque constante de son sol, avec une ventilation à peu près nulle, conditions peu favorables pour le développement des insectes. Aussi est-il peu probable que la faune alpine ait pu évoluer dans ce milieu.

Dans la zone alpine, les Coléoptères ne peuplent que quelques niches éthologiques. HOLDHAUS distingue (1954) les phytophages, lapidicoles, nivicoles. A ces groupes on peut ajouter les torrenticoles, vivant au bord des torrents et, quelquefois, aussi dans l'eau, les hydrobies des lacs alpins, les coprophages et nécrophages. Quelques pholéophiles se prennent dans les terriers, surtout ceux des marmottes (dans les Alpes), les myrmécophiles ne sont connus pour l'instant que des montagnes circumméditerranéennes, ou ils sont rares; aucun nidicole n'a été signalé jusqu'à maintenant. Ça et là il semble exister quelques endogés.

Dans la faune alpine on peut distinguer trois éléments, génétiquement différents:

1. Les espèces plus ou moins eurytopes, répandues dans plusieurs zones végétales ou, du moins, dans la zone subalpine. Ces espèces ont dû pénétrer dans la zone alpine récemment.
2. Les espèces boréo-alpines. En Europe cette faune a été étudiée très soigneusement (HOLDHAUS & LINDROTH, 1939; HOLDHAUS, 1954). En Amérique du

Nord elle semble être très riche, par contre elle est très pauvre dans l'Himalaya (2—3 espèces signalées) et sur l'Atlas. En Afrique noire elle fait défaut. En Europe cette faune s'appauvrit très vite vers le Sud; en Asie Mineure, on n'en connaît qu'une espèce. Ces faits semblent prouver que cette faune est originaire de l'extrême Nord et non pas des hautes montagnes de L'Europe centrale, car dans ce dernier cas elle aurait dû être mieux représentée dans les massifs méridionaux, conclusion en parfait accord avec les données phylogénétiques.

3. Les espèces spécifiques pour la zone alpine ou celles qui y sont beaucoup plus abondantes que dans les zones plus basses. Dans ce travail nous nous limiterons à l'étude uniquement de ces espèces. Les sous-espèces alpines d'espèces plus eurytopes ne seront signalées qu'occasionnellement, car les divisions intraspécifiques de beaucoup d'espèces sont très mal connues.

B. Considérations chorologiques

Dans le Nouveau Monde, la zone alpine est largement répandue le long des montagnes Rocheuses, les Cordillères et les Andes; elle existe aussi sur les sommets de quelques autres chaînes ou monts isolés. La plupart des massifs montagneux américains sont anciens, mais les hautes cimes (jusqu'à 5488 en Amérique du Nord, 5700 en Amérique Centrale et 7035 en Amérique du Sud) ne se sont élevées qu'au Pliocène ou Pléistocène (STRAKHOV, 1948). En raison de l'orientation de ces chaînes, le niveau de la zone alpine oscille dans de larges limites, dans le Colorado elle commence vers 3000 m, vers les tropiques, beaucoup plus haut. Contrairement à ce qui s'est passé en Asie, en Amérique du Nord pendant les périodes glaciaires il s'est formé une calotte de glace sur tout le Canada et une partie des Etats-Unis. Cependant il existe au Canada quelques espèces endémiques qui ont dû se conserver sur place pendant les glaciations (LINDROTH, 1963), ce qui suppose l'existence d'îlots, non recouverts par cette calotte. Mais la faune alpine a dû être détruite pendant les glaciations sur de vastes étendues.

On trouve quelques données sur les Coléoptères alpins de l'Amérique du Nord dans les travaux d'ALEXANDER (1940), HAUBOLD (1951) et BALL (1960), essentiellement pour les Carabidae; d'autres données sont dispersées dans des travaux divers. On ne connaît qu'un genre alpin spécifique, *Broscodera* LINDROTH (1961), genre monotypique et voisin des *Miscodera* ESCHSCHOLTZ paléarctiques. Des espèces de Carabidae endémiques ont été décrites parmi les *Nebria*, *Pterostichus* et *Amara* (ici, comme plus loin, nous considérons les genres dans leur sens large). En Amérique centrale et méridionale, on a signalé quelques espèces de hautes montagnes, apparemment alpines parmi les *Callitropa* MOTSCHULSKY et les *Carabomimus* KOLBE (Carabidae) et au moins une espèce alpine du genre *Dissochaetus* REITTER (Catopidae). Ces modestes données ne sauraient en aucune façon suffire pour caractériser la faune alpine américaine.

En Europe, la zone alpine s'étend sur les montagnes du plissement alpin qui forme deux chaînes, l'une nordique et l'autre méridionale. Cette dernière comprend l'Atlas et d'autres chaînes nord-africaines. Les deux chaînes s'étendent le

long de la Méditerranée et se continuent en Asie. „Déjà au début du Paléogène se forme la partie centrale des chaînes des Carpathes orientales et du Caucase. Vers la fin de l'éocène se joignent à eux les Pyrénées, les Alpes, les Apennins, l'Atlas . . .“ (STRAKHOV, 1948). Au Caucase et dans les Alpes l'orogénèse se poursuit jusqu'au Pléistocène inclus, au cours duquel s'élèvent les sommets actuels les plus élevés, dans les Carpathes l'orogénèse se termine au cours du Pliocène, dans les Pyrénées vers la fin du Paléogène. Actuellement on trouve une zone alpine caractéristique sur la Sierra Nevada (jusqu' à 3481 m), les monts Cantabriques (2815 m), les Pyrénées (3400 m), les Alpes (4810 m), les Apennins (2910 m), en Corse (2710 m), sur les Carpathes (3404 m), les monts Dinariques (2524 m), les monts Rhodope (2924 m), la chaîne balcanique (2376 m) et en Grèce (Olympe, 2917 m, Parnas, 2459 m, Taygète, 2409 m). La zone alpine existe également sur l'Etna (3274 m), mais elle est privée de faune propre, sans doute en raison de l'âge très récent de ce volcan et de sa position isolée.

La zone alpine commence en général à une altitude de 2000—2200 m et atteint 2600—2800 m; en-dessous, elle est limitée par une zone de conifères, mais sur la Sierra Nevada la forêt fait défaut, le maquis s'élève jusqu' à 1400 m sur les pentes sud et sur les pentes nord est remplacé par la frigane, la zone des cultures atteint 2200 m. Plus haut commencent les prés subalpins, les premiers névés apparaissent vers 2700 m et démarquent la zone alpine; la zone nivale n'existe pas. En Grèce la forêt ne se voit que par places sur les pentes nord; sur les autres la flore est d'un type aride; la zone alpine est mal délimitée, sur le Parnasse et le Taygète elle manque de spécificité; la zone nivale fait défaut. Dans les montagnes de l'Europe centrale, la zone alpine est bien tranchée et couverte de prés, bordés vers le bas par des forêts de conifères ou des broussailles. Vers le nord, la zone alpine s'abaisse peu à peu jusqu' à la toundra, existe en Ecosse, Scandinavie et sur l'Oural, mais semble dépourvue de faune endémique, ce que l'on peut imputer à l'action des glaciations.

En Europe centrale, le climat humide permet à la zone alpine de descendre bien au-dessous de la zone des névés, mais sur les massifs circumméditerranéens, la zone alpine coïncide presque avec la zone subnivale (à névés persistants).

Contrairement à la faune alpine américaine, celle d'Europe est bien étudiée, mais d'une façon inégale. Pour les Carpathes et les Alpes orientales il existe des données très précises (HOLDHAUS, 1954), pour les Alpes occidentales, les Pyrénées et les Apennins elles sont très satisfaisantes (Sainte Claire DEVILLE, 1935, LUIGIONE, 1929), pour la péninsule Ibérique et les Balcons on manque de travaux d'ensemble modernes.

En Europe (non compris le Caucase) on connaît cinq genres alpins endémiques, tous monotypiques, soit:

Chionocatops GANGLBAUER (Catopidae) — Alpes, jusqu' à 2200 m.

Coryphiodus BERNH. (Staphylinidae) — Carpathes.

Arctapila BUYSSON (Elateridae) — Pyrénées orientales.

Chelonitis WEISE (Coccinellidae) — Alpes méridionales.

Trachelemorphus SEIDLITZ (Curculionidae) — Alpes méridionales.

Ce dernier genre est connu de la région frontière franco-italienne jusqu' à 2850 m d'altitude; il se développe dans les racines des saxifrages.

On peut ranger parmi les sous-genres alpins endémiques:

Les *Oreonebria* DAN. (genre *Nebria*) — Alpes, plusieurs espèces.

Les *Iniopachys* SOLIER (genre *Carabus*) — Pyrénées et monts Cantabriques, deux espèces.

Les *Oreocys* PEYERIMHOFF (genre *Ocys*) — Sierra Nevada et Afrique du Nord occidentale, trois espèces, dont une en Europe (ces espèces se prennent quelquefois à assez basse altitude).

Paraleirides DEVILLE (genre *Amara*) — Corse, monotypique.

Rybinskiella REITTER s. str. — Carpathes, monotypique.

Les quatre premiers genres appartiennent aux Carabidae, *Rybinskiella* est un Catopidae.

Les autres espèces alpines appartiennent aux genres suivants:

Carabidae: *Cychnus* BONELLI, *Carabus* LINNAEUS, *Nebria* LATREILLE, *Leistus* FRÖLICH, *Broscosoma* PUTZEYS, *Bembidion* LATREILLE, *Trechus* CLAIRVILLE, *Duvalius* DELAROUZ., *Deltomerus* MOTSCHULSKY, *Harpalus* LATREILLE, *Zabrus* CLAIRVILLE, *Amara* BONELLI, *Stomis* CLAIRVILLE, *Pterostichus* BONELLI, *Omphreus* DEJEAN, *Molops* BONELLI, *Laemosthenus* BONELLI, *Pristonychus* DEJEAN, *Calathus* BONELLI, *Agonum* BONELLI, *Licinus* LATREILLE, *Cymindis* LATREILLE

Dytiscidae: *Hydroporus* CLAIRVILLE

Catopidae: *Choleva* LATREILLE, *Catopomorphus* JEANNEL, *Catops* PAYKULL

Silphidae: *Blitophaga* REITTER

Staphylinidae: *Eusphalerum* KRAATZ, *Homalium* GRAVENHORST, *Olophrum* ERICHSON, *Arpedium* ERICHSON, *Mannerheimia* MÄKLIN, *Boreaphilus* SAHLBERG, *Niphetodes* MILLER, *Scotodytes* SAULCY, *Leptotyphlus* FAUVEL, *Stenus* LATREILLE, *Lathrobium* GRAVENHORST, *Philonthus* CURTIS, *Gabrius* STEPHENS, *Quedius* STEPHENS, *Tachinus* GRAVENHORST, *Leptusa* KRAATZ, *Atheta* THOMSON, *Sipalia* MULSANT, *Oxygoda* MANNERHEIM, *Ocyusa* KRAATZ, *Aleochara* GRAVENHORST

Seydmaenidae: *Cephennium* MÜLLER, *Euconnus* THOMSON

Pselaphidae: *Bryaxis* LEACH (*Arcopagus* MACLEAY), *Brachygluta* THOMSON, *Amaurops* FAIRMAIRE

Hydrophilidae: *Helophorus* FABRICIUS

Scarabaeidae: *Aphodius* ILLIGER

Cantharidae: *Absidia* MULSANT, *Malthodes* KIESENWETTER

Elatерidae: *Hypnoidus* STEPHENS, *Athous* ESCHSCHOLTZ

Ptinidae: *Ptinus* LINNAEUS

Byrrhidae: *Byrrhus* LINNAEUS, *Simplocaria* MARSHALL

Cryptophagidae: *Cryptophagus* HERBST

Coccinellidae: *Semiadalia* CROUCH

Chrysomelidae: *Timarcha* LATREILLE, *Chrysomela* LINNAEUS (et *Chrysocloa* HOPE), *Orestia* GERMAR, *Crepidodera* CHEVROLAT, *Galeruca* GEOFFROY

Curculionidae: *Otiorrhynchus* GERMAR, *Tropiphorus* SCHÖNHERR, *Barynotus* GERMAR, *Donus* JEKEL, *Hypera* GERMAR (*Phytonomus* SCHÖNHERR), *Rhytirrhinus* SCHÖNHERR, *Dichotrachelus* STIERLIN, *Alophus* SCHÖNHERR, *Lepyrus* SCHÖNHERR, *Liparus* OLIVIER, *Neoplinthus* BEDEL, *Liosoma* STEPHENS, *Orthochaetes* GERMAR, *Raymondionymus* WOLLASTON, *Ceutorrhynchus* GERMAR, *Brachyodontus* SCHLE, *Oreorrhynchaenus* OTTO, *Baris* GERMAR, *Apion* HERBST.

Le compte exact des espèces alpines est établi pour les Carpathes (20 espèces) et les Alpes orientales (77) par HOLDHAUS (1954). Toutes les espèces alpines des Carpathes sont endémiques sauf l'*Aphodius* (*Agolius*) *montanus* ERICHSON, qui

existe également dans les Alpes et est signalé du Caucase (cette dernière indication mériterait d'être vérifiée).

En Afrique du Nord, la zone alpine est peu caractéristique et passe graduellement dans la zone subalpine couverte, en général, de taillis de buissons sur des pentes rocailleuses. On peut lui attribuer conditionnellement la région au-dessus de 3000 m sur la chaîne de l'Atlas (4165 m).

La faune des coléoptères est étudiée très soigneusement (PEYERIMHOFF, 1928; ANTOINE, 1955—1961; KOCHER, 1956—1963). On y trouve un genre alpin endémique-Iblania Antoine, monotypique, un sous-genre monotypique du genre *Sphodrus-Atlantosphodrus* ANTOINE et un *Oreocys*. Tous ces taxones appartiennent aux Carabidae. Le restant des espèces alpines se répartit parmi les

Nebria LATREILLE, *Trechus* CLAIRVILLE, *Amara* BON., *Harpalus* (*Metophonus*) LATREILLE, *Cymindis* LATREILLE, *Deronectes* SHARP, *Phloeocharis* MANNERHEIM, *Atheta* THOMSON, *Tachyporus* GRAVENHORST, *Paraleptusa* PEYERIMHOFF, *Atemeles* STEPHENS, *Helophorus* FABRICIUS, *Attalus* ERICHSON, *Dasytes* FABRICIUS, *Psyllothrix* REDTENBACHER, *Pseudeurostus* HEYDEN, *Meloe* LINNAEUS, *Opatrum* FABRICIUS, *Crypticus* LATREILLE, *Labidostomis* STEPHENS, *Luperus* GEOFFROY, *Otiorrhynchus* GERMAR, *Trachyphloeus* GERMAR, *Cathormiocerus* SCHÖNHERR, *Cyclobaris* FAUST, *Sitona* GERMAR, *Cycloderes* SAHLBERG, *Rhytirrhinus* (*Birsopidius*) SCHÖNHERR, *Apion* HERBST.

Il est remarquable que sur l'Atlas on trouve nombre d'espèces alpines, appartenant à des genres largement répandus, du moins dans le Sud de la zone paléarctique, mais qui ne forment qu'ici des espèces alpines, sans doute en raison des conditions locales du milieu. Toutes ces espèces ont dû se former sur place au cours des glaciations aux dépens de la faune subalpine.

Le Caucase constitue un vieux massif montagneux qui a subi deux pénéplainisations successives au cours du Crétacé et du Pliocène. La chaîne la plus ancienne semble être celle de Souram, qui fut jadis fort haute, mais s'est abaissée ensuite sous l'effet de l'érosion. Actuellement, elle ne dépasse nulle part la limite supérieure des forêts. Cette chaîne relie la chaîne Principale du Caucase aux massifs transcaucasiens. Les hautes montagnes du Caucase se sont élevées au cours du Pliocène et du Pléistocène; leur zone alpine est récente, vers l'ouest elle s'étend en général de 2000 à 3000 m, ressemble à celle des Alpes. La zone subalpine est recouverte de forêts de sapins et d'épicéas, le long de sa limite supérieure on rencontre souvent une végétation spéciale, surtout des rhodoreta, que l'on nomme ici des dékianis, des bois de bouleaux, poussant souvent avec les rhododendrons et des formations de hautes herbes, spéciales au Caucase. La zone nivale est importante sur la chaîne Principale (jusqu'à 5633 m), mais manque sur les montagnes de Transcaucasie (Aragatz, 4095 m, Kapoutdjoukh, 3906 m). Vers l'Est, en raison de la sécheresse du climat, la zone alpine commence beaucoup plus haut, en général à partir de 2800—3000 m; la zone subalpine est couverte d'une maigre végétation herbacée, la forêt de conifères n'existe pas, celle des feuillus atteint en général l'altitude de 2000 m, mais seulement sur les pentes nord et est, plus humides.

La faune des Coléoptères est relativement bien connue seulement en Arménie (IABLOKOFF-KHNZORIAN, 1961), où se trouvent les plus hautes cimes de la Trans-

caucasie. Pour la Géorgie et l'Azerbaïdjan, des renseignements divers peuvent être puisés dans un grand nombre d'ouvrages, dont beaucoup datent du siècle dernier. Dans ce travail, nous tiendrons compte principalement de nos observations personnelles.

Au Caucase, on connaît deux genres alpins endémiques, dont le genre monotypique *Derostichus* MOTSCHULSKY (Carabidae, Liciniinae) de la chaîne Principale, *Nastonycha* MOTSCHULSKY (Cantharidae) avec deux espèces, l'une de l'Elbrous et l'autre de l'Arménie. On rattachait jadis à ce genre encore une espèce de l'Atlas, qui en a été séparée récemment. Parmi les sous-genres spécifiques le sous-genre *Eutroctes* ZIMMERMANN du genre *Zabrus* (Carabidae) est tellement remarquable, qu'il pourrait être élevé au rang de genre. Il comprend trois espèces qui semblent vicariantes. L'une d'elles habite la Géorgie Sud-Ouest, l'autre une partie de la chaîne principale, la troisième est répandue largement et se prend souvent dans la zone subalpine. Contrairement à la plupart des autres groupes alpins, les *Eutroctes* ne sont pas mieux représentés sur la chaîne Principale, qu'en Transcaucasie, leur patrie pourrait être la chaîne de Souram.

Parmi les Carabidae alpins le sous-genre *Cechenus* FISCHER est endémique, ainsi que la section *Pachycarabus* GÉHIN, plusieurs groupes (ou sections) du genre *Trechus*, le sous-genre *Oreoamara* LUTSHNIK du genre *Amara* et *Haplo-maseus* REITTER du genre *Pterostichus*, enfin le sous-genre *Lindrothius* KURNAK du genre *Calathus*. On pourrait aussi isoler dans un sous-genre spécial le *Calathus femoralis* CHAUDOIR de la Géorgie Sud-Ouest.

Les autres Coléoptères alpins se répartissent dans les genres

Carabus LINNAEUS, *Nebria* LATREILLE, *Leistus* FRÖLICH, *Bembidion* LATREILLE, *Trechus* CLAIRVILLE, *Deltomerus* MOTSCHULSKY, *Amara* BON., *Pterostichus* BONELLI, *Pristonychus* DEJEAN, *Agonum* BONELLI, *Cymindis* LATREILLE, *Hydroporus* CLAIRVILLE, *Gaurodytes* THOMSON, *Choleva* LATREILLE, *Eusphalerum* KRAATZ, *Olophrum* ERICHSON, *Arpedium* ERICHSON, *Mannerheimia* MÄKLIN, *Philonthus* CURTIS, *Gabrius* STEPHENS, *Heterothops* STEPHENS, *Tachinus* GRAVENHORST, *Aleochara* GRAVENHORST, *Helophorus* FABRICIUS, *Aphodius* ILLIGER, *Cryptophagus* HERBST, *Olibrus* ERICHSON, *Dorcadion* DALMAN, *Chrysomela* LINNAEUS, *Psylliodes* LATREILLE, *Longitarsus* LATREILLE, *Otiorrhynchus* GERMAR, *Pholicodes* SCHÖNHERR, *Donus* JEKEL, *Hypera* GERMAR (*Phytonomus* SCHÖNHERR), *Meleus* LACORDAIRE, *Alophus* SCHÖNHERR, *Ceutorrhynchus* SCHÖNHERR.

A cette liste il faut ajouter l'*Adalia alpigrada* KHNZORIAN, dont l'appartenance générique est contestée.

Le spectre ci-dessus rappelle beaucoup celui des genres européens, surtout si l'on songe que plusieurs genres de Staphylins de petite taille qui n'y figurent pas, pourrions sans doute lui être rajoutés lorsque cette faune sera mieux connue. La plupart des genres sont répandus largement, au moins dans la zone paléarctique, mais certains n'ont donné des espèces alpines qu'ici.

Les hautes montagnes de l'Asie Mineure appartiennent au plissement alpin et forment deux chaînes orientées de l'ouest vers l'est, au nord la Chaîne Pontine (jusqu' à 3937 m), au Sud le Taurus (jusqu' à 3916 m). En Perse la chaîne de l'Elbours atteint 5604 m. La zone alpine est étendue; la subalpine est en géné-

ral couverte d'une maigre végétation herbacée; la forêt ne s'élève guère au-dessus de 2000 m.

La faune des Coléoptères est très mal connue. Autant que l'on puisse en juger, elle appartient aux mêmes genres qu'au Caucase; on ne connaît aucun genre ou sous-genre alpin endémique.

En Afrique tropicale les hautes montagnes existent en Ethiopie (jusqu' à 4620 m) et dans l'Afrique centrale où elles forment deux groupes de massifs séparés par une profonde dépression orientée du nord au sud, la Rift-Valley. Les massifs Ouest constituent la Dorsale Congolaise (Ruvenzori, 5118 m), les massifs Est sont nombreux, les plus importants sont ceux du Kilimanjaro (6010 m) et du Kenya (5194 m). La plupart de ses massifs sont d'origine volcanique et datent du Pliocene, mais le Ruvenzori semble appartenir à un anticlinal ancien.

En Ethiopie à haute altitude dominent des plateaux steppiques surmontés de cimes enneigées. La zone alpine, où ce que l'on entend par là couvre des pentes pierreuses et est mal délimitée de la zone subalpine.

En Afrique tropicale la forêt s'élève en moyenne jusqu' à 3000—3200 m, plus haut on rencontre souvent une zone étroite de bois de bambous et, ensuite, une ceinture de broussailles, où dominent les éricacées arborescentes (*Ericetum*), et qui atteint 3500—3700 m. Plus haut commence la zone des prairies ou moorland, que les entomologistes assimilent à la zone alpine, ce qui est discutable. Par places, surtout vers 4000—4200 m on trouve des plantations clairsemées de *Senecio* et *Lobelia arborescentus*. La véritable zone alpine à névés persistants commence vers 4500 m, est mal délimitée de la zone sous-jacente et couverte surtout de mousses et de lichens. Jusqu' à présent on n'y a pas trouvé de coléoptères. La zone nivale n'existe que sur quelques cimes.

La faune alpine de l'Ethiopie est mal connue, mais celle de l'Afrique centrale a fait l'objet, ces derniers temps, de plusieurs importants travaux, qui ne comprennent cependant qu'une part des familles des coléoptères. Les Carabidae ont été étudiés d'une façon particulièrement soignée (BASILEWSKI, 1962), d'autres familles, moins complètement (Mission zoologique de l'I.R.A.C., 1960; TOTTENHAM, 1953; SCHEDL, 1963).

Les Carabidae comptent une centaine d'espèces, appartenant pour les trois quarts à des lignées paléarctiques qui ont dû pénétrer dans les tropiques récemment et n'ont pu peupler que les massifs Est. Ces espèces appartiennent aux genres suivants (entre parenthèses le nombre d'espèces, y compris l'Abyssinie):

Bembidion LATREILLE (6), *Trechus* CLAIRVILLE (une quarantaine), *Amara* BONELLI (3), *Calathus* BONELLI, *Metadromius* BEDEL (1). Les représentants des lignées locales appartiennent au genre *Orinodromius* KOLBE (3), *Pachydesus* MOTSCHULSKY (*Plocamotrechus* JEANNEL) (9), *Liagonum* JEANNEL (1), *Kenyacus* ALLAUD (4), *Atratus* PERINGUEY (1), *Afrotarus* JEANNEL (1) et deux Anillini aveugles, trouvés en Ethiopie.

Les Dytiscidae alpins appartiennent aux genres holarctiques *Hydroporus* CLAIRVILLE (1) et *Gaurodytes* THOMSON (2).

Aux Catopidae appartiennent le genre alpin monotypique *Chappuisiotus* JEANNEL et trois *Oritocatops* JEANNEL. Ces genres sont d'origine africaine.

On connaît des Staphylinins alpins parmi les *Homalium* GRAVENHORST (5), *Paederus* FABRICIUS (3), *Leptacinus* ERICHSON (1), *Actobius* FAUVEL (1), *Staphylinus* LINNAEUS (1), *Philonthus* CURTIS (2), *Mycetoporus* MANNERHEIM, *Hypocyptus* MANNERHEIM (2), *Myllaena* ERICHSON (2), *Tachyusa* ERICHSON (1), *Atheta* THOMSON (1). Tous ces genres sont largement répandus dans le monde. L'élément africain est représenté par le genre orophile *Troposipalia* BERNH. (9). Toutes les espèces énumérées n'ont été prises qu'à très haute altitude et, chacune, sur un seul massif montagneux. Contrairement aux Carabidae, des genres communs dans la zone paléarctique (*Actebius*, *Mycetoporus*, *Myllaena*) ont été pris sur la Dorsale Congolaise (Ruvenzori), mais ses genres sont très largement répandus en dehors de la zone paléarctique.

En Afrique, les Staphylinins alpins ont les élytres anormalement raccourcis, particularité qui ne s'observe pas ailleurs.

En haute montagne on prend aussi des Psélaphiens et Scydmaenidae, qui semblent appartenir à des lignées africaines. Les Psélaphidae appartiennent aux genres *Afroplectus* JEANNEL (3) et *Syrbatus* REITTER (1). Les Scydmaenidae n'ont pas encore été étudiés.

On a signalé aussi des espèces alpines parmi les Cantharidae (*Silidius*), Tenebrionidae (*Phrynocolus*), Coccinellidae (*Sidis*), Chrysomelidae (*Sjoestedtinia*), les charançons (*Hipporrhinus* et une espèce ressemblant aux *Otiorrhynchus*-ALLUAUD, 1908).

Sur les *Senecio* et *Lobelia* arborescents on a récolté quelques Scolytes, dont trois espèces de *Thamnurgus* EICHHOFF et le *Mimiophthorus ruwenzoricus* SCHEDL. Les *Thamnurgus* se prennent également plus bas que le moorland et appartiennent à un genre très largement répandu, le *Mimiophthorus* SCHEDL est un genre monotypique endémique qui n'a été pris que sur les *Senecio* au-dessus de 3000 m.

La faune alpine spécifique de l'Afrique Noire peut être caractérisée par la pauvreté de ses genres endémiques (*Chappuisiotus* et *Mimiophthorus*, tous deux liés à la végétation arborescente), le manque de sous-genres orophiles, le mélange de deux éléments génétiques-local et paléarctique-en général très bien séparés. Dans la montagne on a rencontré aussi quelques espèces paléarctiques banales, tel que l'*Exochomus flavipes* THUNBERG. (Kenya et Kilimanjaro, à haute altitude), *Phyllotreta procera* REDTENBACHER et *Chaetocnema conducta* MOTSCHULSKY (nous ignorons à quelle hauteur). Ces espèces ont pu être transportées par ornitochorie.

L'Himalaya constitue la plus haute chaîne du monde (8882 m), qui est d'origine très ancienne, mais a subi au Pléistocène une nouvelle et très intense surélévation. Sur ses flancs, la forêt tropicale remonte jusqu'à 1000 m, la futaie de chênes et de rhododendrons arborescents — jusqu'à 2000 m env., la forêt de conifères (taïga), remplacée par places par des *Rhododendra* — jusqu'à 3000 à 3700 m. Plus haut commencent les prés alpins avec un climat très sec, surtout en été. Cependant en raison de la température basse et de la faible pression

atmosphérique, les névés s'y maintiennent tout l'été ou presque. La zone nivale commence à 5000—5500 m.

Ces derniers temps la faune de l'Himalaya, y compris celle des Coléoptères, a fait l'objet de nombreuses communications, résumées dans le livre de Mani (1962), d'où nous extrayons les renseignements suivants.

Dans la région Nord-Ouest de l'Himalaya (la seule dont la faune soit connue suffisamment) on compte près de 200 espèces de Coléoptères, dont 45% de Carabidae, 16% de Staphylinids, 8,8% de Tenebrionidae et 8,3% de Charançons. 60% des espèces sont endémiques pour la zone alpine, mais certaines d'entre elles habitent aussi le Pamir, l'Asie Centrale ou le Tibet, 96% appartiennent à des lignées paléarctiques, y compris toutes les espèces endémiques. Le plus haut dans les montagnes s'élèvent les Cymindis (jusqu' à 5600 m), ensuite les Bembidions et les Amara. Dans leur majorité les Coléoptères sont des nivicoles.

Il n'existe qu'un genre endémiques le genre monotypique *Chaetobrosicus* BATES (Carabidae), mais ils s'élève à peine au-dessus de la forêt. Parmi les sous-genres caractéristiques on trouve des Tenebrionidae, tel que *Bioramix* BATES s. str., représenté aussi sur le Pamir, et *Chianalus* BATES. Mani considère ces sous-genres comme des genres, mais suivant la dernière révision de ce groupe, (KASZAB, 1940) il faut les ranger dans le genre *Platynoscelis* KRAATZ (1882), qui doit, cependant prendre le nom de *Bioramix* (1879), ainsi que nous l'a fort judicieusement fait observé A. V. BOGATSCHEV.

Les autres espèces alpines appartiennent aux genres

Carabus LINNAEUS (*Imaihius* BATES et *Meganebrius* KRAATZ), *Nebria* LATREILLE, *Bembidion* LATREILLE, *Trechus* CLAIRVILLE, *Amara* BONELLI, *Calathus* BONELLI (Carabidae), *Gaurodytes* THOMSON (Dytiscidae), *Geodromicus* REDTENBACHER, *Lesteva* LATREILLE, *Philonthus* CURTIS, *Tachinus* GRAVENHORST, *Pseudocyusa* CAMERON, *Ocyusa* KRAATZ, *Atheta* THOMSON, *Aleochara* GRAVENHORST (Staphylinidae), *Helophorus* FABRICIUS, *Hydrous* DAHL (Hydrophilidae), *Ochthebius* LEACH (Hydraenidae), *Copris* GEOFFROY, *Onthophagus* LATREILLE (Scarabaeidae), *Blaps* FABRICIUS, *Prosodes* ESCHSCHOLTZ (KASZAB, 1956), *Myatis* BATES, *Syachis* BATES, *Cyphogenia* SOLIER (Tenebrionidae), *Theone* GISTL, *Longitarsus* LATREILLE, *Chaetocnema* STEPHENS, *Podagrica* CHEVROLAT (Chrysomelidae), *Anchlaenomus* WATERHOUSE, *Catapionus* SCHÖNHERR, *Lagenolobus* FST, *Heteronyx* FST, *Scepticus* ROELOFS (Curculionidae).

Tous ces genres, à part *Pseudocyusa*, sont répartis largement.

L'Asie Centrale se divise naturellement en deux parties, l'occidentale, appartenant à l'URSS (l'Asie „Moyenne“ des auteurs russes) et l'orientale, faisant partie de la Chine. Dans la région Ouest (KOROVIN, 1962), la zone alpine s'étend de 3500 à 3800 m, elle est couverte de prés alpins, de steppes et de prés dits cobriéziens, qui remontent par places jusqu' à 4800 m et couvrent les endroits les plus secs. La zone subalpine est très sèche et couverte de maigre végétation sur des pentes pierreuses. Les forêts n'existent que par endroits et sur de faibles étendues. La zone nivale atteint 7495 m.

Il n'existe aucune donnée précise sur la faune des Coléoptères; des hautes montagnes sont signalés quelques Carabidae, mais leur chorologie est très mal connue; ils appartiennent aux genres *Carabus*, *Nebria*, *Leistus*, *Bembidion*, on y

trouvera sans doute aussi des *Trechus*. Par ailleurs on a signalé des espèces de *Theone* et *Bioramix*, pris également sur l'Himalaya, des Coccinellidae (*Acocci-dula*) et des charançons.

Sur la faune de l'Asie Centrale orientale, nos données sont encore plus sommaires. En haute montagne on a capturé quelques Carabidae, notamment des *Carabus*, des Tenebrionidae, Coccinellidae (*Aaages* BAROVSKY) et charançons, parmi lesquels il doit y avoir des espèces alpines.

Au Japon une haute montagne le volcan Fujiyama (3778 m); possède une zone nivale et alpine, mais semble dépourvue de faune alpine, quoiqu'on y trouve un *Brosca* orophile.

En Nouvelle-Guinée, les montagnes atteignent 5030 m et possèdent une zone alpine, dont la faune est inconnue. Au dessus de la forêt, qui atteint 3000 m, s'étendent des prairies, que l'on peut considérer comme subalpines et d'où l'on a décrit quelques coléoptères.

Une zone alpine existe aussi en Nouvelle-Zélande, ainsi qu'une zone nivale (jusqu'à 3764 m), mais nous n'avons pas réussi à obtenir des renseignements sur sa faune, sauf pour les Catopidae, qui comptent trois espèces alpines du genre *Paracatops* Portevin (JEANNEL, 1936).

C. Considérations systématiques

Parmi les nombreuses familles des Coléoptères, seules quelques unes sont représentées dans la faune alpine et encore très inégalement. On peut en dire autant des genres. Sur la plupart des massifs montagneux à peu près la moitié des espèces appartient aux Carabidae, mais ce pourcentage baisse un peu là, où la faune a été étudiée très soigneusement.

Parmi les Carabinae, le genre *Cychrus* est considéré comme d'origine laurén-tienne, mais il ne forme des espèces alpines que sur les Monts Cantabriques, les Pyrénées, et les Alpes, quoique ce genre peuple de nombreux autres massifs montagneux, notamment en Amérique. Malheureusement, nous ignorons le biotope de certaines espèces de l'Yunnan.

Les Calosomes constituent un groupe de genres à répartition presque mondiale et d'origine gondwanienne (JEANNEL, 1940). Malgré l'immense étendue de son aire de répartition, ce groupe n'a formé d'espèces alpines qu'en Amérique centrale et méridionale et en Afrique Noire et uniquement aux dépens de la faune des savanes. En Transcaucasie une espèce (*Callisthenes breviusculus* MANNERHEIM) pénètre dans la zone alpine, mais n'y forme qu'une sous-espèce. D'autres espèces du même genre sont orophiles en Asie Centrale, mais aucune forme alpine caractérisée n'y est connue. Ce genre, d'origine sylvicole, est composé essentiellement d'espèces steppiques.

Le genre *Carabus* (sensu lato), d'origine angarienne, est, presque entièrement holarctique. Les espèces alpines sont connues de la chaîne Cantabrique, des Pyrénées, des Alpes, Balcanes, du Caucase et de l'Asie Mineure, de la Chine, de l'Himalaya, ils existent sans doute en Asie Centrale. Sur l'Atlas, on ne trouve qu'une sous-espèce alpine d'une espèce assez eurytope. En Amérique, aucune

espèce alpine n'a été signalée (BALL, 1960). Le genre compte quelques groupes (sections) alpins caractéristiques que nous étudierons plus loin.

Le grand genre holarctique *Nebria* représente un des éléments les plus tranchés de la faune alpine sur presque toutes les chaînes holarctiques, mais n'a pas atteint l'Afrique tropicale. Sur le Taygète il constitue l'unique espèce alpine locale (*N. taygetana* ROTTEMBURG). Dans les Alpes, on rencontre le sous-genre *Oreonebria*, constituant parmi les Coléoptères l'élément principal de sa faune subnivale (jusqu' à 3000 m); nous en reparlerons plus loin. Parmi les *Nebria* alpins on connaît des nivicoles et des torrenticoles. Quant aux espèces boréo-alpines elles ne s'élèvent guère au-dessus de la forêt. Le genre semble être d'origine angarienne, mais a pénétré en Europe depuis longtemps (il est connu de l'ambre de la Baltique). Une espèce est commune à l'Asie Centrale et à l'Himalaya.

Les *Leistus* semblent être également d'origine angarienne, mais ils ne peuplent la zone alpine que sur les Alpes, les Carpathes, les Apennins et le Caucase. Il doit y en avoir aussi en Asie Centrale. En Amérique du Nord et sur l'Himalaya le genre existe mais ne pénètre pas dans la zone alpine.

Les *Broscosoma* représentent des relictés alpins tout à fait remarquables. Les formes les plus proches sont connues de Nouvelle-Zélande. Ce genre compte trois espèces dans les Alpes du Sud-Est et trois à quatre dans les montagnes asiatiques (Himalaya, Chine, Japon).

Dans l'énorme genre *Bembidion*, les espèces alpines sont signalées de presque toutes les hautes montagnes de la zone paléarctique, où s'y retrouverons sans doute dans l'avenir. Mais elles semblent manquer sur l'Atlas et les Carpathes, quoique NETOLITZKY (1942) signale des Carpathes le *B. nivale* HEER. En Afrique tropicale, ils ont peuplé seulement les massifs Est. En Amérique du Nord, aucune espèce alpine n'est connue, mais on en décrira sûrement, lorsque cette faune sera mieux étudiée.

Le sous-genre *Oreocys* signalé plus haut, a une chorologie caractéristique; il a dû se former au Paléogène sur le massif Bétique qui reliait la Meseta espagnole à l'Afrique du Nord.

Les *Trechus* constituent également un élément très caractéristique de la zone alpine, répandu dans cette zone à peu près comme les *Bembidions*. Mais il en existe sur l'Atlas. En Afrique du Sud ce genre est remplacé par les *Pachydesus*, qui ont le même faciès, mais appartiennent à une autre lignée (*Trechodini*). Les *Pachydesus* comptent 24 espèces décrites, dont 9 alpines.

Les *Deltomerus* constituent un groupe très intéressant, que nous étudierons en détail plus loin.

Le grand genre *Calathus* comprend de nombreux sous-genres, dont les *Lindrothius*, que nous examinerons plus tard. Au sous-genre *Calathus* s. str. appartiennent quelques espèces alpines des Balkans, de l'Atlas (le *C. rhaeticus* semble être alpin), de l'Afrique tropicale orientale, surtout dans l'Ethiopie, et sur l'Himalaya. Ce genre holarctique semble être d'origine paléoméditerranéenne, mais s'est largement dispersé depuis longtemps.

Les *Amara*, d'origine angarienne, se sont répandues depuis longtemps à travers la zone holarctique, ainsi qu'en témoigne leur abondance dans l'Amérique du Nord jusqu' au Mexique et en Asie orientale. Les espèces alpines ont peuplé de nombreux massifs montagneux, notamment en Corse (sous-genre spécial), sur l'Atlas, où elles sont nombreuses et appartiennent en partie à des sous-genres locaux, les hautes montagnes de l'Afrique tropicale orientale, le Caucase (avec un sous-genre spécial) et l'Himalaya. Mais elles semblent manquer sur la Sierra Nevada, les Apennins, les Carpathes. Il est curieux que sur les îles Atlantiques le genre ne soit représenté que par des espèces à large répartition, qui ont dû y être introduites par l'homme.

Parmi les *Pterostichus*, les espèces orophiles sont nombreuses, mais peu sont alpines. Ces dernières se rencontrent sur les Pyrénées, les Alpes et le Caucase, où l'on trouve un sous-genre endémique.

Dans les Balcons habite un genre voisin orophile, les *Omphreus*, comptant une dizaine d'espèces, dont quelques — unes sont alpines (notamment *O. aetolicus* APFELBECK d'après APFELBECK, 1904).

Le genre *Cymindis* semble provenir d'une lignée paléoméditerranéenne plus xérophile que les genres signalés plus haut. Il comprend de nombreuses espèces orophiles, peuplant surtout les montagnes circumméditerranéennes et celles de l'Asie. Les espèces alpines sont peu nombreuses et signalées de l'Atlas, des Alpes, du Caucase et de l'Himalaya. Le genre est holarctique.

La plupart des autres Carabidae alpins appartiennent à des genres à vaste répartition, mais qui n'ont formé des espèces alpines que sur quelques massifs. Dans l'Afrique tropicale, on trouve quelques genres à répartition moins vaste, notamment les *Liagonum*, proches des *Agonum* et largement répandus en Afrique, les *Kenyacus* (Harpalinae), comprenant 14 espèces orophiles, dont 4 alpines, *Atrotus* (Liciniinae), également 14 espèces, dont une alpine et une autre connue du Yémen; *Afrotarus* (Cymindini), avec 5 espèces dont une alpine en Ethiopie et une connue du Yémen; *Orinodromus* (*Carabini*) avec 3 espèces, toutes alpines, *Pachydesus*, déjà cité. Tous ces genres sont plus ou moins apparentés à des groupes paléarctiques, ils tendent à peupler les hautes montagnes mais n'y parviennent que très lentement.

Quoique les Dytiscidae soient communs dans les lacs alpins, les espèces alpines sont peu nombreuses et connues seulement des Pyrénées, des Alpes, du Caucase, de l'Himalaya et de l'Afrique tropicale; ils appartiennent aux genres *Hydroporus* et *Gaurodytes*, tous deux d'origine holarctique. Les espèces boréoalpines sont plus abondantes, surtout vers le Nord.

Parmi les Catopidae, les espèces alpines sont assez nombreuses, mais réparties inégalement. En Afrique méridionale, on trouve les *Oritocatops*, répartis à peu près comme les *Pachydesus* et comptant 11 espèces décrites. Ce genre est proche du genre monotypique *Chappuisiotus*, découvert à une altitude de 4000 m env. sur le massif de l'Elgon dans des inflorescences fanées des *Lobelia* arborescents, où il pullule. Au moins une espèce alpine appartient aux *Dissochaetes*, largement répandus en Amérique centrale et méridionale. Les *Para-*

catops comptent 13 espèces, dont une australienne et 12 néo-zélandaises, parmi ces dernières, 3 espèces alpines. Le genre paléarctique *Choleva* compte une espèce alpine sur les Carpathes (*oresitropha* GANGLBAUER) et une sur le mont Atschisko à l'extrême Ouest de la chaîne Caucasienne Principale (*obscuripes* REITTER). Il semble que la *C. zolotarevi* REITTER, décrite du Kasbek, soit également alpine. Les *Rybinskiella* ont une aire de répartition intéressante. Le sous-genre typique est constitué par une espèce unique des Carpathes (*magnifica* REITTER), qui est alpine. Le sous-genre *Sintonia* Pic en comprend 4 de l'Himalaya, le Tian-Shan et des environs du lac Baikal. Parmi les espèces alpines, on range également le *Catopomorphus nivicola* KRAATZ (Parnasse) et *C. clavatus* JEANNEL (Grèce, Crète), le *Catops purkignei* OBENB. (monts Rhodope), *C. joffrei* JEANNEL des Alpes, où il vit dans les terriers de marmottes et le *Chionocatops bugnioni* TOURNIER, également des Alpes (JEANNEL, 1936). Le *Catopomorphus* est myrmecophile, les autres espèces sont, sans doute toutes, pholéophiles; elles ont dû peupler les hautes montagnes à la suite de certains mammifères, leur mode de vie ayant pu faciliter leur acclimatation. On ne peut guère les considérer comme des éléments alpins très caractéristiques.

Parmi les Silphidae, seule la *Blitophaga alpicola* KÜSTER passe pour alpine. Elle appartient à un genre comptant 11 espèces largement répandus dans la zone paléarctique septentrionale. Cette espèce semble être un immigrant nordique, qui s'est isolé au Pléistocène sur les Carpathes, ou s'y est conservé comme relict.

Les Staphylins sont très riches en espèces alpines, dont la plupart appartiennent à des genres à large répartition, au moins dans la zone holarctique. Mais les *Niphetodes* ne sont connus que des Carpathes, de la Hongrie et de la Yougoslavie. Quelques espèces sont alpines, d'autres subalpines. Ce genre, très différent de ses congénères, est sans doute une relict. Par contre, le genre monotypique *Coryphiodes* des Carpathes se distingue moins par ses caractères morphologiques que par son faciès, imputable à son aptérisme. En fait, il est tellement proche du genre boréal *Coryphium* STEPHENS, qu'il semble mieux à sa place comme son sous-genre.

Le nombre des Psélaphiens alpins est modeste, mais, sans doute, augmentera-t-il dans l'avenir. On en connaît de la région méditerranéenne et de l'Afrique tropicale. Ils ne sont pas encore signalés de l'Himalaya. Dans le Nord, les Psélaphiens sont rares et peu caractéristiques. Dans l'Afrique tropicale, toutes les espèces appartiennent à des lignées africaines, l'élément paléarctique fait complètement défaut. Les Psélaphiens alpins présentent un exemple de faune, formée entièrement sur place au dépens de la faune subalpine, en général sylvicole, sans trace de migrations. Il n'existe pas d'espèces boréo-alpines.

Parmi les Scydmaenides on ne connaît avec certitude qu'une espèce alpine du genre *Cephennium* et un *Euconnus* (HOLDHAUS, 1954), tous les deux dans les Alpes, mais, sans doute, on en trouvera d'autres. Il en existe notamment en Afrique tropicale (BASILEWSKI, in litt.), mais elles sont encore inédites. Comme les Psélaphiens, ces Scydmaenides ont dû se former sur place.

Parmi les Hydrophilidae, les *Helophorus* alpins sont connus des Alpes, de l'Atlas, du Caucase et de l'Himalaya, d'où l'on a signalé également un *Hydrous* alpin. On manque de données sur l'Afrique Noire. Les Hydrophilidae alpins sont à peine distincts de leurs congénères de plus basse altitude. Il en est de même des *Ochthebius* de l'Himalaya (Hydraenidae).

Les Lamellicornes alpins ne sont connus que parmi les coprophages, qui ont dû émigrer en haute montagne à la suite de ruminants après la formation des prés alpins, donc tout récemment. Cet élément est très jeune et peu différencié morphologiquement. En Europe et au Caucase, il est représenté par des *Aphodius* assez nombreux. Dans l'Himalaya, on trouve des *Copris* et des *Onthophagus*. En Afrique, on ne trouve pas de coprophages alpins, sans doute faute de ruminants.

Parmi les autres familles de Coléoptères, on peut signaler quelques Elateridae, mais seulement dans les Alpes et les Pyrénées; ailleurs ils semblent faire défaut. Parmi les Buprestidae, quoique quelques Sphenoptères pénètrent par place dans la zone alpine (par exemple, en Transcaucasie) aucune espèce alpine n'est connue. Des Byrrhidae alpins existent sur les Pyrénées, les Alpes et les Carpathes, ils appartiennent aux genres *Byrrhus* et *Simplocaria*.

Sur l'Atlas, on trouve quelques familles qui n'ont formé que là des espèces alpines, telles que *Attalus alyssi* PEYERIMHOFF, *Dasytes depexus* PEYERIMHOFF, *Psilothrix cyrtosinus* PEYERIMHOFF (Malachidae), *Pseudeurostus dyris* PEYERIMHOFF (Ptinidae), *Meloe crosi* PEYERIMHOFF (Meloidae). De ces genres, seul le *Pseudeurostus* est orophile, mais il ne semble pas avoir formé ailleurs d'espèces alpines, quoiqu'en Europe il remonte par place jusque dans les prés alpins. Par contre, Ochs a pris dans des nids de marmottes près de la frontière franco-italienne un *Ptinus*, resté malheureusement inédit.

On ne connaît pas de Tenebrionidae alpins en Europe et au Caucase, mais ils existent sur l'Atlas, en Asie Centrale et sur l'Himalaya. En Afrique tropicale on n'a signalé qu'une seule espèce, *Phrynocolus ater* WATERHOUSE, prise en nombre sur le Kilimanjaro (ALLAUD, 1908). Elle appartient à un genre africain. Dans la zone subalpine aride du pourtour méditerranéen, en Asie Centrale et dans l'Afghanistan, les Tenebrionidae constituent un élément essentiel de la faune locale; quoiqu'appartenant à des genres xérophiles, ces espèces se tiennent dans les endroits les plus humides et se concentrent en masse autour des névés, notamment sur la Sierra Nevada (HEYDEN, 1870), dans l'Himalaya (MANI, 1962) et en Asie Centrale (BOGATSCHEV, in litt.). Sur l'Atlas, les espèces alpines appartiennent aux genres *Opatrum* et *Crypticus*, largement répandus dans la zone paléarctique Ouest, mais qui ne se prennent pas ailleurs en haute montagne. En Asie, des espèces alpines se rencontrent parmi les *Bioramix* (Asie Centrale, Chine, Himalaya), *Myatis* (Pamir, Kashmir, Afghanistan), *Blaps* (zone paléarctique), *Ascelodosia* (Pamir, Himalaya, Tibet, Chine), *Syachis* (Asie Centrale, Afghanistan, Himalaya), *Cyphogenia* (Europe orientale, Asie). Ici aussi, à part peut-être les *Myatis*, tous les genres sont répartis largement, mais appartiennent à des lignées de la zone paléarctique orientale, différentes des

lignées occidentales. Cependant toutes ces lignées semblent être d'origine step-pique, celles d'origine sylvicole n'ont nulle part formé des espèces alpines, quoique quelques Helopini pénètrent par endroits dans la zone alpine sur le pourtour de la Méditerranée et au Caucase.

Parmi les Clavicornes, les espèces alpines sont rares; on en trouve chez les Phalacridae une espèce d'*Olibrus* de l'Arménie Soviétique; les Cryptophagidae—Cryptophagus sous-genre *Mnionomus* WOLLASTON, plusieurs espèces en Europe et sur la chaîne principale du Caucasei et les Coccinellidae—*Chelonitis* (Alpes), *Semiadalia* (Alpes, Caucase), *Aaages*, *Acoccidula*? (Asie Centrale), *Sidis* (Afrique tropicale). Sur l'Himalaya, les clavicornes alpins semblent manquer.

Parmi les longicornes, on ne connaît qu'une espèce alpine certaine, le *Dorcadion cineriferum* SUV. de la chaîne du Sevan en Arménie Soviétique.

Les Chrysomelidae alpins sont plus nombreux et appartiennent aux genres *Labidostomis* (Atlas), *Timarcha* (Atlas, Sierra Nevada), *Chrysomela*, surtout dans le sous-genre *Chrysochloa*, que nous examinerons plus loin (Europe, Caucase, Himalaya), *Galeruca* (Espagne, Pyrénées), *Theone* (*octocostata* WSE., Asie Centrale, Afghanistan, Himalaya), *Luperus* (Atlas), *Sjoestedtina* (Afrique tropicale), *Crepidodera* (Alpes), *Longitarsus* (Caucase, Himalaya), *Chaetocnema* (Himalaya), *Podagrica* (Himalaya), *Psylliodes* (Caucase), *Orestia* (Alpes). Ces espèces appartiennent à des genres largement répandus, mais n'ayant formé que par place des espèces alpines, apparemment aux dépens de la faune subalpine locale.

Parmi les charançons, les espèces alpines sont beaucoup plus abondantes. La plupart appartiennent au genre paléarctique *Otiorrhynchus*, qui a pénétré aussi en Amérique du Nord et dans l'Himalaya; ce genre, d'origine angarienne, a peuplé presque toutes les hautes montagnes d'Europe et d'Asie, mais il manque dans la zone alpine des Apennins et en Afrique tropicale. Il a dû se disperser du plateau angarien au Pliocène avec le refroidissement du climat, ainsi que nous l'avons déjà exposé (1961).

Les *Dichotrachelus* représentent un exemple rare de l'élément alpin tyrrhénien. On en compte 28 espèces de l'Atlas, l'Espagne (Sierra Nevada), la Corse, la Sardaigne, la Sicile, les Pyrénées, le Massif Central, les Cévennes, le Jura, le versant Sud et Ouest des Alpes; la plupart des espèces sont alpines mais plusieurs descendent dans la forêt subalpine. Le *D. verrucosus* KIESENWETTER habite les Pyrénées, la Corse et la Sardaigne et comprend trois sous-espèces; *D. muscorum* FAIRMAIRE est connu des Pyrénées, du Massif Central et du Jura; ces deux espèces sont subalpines. Toutes les espèces passent pour rares. Le genre, bien isolé morphologiquement, est considéré comme une relicté.

Le genre *Brachyodontus* est réparti à peu près de la même façon que les *Niphetodes* et compte 5 espèces alpines ou subalpines. C'est également une relicté, bien isolée morphologiquement, de même que le *Trachelemorphus baudii* SEIDL.

Au Caucase, on trouve un nombre remarquablement élevé de *Meleus alpins*, qui sont tous concentrés dans la partie Ouest de la chaîne principale, alors que les espèces transcaucasiennes et européennes sont sylvicoles.

Les charançons alpins de l'Himalaya appartiennent à des genres asiatiques paléarctiques. Les *Achlaenomus* (Tanymecini) comprennent 4 espèces du Tibet, Kashmir, Himalaya, Inde Orientale; les *Scepticus* (Tanymecini), 11 espèces du Turkestan, Kashgar, Kashmir, Inde, île Sakhalin, Japon; les *Catapionus* (Cneorhinini) comptent 34 espèces de l'Asie Centrale, Tibet, Dzoungarie, Kashmir, Sibérie, Sakhalin, Japon; *Blosyrodus* (Tanymecini) avec 10 espèces du Kashmir, de l'Inde, Bornéo, Birmanie, Chine; *Leptomias* (Tanymecini) avec 35 espèces de l'Asie Centrale, du Tibet, de l'Inde, du Kashmir, de la Mongolie, et la région de l'Oussouri; *Lagenobolus* (Cyphicerini) avec 7 espèces du Kashmir, de l'Inde, de la Chine; *Niphadonyx* (*Heteronyx* FAUST, Liparini) avec une seule espèce, qui se prend également en forêt. De par leur chorologie, les charançons alpins rappellent beaucoup les Tenebrionidae. Il est probable que plusieurs de ces genres ont des représentants alpins aussi sur d'autres montagnes de l'Asie.

Parmi les Scolytes, on ne connaît qu'une espèce alpine, le *Mimiophthorus ruwenzoricus* SCHEDL des Senecio du Ruwenzori.

D. Considérations éthologiques

Les données sur l'éthologie des espèces alpines sont assez modestes, c'est pourquoi nous nous limiterons ici à quelques remarques sommaires.

Toutes les espèces hivernent dans le sol sous la neige, la plupart au stade adulte. La durée courte de la belle saison favorise les espèces à cycle évolutif court, notamment les Carabidae et les Staphylinidae, mais certaines espèces, par exemple les Elateridae, ont un cycle pluriannuel. Les espèces polyvoltines semblent faire défaut. L'abondance des gelées estivales, souvent très accusées et irrégulières, surtout dans les régions à climat sec, peut réduire considérablement la densité des populations et défavorise les espèces à éclosion ou vol nuptial simultanés, tels que les hannetons. C'est ainsi qu'en Arménie, nous avons souvent observé de véritables tapis de cadavres d'insectes sous les pierres en été, dûs à des gelées estivales. Par contre dans les régions à été pluvieux, comme, par exemple, dans les Alpes, ces incidents sont beaucoup plus rares. Il semble que la plupart des espèces alpines aient des durées d'éclosion très étendues, moyennant quoi il reste toujours dans le sol une réserve importante d'adultes protégés contre des gels inopinés. L'abaissement de la pression atmosphérique et de la pression parcellaire de l'oxygène ne semble pas agir sensiblement sur les insectes, ainsi qu'en témoigne l'abondance des espèces eurytopes rencontrés à haute altitude, en particulier parmi les espèces „domestiques“ dans les habitations.

L'influence des rayons ultraviolets mérite plus d'attention.

Depuis longtemps, les généticiens ont démontré le rôle mutagène intense des rayons ultraviolets. On sait que dans la montagne leur influence s'intensifie

vers 3000 m d'altitude et augmente graduellement à partir de là. Si leur action était susceptible de provoquer une morphogenèse importante dans la nature, on devrait s'attendre à trouver un nombre croissant d'espèces ou races locales au-dessus de 3000 m. Or, rien de pareil n'a été constaté, ni sur les hautes montagnes africaines, ni sur l'Himalaya. Un seul exemple de prolifération d'espèces à haute altitude a été signalé jusqu'à maintenant, c'est le cas des *Trechus* du cratère de l'Elgon (4321 m), où sur un espace restreint, ne représentant qu'une faible part de l'étendue de ce cratère, on en a découvert 29 espèces ou sous-espèces, toutes endémiques. Mais il semble difficile d'attribuer cette pullulation d'espèces à une mutagenèse locale sur place ne fût-il qu'en raison de l'exiguité des aires de répartition spécifiques. Il est bien plus probable que la cime de l'Elgon a servi de refuge à de nombreuses espèces, qui se sont différenciées sur les vastes flancs de cette montagne bien en-dessous de 3000 m pendant les époques glaciaires ou antérieurement et qui ont remonté les pentes à cause du réchauffement de l'Holocène. Quoiqu'il en soit, ce cas reste unique dans la faune alpine des Coléoptères, tandis que l'on connaît de nombreux exemples de proliférations d'espèces à basse altitude, surtout sur les pénéplaines, mais toujours avec des aires de répartition beaucoup plus larges.

Parmi les autres particularités de la zone alpine, la présence de névés est d'une grande importance. En particulier, aux névés est liée la faune dite nivicole, particulièrement abondante sur les montagnes circumméditerranéennes, en Asie Centrale et sur l'Himalaya. Cette faune, propre aux zones alpines et subalpines à climat sec, se nourrit de déchets organiques d'origine animale et végétale, qui s'accumulent sur les névés. Sur l'Himalaya (MANI, 1962) ces déchets forment par places d'énormes amoncellements qui attirent de nombreux saprophages et quelques prédateurs. Les névés jouent ainsi le rôle de glacière, emmagasinant des produits organiques et les fournissant en abondance pendant la belle saison.

La faune des lacs alpins nous fournit un autre exemple intéressant d'adaptation aux conditions du milieu local. En Transcaucasie, les lacs alpins peuvent être séparés en deux types différents, suivant qu'ils sont grands ou petits. Dans les petits lacs, la température au printemps est très basse, mais elle est élevée en été. Dans ces lacs, on trouve une faune endémique, sans doute adaptée spécialement à ces conditions locales, car elle manque dans les grands lacs, dont la faune est constituée par des espèces à vaste répartition ou boréo-alpines, avec tout au plus quelques sous-espèces caucasiennes. En Europe centrale, où la température de l'eau des lacs alpins est bien plus constante, la faune endémique semble faire défaut, mais elle existe par places dans les petits ruisseaux.

Une particularité de la faune alpine se manifeste dans l'abondance des formes aptères et microptères, signalée depuis longtemps. Mais les espèces aptères sont également abondantes dans les déserts, les régions froides, sur certaines îles et se rencontrent dans beaucoup d'autres milieux. Comme les causes de cet aptérisme ne semblent pas être encore élucidées, nous essaieront d'exposer ici notre point de vue à ce sujet.

Parmi les Coléoptères, les formes aptères ou microptères peuvent coexister dans la même population avec les formes à ailes fonctionnelles, ou être propres à des sous-espèces, espèces ou groupes taxonomiques supérieurs. Quelqufois ce caractère est lié au sexe. Darwin jadis avait cherché une explication de l'aptérisme des populations insulaires, mais cette explication n'a pas résisté à l'épreuve du temps. Les généticiens ont décrit de nombreuses mutations aptères ou microptères chez des espèces normalement ailées et il semblait plausible de penser que de pareilles mutations devaient surgir dans la nature et s'y maintenir, lorsqu'elles étaient viables, mais cette explication s'est avérée trop simpliste. Les données de TIETZE (1963) permettent d'envisager la question sous un nouveau point de vue. Il résulte de ses recherches sur la musculature alaire de certains Carabidae des environs de Halle que chez beaucoup d'espèces on observe des formes à ailes fonctionnelles et à musculature fortement réduite et semblable à celle des formes aptères et brachyptères. En conséquence, dans la nature, la tendance vers l'aptérisme doit débiter par une atrophie musculaire phénotypique, entraînant plus tard une réduction alaire génotypique. Cet exemple s'accorde parfaitement avec les vues de certains généticiens (SCHMALHAUSEN, 1946; GOLDSCHMIDT, 1955), suivant lesquelles une mutation dominante ne peut se maintenir dans une population que si elle ne modifie pas le phénotype, c.-à-d. si elle correspond à une modification existant déjà dans cette population. Compte tenu de ces considérations, l'aptérisme doit résulter du processus suivant.

Tout insecte a intérêt à conserver ses ailes, car elles lui confèrent des avantages importants; d'abord, la facilité de dissémination, comme l'a très bien exposé DARLINGTON (1943); ensuite, pour le rapprochement des sexes, le peuplement de certaines niches biologiques etc. Mais, s'il se trouve dans des conditions d'existence défavorables, il peut arriver qu'il ne soit plus en état d'achever sa métamorphose normale faute de ressources suffisantes. Ce manque de ressources peut être dû non seulement à un manque de nourriture, comme cela peut arriver dans un désert, mais aussi pour d'autres raisons, ralentissement du métabolisme dans un climat trop froid, raccourcissement de la belle saison, etc. Dans tous les cas, l'insecte tendra à résorber les parties de son corps non indispensables à sa survie et, comme les muscles alaires constituent la partie la plus importante de la musculature de tout insecte ailé, leur résorption dégagera des réserves nutritives très précieuses. En conséquence, cette résorption devra avoir lieu toutes les fois que l'insecte ne sera pas capable de se développer complètement mais pourra former une forme aptère viable. Si les conditions défavorables persistent, la modification se maintiendra et permettra la consolidation d'une mutation aptère ou microptère occasionnelle, qui, elle aussi, sera favorable, puisqu'elle entraînera une économie de ressources supplémentaire.

En conséquence, les formes aptères ou microptères orophiles ont dû se former parmi les espèces originaires de pays plus cléments. Elles devront être ex-

ceptionnelles parmi les formes boréo-alpines, à moins que celles-ci ne proviennent elles-mêmes d'ancêtres aptères.

La chorologie des espèces alpines permet de préciser certains détails de leur mode de répartition.

Le fait, que l'on trouve en Afrique tropicale trois fois plus de Carabidae d'origine paléarctique que d'origine locale prouve d'une façon particulièrement frappante que pour les insectes les migrations, même à travers d'immenses étendues et malgré la présence de nombreux obstacles, présentent moins de difficultés que le transport même à quelques centaines de mètres, si ce transport entraîne une transformation radicale de biotope. Il semble en être de même pour la faune de l'Himalaya, dont tout l'élément alpin endémique est d'origine paléarctique. Des considérations analogues, quoique basées sur des données tout-à-fait différentes ont jadis été exposées par KRISHTOFVITSCH (1946) au sujet de problèmes phytogéographiques. Ils confirment nos vues (1959, 1961), suivant lesquelles pour tout organisme le problème adaptatif le plus difficile est la transformation de son appartenance biocénotique.

Les données chorologiques permettent de préciser encore un détail intéressant. La répartition de l'élément paléarctique sur les montagnes de l'Afrique tropicale prouve péremptoirement qu'elle a dû s'effectuer surtout par voie active, car la Rift-Valley n'aurait pu servir d'obstacle en cas de répartition par voie passive. L'étude des faunes insulaires confirme pleinement cette conclusion (BASILEWSKI, 1962).

E. Considérations sur la genèse de la faune alpine

Il est admis depuis longtemps que la faune de tout biotope dépend de ce dernier et qu'elle est d'autant plus caractéristique que l'est son habitat. La zone alpine constitue un groupe de biotopes très particuliers, dispersé à travers des régions très diverses. Il eut été donc logique d'y trouver une faune spéciale, comprenant des formes nettement isolées de leurs congénères des autres biotopes. Cependant, il n'en est rien. Ainsi que nous l'avons vu, on ne trouve dans cette zone que quelques rares genres et sous-genres endémiques en l'absence de tout groupement taxonomique plus important, tandis que la plupart des espèces alpines ne se distinguent que légèrement de leurs congénères habitant plus bas. Comment expliquer cette contradiction ?

Depuis longtemps, les généticiens sont parvenus à la conclusion que la genèse des espèces est essentiellement dépendante de l'isolement des populations voisines. La zone alpine est constituée par un grand nombre d'îlots, bien isolés les uns des autres ce qui paraît être une condition très favorable à la formation d'abondantes espèces ou sous-espèces vicariantes, mais en fait elles ne sont pas nombreuses et leur aire de répartition englobe souvent un grand nombre de massifs montagneux isolés, alors que dans bien d'autres biotopes, notamment dans les pénéplaines ou sur certaines îles, les formes vicariantes sont bien plus abondantes. Il semble en être de même pour la flore alpine, dont beaucoup

d'espèces habitent des massifs très éloignés les uns des autres, tels que les Pyrénées, les Alpes, le Caucase, l'Himalaya. C'est ainsi que l'on compte 96 espèces de plantes alpines communes aux Alpes et au Caucase (TAKHTADJAN, 1946). Parmi les Coléoptères, ces exemples sont beaucoup plus rares, mais, peut-être se multiplieront-ils dans l'avenir.

Ces données montrent que la genèse de la faune alpine a été commandée par un facteur spécifique qui semble être lié aux raisons suivantes.

Les hautes montagnes ne peuvent exister longtemps (au point de vue paléogéographique) parcequ'elles sont trop vite érodées; en conséquence, la zone alpine actuelle est très jeune, bien plus jeune sans doute que toutes les autres. C'est pourquoi ni sa faune ni sa flore n'ont eu le temps nécessaire pour y évoluer sérieusement, ce qui explique les particularités signalées ci-dessus.

Pour des raisons inconnues, les plissements principaux de l'Ancien Monde sont dirigés essentiellement de l'ouest vers l'est, mais les zones de plissements se sont déplacées au cours des temps passés par bonds du nord au sud. C'est ainsi que les plissements les plus anciens, les Calédonides, s'étendent au nord des plissements plus récents des Hercynides, qui, elles-même sont disposées au nord des plissements alpins. En conséquence, dans l'Ancien Monde, la zone alpine a dû se déplacer par bonds du nord au sud. Si l'on considère que les vieux plissements nordiques ont été érodés depuis longtemps, mais ont dû conserver en raison de leur latitude une faune du type voisin de l'alpin, on conçoit, qu'au cours des siècles cette faune a eu tout le temps voulu pour s'adapter aux conditions locales, d'autant plus que le relief n'a pu se modifier que très lentement. C'est ainsi que dans l'Oural toutes les vallées importantes semblent exister depuis le Secondaire (VARSANOFIEVA, 1954).

Il est donc logique d'admettre que cette faune nordique, poussée à émigrer vers le sud au Pliocène en raison du refroidissement du climat, a dû pouvoir atteindre des massifs montagneux, qu'elle a peuplé d'autant plus facilement, qu'elle était déjà habituée aux territoires à relief accidenté. C'est donc dans le Nord qu'il est logique de chercher l'origine du fond de faune alpine, mais cette règle doit comporter des exceptions que nous examinerons plus loin. Par ailleurs, la rigueur du climat de la zone nordique au cours des glaciations a dû exterminer cette faune dans son pays d'origine même là, où il n'existait pas de calotte de glace étendue, ainsi qu'en témoignent de nombreuses données paléontologiques en particulier en Sibérie où les calottes de glace semblent n'avoir eu qu'une faible extension.

Les peuplements de biotopes nouveaux, y compris les biotopes alpins, sont conditionnés par les capacités migratrices des organismes et leur possibilités d'adaptation à des conditions d'habitat nouvelles. Ainsi la faune alpine a dû se former à la suite d'un processus de sélection naturelle intense et qui a dû être d'autant plus puissant que la capacité migratrice de ses éléments était plus considérable. C'est pourquoi elle est constituée essentiellement par des formes à pouvoir de dispersion élevé, comme les Carabidae et les Staphylinidae, parmi lesquelles la sélection naturelle a pu exercer des ravages à une échelle parti-

culièrement vaste en laissant subsister un nombre de genres très restreints, mais qui ont peuplé de grandes étendues. Ailleurs la sélection a eu un champ d'action moindre, c'est pourquoi les représentants alpins des autres familles sont beaucoup moins nombreux, mais là aussi on ne trouve qu'un nombre de genres restreint et à répartition vaste, ce qui prouve que même dans ce cas, l'échelle sélective est restée considérable. Mais à côté des émigrants la faune alpine comprend aussi des formes autochtones, certaines fort anciennes. Cependant, leur nombre modeste et la présence de plusieurs genres monotypiques prouvent que là aussi la sélection naturelle a opéré ses ravages, mais à une échelle plus restreinte. Enfin, récemment, sans doute après les glaciations, quelques genres ont réussi par-ci par-là à pénétrer dans la zone alpine et même à'y former des espèces endémiques.

Ces données prouvent entre autres que la tendance de certains biologistes de ne voir dans le genre qu'une unité plus ou moins arbitraire, dépendant du jugement de chaque systématicien, n'est pas admissible. Les vrais genres possèdent un complexe de caractères, qui les déterminent d'une façon très précise et au moins aussi bien que l'espèce, mais certains de ces caractères sont d'une étude difficile.

Dans ses grandes lignes la genèse de la faune alpine semble s'être déroulée de la façon suivante.

Après les mouvements orogéniques importants du Paléozoïque, l'ère Secondaire est caractérisée par une longue période de repos. Une orogénèse importante ne se poursuit qu'en Amérique et en Asie orientale (STRAKHOV, 1948). Vers le commencement du Tertiaire en Europe, Afrique et Asie, sauf l'Asie orientale, la plus grande part des massifs montagneux sont pénéplainisés, des montagnes plus ou moins hautes n'existent qu'en Scandinavie et le long du grand anticlinorium englobant l'Oural, le Tian-Shan et une part des montagnes sibériennes. En conséquence, si une faune alpine a pu exister au Crétacé, ce qui ne paraît pas douteux, elle n'a pu se conserver que sur ces montagnes ou en Asie orientale. Comme la faune ancienne de la Scandinavie et de l'Oural a été détruite par les glaciations, nous ne pouvons que conjecturer à son sujet; mais sur le Tian-Shan quelques-uns de ses éléments auraient pu se conserver. Malheureusement, cette faune n'est pas connue. L'apparition de hautes montagnes au cours du Paléogène a dû amener la création d'une faune orophile. A l'Eocène, le réchauffement du climat a dû enrichir cette faune en provoquant une migration vers les montagnes d'éléments sylvoicoles. On peut aussi admettre la migration en Europe de quelques éléments angariens anciens, car, suivant les botanistes, des éléments floristiques analogues ont émigré des le Crétacé, sans doute au cours de refroidissements passagers de climat, qui n'ont pas toujours pu laisser de traces paléogéographiques certaines. Parmi ces émigrants ont dû se trouver des *Nebria*, *Harpales*, *Amara*, *Trechus* etc.

Le rythme de peuplement des massifs montagneux par des éléments de la forêt subtropicale a dû être comparable à celui que l'on observe actuellement dans l'Himalaya ou en Afrique tropicale et, en conséquence, très lent. Les

genres alpins endémiques actuels ont dû se former au dépens des premiers émigrants orophiles. Leur pauvreté en espèces et le caractère relicté de leur habitat prouve qu'ils ont passé par des périodes de dépression intenses, dues sans doute à de nombreuses modifications du climat, relief etc. et plus tard à la concurrence des éléments boréaux. A l'élément ancien, nous rattachons les sept genres monotypiques signalés plus haut, les *Nastonycha*, *Dichotrachelus*, sous-genres *Oreocys*, *Atlantosphodrus*, *Eutroctes*. Il est remarquable, que dans aucun de ces taxons on n'observe des cas de morphogenèse récente ou même de variations intraspécifiques, tant soit peu accusées. Même les sous-espèces, lorsqu'elles existent (*Dichotrachelus*) laissent l'impression de formes anciennes.

Tableau de répartition des espèces alpines de quelques genres de Coléoptères sur certains massifs montagneux

NN	Genre	Atlas	Pyrénées	Alpes	Apennins	Corse	Carpathes	Caucase	Himalaya
1	<i>Cychrus</i>	—	×	×	—	—	—	—	—
2	<i>Carabus</i>	—	×	×	—	—	—	×	×
3	<i>Nebria</i>	×	×	×	×	—	×	×	×
4	<i>Leistus</i>	—	—	—	×	—	×	×	—
5	<i>Bembidion</i>	—	×	×	×	×	?	×	×
6	<i>Trechus</i>	×	×	×	×	×	—	×	—
7	<i>Duvalius</i>	—	—	×	—	—	×	—	—
8	<i>Ocys</i>	×	—	—	—	—	—	—	—
9	<i>Deltomerus</i>	×	—	—	—	—	×	×	—
10	<i>Harpalus</i>	×	—	×	—	—	—	×	×
11	<i>Amara</i>	×	×	×	—	×	—	×	×
12	<i>Pterostichus</i>	—	×	×	—	—	—	×	—
13	<i>Agonum</i>	—	—	×	—	—	—	×	—
14	<i>Cymindis</i>	×	—	×	—	—	—	×	×
15	<i>Hydroporus</i>	—	×	×	—	—	—	×	×
16	<i>Mannerheimia</i>	—	—	×	×	—	—	×	—
17	<i>Aphodius</i>	—	×	×	—	—	×	×	—
18	<i>Chrysochloa</i>	—	×	×	×	—	×	—	—
19	<i>Otiorrhynchus</i>	—	×	×	—	×	×	×	×
20	<i>Dichotrachelus</i>	×	×	×	×	×	—	—	—

A l'élément paléoaangarien on peut attribuer les *Brososoma* à distribution très remarquable, les *Nebria*, *Trechus*, *Harpalus*, dont la répartition démontre une pénétration ancienne en Europe, ainsi que nous l'avons déjà exposé (1961), *Amara* etc. La répartition actuelle de ces genres à travers la zone alpine diffère de celle des autres genres par sa répartition beaucoup plus homogène avec de nombreux représentants sur des massifs isolés. Ainsi on trouve sur l'Atlas des *Nebria*, *Ocys*, *Iblania*, *Harpalus*, *Dichotrachelus*; sur la Sierra Nevada — *Ocys*, *Dichotrachelus*; sur les Pyrénées — *Nebria*, *Trechus*, *Arctapila*, *Dichotrachelus*; en Corse — *Trechus*, *Paraleirides*, *Dichotrachelus*; sur les Carpathes et dans les Balcons — *Nebria*; sur les Apennins — *Nebria*, *Trechus*; au Caucase — *Nebria*, *Trechus*, *Derostichus*, *Eutroctes*. Dans les Alpes seul le genre *Nebria* est réparti largement, les autres — *Brososoma*, *Trechus*, *Chelonitis*, *Trachylomorphus*, *Dichotrachelus* sont localisés, surtout sur les contreforts méridionaux constituant

l'élément le plus ancien des massifs alpins. La plupart des autres éléments alpins sont, au contraire, bien plus abondants sur les massifs européens nordiques — Carpathes, Alpes, Pyrénées, partie occidentale de la chaîne principale caucasienne et beaucoup plus rares plus au Sud.

Sur le tableau ci-contre on a figuré la répartition de quelques éléments alpins sur certains massifs montagneux.

La provenance du genre *Deltomerus* est moins claire. Conformément aux données récentes (KOURNAKOV, 1960, 1963), ce genre fait partie de la vieille tribu des Deltomerini, caractérisée entre autres par son aédéage très primitif. Cette tribu comprend en outre deux *Platydiolus* CHAUDOIR de la Sibérie orientale et de l'Amérique du Nord, tous deux rhéophiles; huit *Apenetretus* KURN. de la Chine et du Japon; trois *Penetretus* MOTSCHULSKY de la Méditerranée occidentale; les *Paradeltomerus* APFELBECK, que nous considérons comme un sous-genre des *Deltomerus*. Tous les *Deltomerus* sont orophiles, deux (*D. carpathicus* MILLER et *kaszabi* SZEKESSY) sont des rhéophiles de la zone subalpine des Carpathes, *D. corax* PEYERIMHOFF habite les zones alpine et subalpine de l'Atlas, toutes les autres espèces sont alpines — nivicoles ou rhéophiles. Le genre est représenté dans l'Afrique Nord-Ouest, la Sierra Nevada (1 espèce), les Apennins (1 espèce), les Carpathes (3 espèces), les Balcons (3 espèces) et le Caucase, près de 15 espèces, dont trois de Transcaucasie; enfin une espèce est décrite de la Turquie Nord-Est. L'aire de répartition du genre n'a pas d'analogues parmi les Coléoptères, mais on peut la comparer à celle des *Duvalius*, avec cette différence essentielle que ce dernier est connu également de l'Asie Centrale, des Alpes méridionales, y compris la zone alpine des Alpes orientales, des Cévennes, de la Sardaigne et de la Sicile. Les *Duvalius* appartiennent à une lignée angarienne sylvicole, leurs espèces sont des crénophiles, se développant près des sources. D'après JEANNEL (1929), le genre s'est propagé en Europe au miocène et de là, a pénétré en Afrique Nord-Ouest, à travers la Sicile. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué (1961), ce genre peuple actuellement la zone des forêts sarmatiennes, au Pliocène, en raison de l'aridisation du climat, il s'est réfugié dans les coins humides, les bords des ruisseaux, les grottes et les fentes du sol. Les *Deltomerus* ont du suivre la voie de migration des *Duvalius*, mais, n'ayant pu s'adapter au changement du climat méditerranéen au Pliocène, ont été exterminés ou se sont réfugiés dans la montagne jusqu'à la zone alpine. En conséquence, on peut expliquer leur répartition suivant le schéma suivant.

Cet ancien genre angarien rhéophile et orophile s'est propagé vers le Caucase avec le refroidissement du climat, sans doute au Pliocène, à travers les montagnes de l'Asie Centrale et de l'Iran. Son absence dans le Talysch peut être expliqué, comme pour les *Trechus*, par le manque d'habitats convenables, mais le nombre d'espèces nouvelles décrites récemment du Caucase, de l'Atlas et même des Carpathes prouve que nous sommes loin de connaître ni la composition du genre ni sa chorologie réelle. Comme au Caucase n'ont pénétré que des espèces orophiles, elles sont toutes devenues alpines, mais leur aire de répartition s'étend

bien plus à l'Est que pour la plupart des autres formes alpines caractéristiques puisqu'on les trouve jusqu'au Daghestan et l'Arménie centrale, où elles se prennent en compagnie de *Nebria* et *Trechus*. Il n'est pas impossible que les *Deltomerus* aient pu se propager en Europe à travers le Caucase et l'Asie Mineure, mais il semble plus probable de leur consigner une voie plus nordique qui, en principe, correspond à „l'Egéide septentrionale“ de JEANNEL. Cette Egéide est censée avoir constitué un pont entre le Caucase et les Balcons à travers la mer Noire. Mais, comme un pont pareil, suivant les données paléogéographiques modernes, n'a jamais pu exister, force est de chercher une voie plus nordique à travers les forêts du plateau russe vers les Carpathes et de là plus au Sud. Des Balcons jusqu'à l'Afrique du Nord, on connaît une voie directe à travers l'Italie et la Sicile, qui semble avoir été suivie par beaucoup de migrations sarmatiques dans les deux sens. Cette voie a dû être utilisée aussi par les *Deltomerus*. Leur absence actuelle en Sicile et dans les Alpes peut être attribuée à leur grande hygrophilie qui devait fortement limiter leur possibilités d'expansion et de survie dans les pays à climat trop sec.

En Afrique du Nord la présence de vastes forêts subtropicales humides a dû favoriser leur peuplement par les *Deltomerus* jusqu'au littoral où semble s'être formé le genre *Penetretus*. En effet, ce genre ne se distingue des *Deltomerus* que par ses tarses glabres. Le *Deltomerus corax* PEYERIMHOFF de la zone alpine et subalpine de l'Atlas (2300—3200 m) a des tarses densément pubescents, le *Penetretus redoni* ANTOINE, habitant moins haut (400—1200 m) n'a conservé qu'une pubescence tarsale réduite, et le *Penetretus temporalis* BEDEL du littoral a les tarses glabres. On trouve donc encore aujourd'hui les formes intermédiaires entre les deux genres, prouvant que les *Penetretus* ont dû s'isoler récemment et au Maroc, apparemment en raison du changement du substrat (sable fin des ruisseaux de basse altitude au lieu du gravillon). Du Maroc, le genre *Penetretus* a pu se répandre longeant le littoral à travers l'Espagne jusqu'au Roussillon, suivant la voie, utilisée en sens inverse par de nombreuses espèces européennes vers le Maroc (*Carabus*, *Dorcadion* etc.). Il résulte de ces considérations que les *Penetretus* sont récents et mériteraient d'être considérés comme un sous-genre des *Deltomerus*. Chez le genre oriental *Apenetretus*, on observe une évolution analogue de la structure tarsale, due probablement aux mêmes raisons. Avec l'extention de la zone alpine au Pléistocène, les *Deltomerus* ont trouvé de nouvelles possibilités d'extension, ce qui a amené la formation d'espèces nouvelles, nombreuses surtout sur la Chaîne Principale du Caucase, qui sont souvent vicariantes et à peine distinctes les unes des autres.

Les *Leistus* semblent également appartenir à une ancienne lignée angarienne sylvicole. Il est fort possible qu'ils se soient dispersés en même temps que les *Deltomerus* et suivant les mêmes voies, mais, étant bien moins hygrophiles, ils ont pu se disséminer bien plus largement et s'adapter par place à des milieux à climat sec.

On situe au Pliocène une vaste migration d'éléments faunistiques et floristiques angariens, qui a constitué l'essentiel de la faune et flore actuelle de l'Europe

tempérée. A cet élément doivent appartenir les ancêtres de la plupart des espèces alpines actuelles, ainsi qu'en témoignent leurs rapports phylogénétiques. Mais la faune alpine comprend aussi un élément autochtone. A cet élément, outre les genres signalés ci-dessus on peut rattacher les quelques sous-genres suivants.

Les *Oreonebria* comprennent quelques espèces alpines des Alpes. Les caractères distinctifs du sous-genre sont liés à son faciès grêle et à quelques particularités de la chétotaxie, qui chez les *Nebria* est remarquablement instable. L'édéage ne présente aucune particularité intéressante, ni par comparaison aux autres *Nebria*, ni entre les différentes espèces de ce sous-genre. Les espèces hantent les ruisselets descendant des névés surtout dans la zone subnivale, où ils se substituent aux autres espèces de ce genre. Tout ce groupe semble être très récent et a dû se former sur place au cours du Pléistocène dans des conditions de climat très rigoureux.

Les sous-genres alpins des *Amara* semblent s'être formés également sur place, mais bien avant les *Oreonebria*, car ils sont bien mieux différenciés. La formation des autres sous-genres alpins est moins claire.

Un cas particulièrement intéressant est présenté par certains groupes de *Carabus orophiles* largement répandus à travers la zone paléarctique. Comment peut-on se représenter la genèse de cette faune ?

Ainsi que nous le signalions plus haut, au début du Tertiaire en Eurasie, des formes *orophiles* ne pouvaient exister que sur quelques chaînes. Cela a dû être le cas, en particulier, pour les *Carabus* dont l'origine angarienne est bien établie. Il est logique d'admettre que ces *Carabus*, quelle que soit leur provenance, ont pu se propager le long de ces chaînes de l'Asie orientale jusqu'en Scandinavie. Au Pliocène, le refroidissement du climat a conduit ces formes *orophiles* à émigrer vers l'Est et le Sud.

Quoique depuis longtemps on étudie le genre *Carabus* avec assiduité, sa phylogénie n'est guère comprise, ainsi que nous l'avons déjà signalé (1963). Quant à leur chorologie, elle n'est bien connue qu'en Europe occidentale. C'est pourquoi nous nous limiterons ici à quelques remarques générales.

Depuis longtemps on a établi l'étroite parenté entre certains *Carabus* d'Europe et d'Asie orientale. C'est ainsi que dans la section des *Orinocarabus* KRAATZ sensu BREUNING (1932—1935) nous trouvons en Chine quatre espèces *orophiles*, dans la zone alpine des Alpes sept espèces et dans la zone alpine et sylvatique de l'Europe centrale, deux espèces. BREUNING réunit dans cette section encore deux espèces arctiques, qui sont cependant assez distinctes des autres. Ces données prouvent l'existence d'une migration des montagnes de la Chine vers l'Europe, qui a dû contourner le Caucase et les Balkans. Mais au Caucase on trouve la section voisine des *Pachycarabus* GÉHIN avec six espèces alpines de la chaîne principale et une espèce alpine et subalpine en Transcaucasie (chaîne Adjarienne). Quoique cette section appartienne certainement à une lignée angarienne, sa provenance est problématique.

On ne peut admettre sa provenance d'une migration angarienne ancienne, d'abord, parce que l'on ne s'explique pas l'absence de formes sylvo-collines ancestrales dans les forêts caucasiennes, dont la faune et la flore sont tellement saturées de relictés qu'elles ont été depuis longtemps nommées des forêts tertiaires. Ensuite, parce que le Caucase, dès le début du Tertiaire, fut isolé du nord par un large bras de la Téthys, ce qui exclut la possibilité d'échanges faunistiques anciens soit avec le nord, soit avec l'est. Par contre, si nous admettons, que cette section ait émigré de l'Oural, où elle s'est isolée au Paléogène, tandis que les *Orinocarabus* se sont constitués, sans doute, vers la même époque, en Asie Centrale, l'existence de ces deux sections et leur chorologie deviennent compréhensibles. Ajoutons que les espèces des deux sections sont communes et souvent vicariantes, ce qui prouve qu'elles ont dû se former sur place et récemment, car sans cela les glaciations successives auraient dû enchevêtrer leurs aires de répartition.

On peut expliquer de même façon la provenance des *Cechenus* FISCHER, qui comptent six espèces alpines, réparties presque de la même façon que les *Pachycarabus*, et que l'on rencontre avec eux sur la chaîne Principale, mais ils manquent en Transcaucasie, ce qui semble indiquer un type de peuplement récent. De nombreuses sections voisines habitent la Chine, le Tibet, l'Asie Centrale, mais les congénères les plus proches sont apparemment les *Iniopachys* SOLIER des Pyrénées et monts Cantabriques. On a cherché à expliquer la répartition actuelle de ces deux sections par une migration au Paléogène et un isolement ultérieur pendant la transgression de la mer Nummulitique, mais cette supposition n'explique pas pourquoi toutes les espèces sont alpines (au Paléogène, la zone alpine ne pouvait exister ni au Caucase, ni sur les Pyrénées), comment ces espèces cryophiles ont pu franchir des forêts subtropicales, pourquoi elles ne se sont pas réparties plus tard plus largement, notamment en Transcaucasie, comment elles ont pu franchir le bras de la Téthys séparant le Caucase de l'Asie etc. Au contraire, en admettant que les sections actuelles se soient isolées sur différents massifs montagneux anciens et aient émigré au Pliocène, leur chorologie devient facile à comprendre. En particulier, les *Iniopachys* pourraient être originaires de la Scandinavie, d'où ils ont pu émigrer vers le Sud-Ouest à travers des prairies et en évitant les massifs forestiers, dont le milieu ne leur convenait pas, ce qui pourrait expliquer leur absence dans les Alpes; les *Cechenus* ont pu de même émigrer au Caucase de l'Oural.

Il existe au Caucase un autre groupe, dont la répartition est tout à fait comparable à celle des *Cechenus*, ce sont les *Lindrothius*. Suivant la révision de KOURNAKOV (1961), ce sous-genre compte 11 espèces, peuplant la chaîne principale du Caucase à l'ouest du col de la Croix jusqu'à la limite ouest de la zone alpine. KOURNAKOV considère ce sous-genre comme un genre propre, mais, à notre point de vue, sans raisons suffisantes. Toutes les espèces sont alpines, vers l'est elles sont peu nombreuses et ont, comme leurs sous-espèces, des aires bien délimitées, vers l'ouest les espèces deviennent plus nombreuses et leurs aires tendent à s'enchevêtrer de plus en plus si bien qu'à la limite ouest de

leur répartition plusieurs espèces cohabitent. Toutes les espèces sont lapidicoles, recherchent les stations les plus sèches des prés alpins, par place descendent vers la lisière supérieure des forêts, ou elles grimpent volontiers sur les herbes hautes, se prennent généralement en nombre, souvent en masse sous la même pierre. On trouve souvent en leur compagnie la *Nebria bonellii* ADAMS, dont l'aire de répartition s'étend cependant plus au Sud, jusque dans l'Adjarie, où les *Lindrothius* font défaut.

Les *Lindrothius* constituent un groupe très homogène, leurs espèces ne se distinguent que difficilement, mais par quelques caractères stables, surtout par leur édéage, donnent l'impression de formes récentes, comptent quelques sous-espèces. Aux point de vue phylogénétique, l'espèce la plus proche semble être le *Calathus femoralis* CHAUDOIR de l'Adjarie et de la région de Kars. KOURNAKOV suppose, que les *Lindrothius* dérivent d'une rélicte ancienne, qui s'est réfugiée dans la zone alpine de la Chaîne Principale et s'est plus tard disséminée vers l'ouest. Mais cette supposition n'explique pas l'absence de formes ancestrales sylvatiques, l'abondance des espèces dans la région ouest, le chevauchement de leurs aires de répartition vers l'ouest, l'appartenance à la zone alpine, qui, comme nous l'avons vu, est toute récente etc. Au contraire, si nous admettons, que les *Lindrothius* se soient formés sur les prés alpins secs de l'oural et aient émigré récemment vers le Caucase, l'explication de leurs traits spécifiques devient facile. Suivant ce schéma, les premiers arrivants ont dû peupler pendant une époque glaciaire de vastes étendues de prairies au nord-ouest de la Chaîne principale. Le réchauffement du climat les a relegués plus tard dans la zone actuelle, qu'ils ont peuplée progressivement de l'ouest vers l'est, où la limite actuelle de leur répartition est déterminée non pas par l'existence d'une barrière éthologique mythique, mais par le caractère récent de leur invasion. En effet, tout cheminement le long d'une crête nécessite le franchissements de dépressions et de points hauts, qui ne peuvent s'opérer qu'au cours de variations de climat adéquats et d'autant plus importants que le sont les dénivellements. Le rythme d'une migration semblable et son extension sont donc déterminés par les variations climatiques au cours de sa durée. D'autre part, le fait que vers l'est toutes les espèces sont vicariantes et confinées sur des massifs récents bien isolés confirme qu'il s'agit bien d'une migration récente. A l'ouest, les *Lindrothius* ont dû exister depuis plus longtemps, en conséquence ils ont dû émigrer plusieurs fois au cours des glaciations, ce qui explique l'enchevêtrement des aires de répartition spécifiques. Quant aux considérations phylogénétiques, évoquées par KOURNAKOV, elles nous paraissent très discutables.

Il est probable qu'avec les *Lindrothius* ont émigré des *Nebria*-la *N. bonellii* et la *N. schlegelmilchi* ADAMS, qui constituent un petit groupe particulier, bien différent de tous ses congénères. Ces deux espèces sont alpines, mais descendent facilement dans la zone subalpine et même en forêt. Cela peut expliquer leur vaste aire de répartition. En particulier, la *N. schlegelmilchi* a peuplé presque tout le Caucase et est même signalée de Perse.

Il semble que l'on puisse attribuer une origine ouralienne à beaucoup d'autres groupes de Coléoptères caucasiens, par exemple aux *Tribax* FISCHER, *Glyptopterus* CHAUDOIR (*Myosodes* auct.), *Haplomaseus* REITTER, certains groupes des *Trechus*, *Meleus*, *Otiorrhynchus* etc. En faveur de cette supposition plaide le type de répartition de ces groupes, avec concentration vers le Caucase Nord-Ouest et l'absence de représentants dans la forêt refuge du Talysch. Mais la disparition totale de l'ancienne faune ouralienne sur place rend le contrôle impossible.

Si nos considérations sont justes, des espèces *orophiles* ont dû se former également en Scandinavie, d'où ils ont pu peupler l'Europe centrale, mais non le Caucase. Nous serions enclins d'attribuer une origine scandinave aux *Chrysochloa* que l'on considère tantôt comme un genre propre et tantôt comme un sous-genre des *Chrysomela*. Les *Chrysochloa* comprennent deux douzaines d'espèces, dont deux sibériennes, atteignant à l'Est l'Altai, et les autres européennes, où elles sont connues des Alpes (19), Pyrénées (9), Carpathes (8) et d'Espagne (monts Cantabriques, Sierra Nevada). Une espèce existe sur les Apennins, une autre sur l'Oural. Vers le nord, la frontière générique passe par le nord de l'Allemagne et la Finlande (1 espèce). En Asie Mineure et au Caucase, les *Chrysochloa* manquent totalement. La plupart des espèces sont réparties largement, des Pyrénées aux Carpathes et Balcons, beaucoup sont communes. Mais une espèce rare n'est connue que des Pyrénées centrales, une autre, commune et alpine de la Sierra Nevada, une troisième est commune aux Pyrénées et au Massif Central, quatre, dont deux espèces alpines, sont confinées aux Alpes, une espèce est commune aux Alpes et aux Apennins. Toutes les espèces sont proches, plusieurs ne peuvent être déterminées exactement qu'à l'aide de l'édéage. La plupart habitent les forêts de conifères humides, d'où certaines espèces pénètrent dans la zone alpine qui compte trois espèces endémiques. Au moins une espèce peut habiter les forêts de feuillus à basse altitude. On ne connaît pas de formes vicariantes. Toutes sont diurnes, se nourrissent, adultes et larves, de feuilles de certaines composées et ombellifères. Les espèces sont ovo vivipares, déposent des oeufs contenant de jeunes larves ou même des larves néonates. L'ovoviviparité semble être une adaptation à la réduction de la durée de la belle saison (printemps froid). Contrairement à la plupart des autres espèces orophiles, les *Chrysochloa* n'ont pas de congénères dans la faune des régions basses et manquent dans les refuges montagneux anciens où y sont représentées par des espèces à large répartition. Le nombre d'espèces le plus élevé s'observe dans les Alpes du Nord, alors que la faune orophile est en général beaucoup plus riche dans les massifs méridionaux.

La genèse des *Chrysochloa* est énigmatique. Weise cherchait leur origine dans les Alpes. Mais cette supposition n'explique pas, ni leur prédominance dans les massifs nordiques, ni, surtout, l'absence de congénères dans les forêts de feuillus, d'où elles auraient dû provenir. Considérant que leur biotope principal est la forêt de conifères du type de la taïga, il eut été logique de leur attribuer une origine nordique, mais dans la taïga elles n'existent pas. C'est pourquoi nous les

considérons volontiers comme une lignée scandinave, qui a eu jadis tout le temps nécessaire pour s'adapter à son biotope préféré et acquérir l'ovoviviparité au cours du refroidissement du climat au Miocène. Au Pliocène, cette lignée a émigré vers le Sud avec la forêt de conifères, qu'elle habitait. L'enchevêtrement des aires de répartition spécifiques prouve, à notre avis, que cette lignée a peuplé l'Europe centrale avant les glaciations et a émigré dans des directions diverses plusieurs fois pendant leur cours. Son absence en Scandinavie actuellement s'explique, comme dans les cas précédents, par les ravages des glaciations.

On peut attribuer une origine scandinave à d'autres groupes, mais avec moins de probabilité. Cela pourrait être le cas pour les *Niphetodes* et *Brachyodontus*, dont les espèces sont assez voisines et ne semblent pas très anciennes et dont l'aire générique est très restreinte, ce que l'on pourrait attribuer à un peuplement récent. On peut aussi à cet égard invoquer le caractère général de la faune alpine carpathique, qui semble dépourvue d'élément autochtone ancien. En effet, des 20 espèces de cette faune quatre ont dû venir de l'Est au plus tôt pendant le Miocène; ce sont le *Leistus gracilis* FÜSSLY, *L. bänningeri* ROUBAL, *Duvalius proceroides* JEANNEL, *Deltomerus tatricus* MILLER. *Blitophaga alpicola* KRAATZ, *Atheta carpathica* MILLER, *Coryphiodes deubeli* BERNH., sont d'origine boréale plus ou moins récente. *Rybinskiella magnifica* RYB. provient d'Asie Centrale. Quatre *Otiorrhynchus* sont d'origine angarienne et, suivant notre point de vue (1961), des émigrants de l'Est au Pliocène. Les cinq autres espèces (2 *Nebria*, 1 *Choleva*, 1 *Chrysomela* s. str. et 1 *Aphodius*) ne ressemblent guère à d'anciennes relictés. Il semble donc Plausible, que les *Niphetodes* et *Brachyodontus* soient, eux aussi, des émigrants récents, mais de Scandinavie.

Quoiqu'il en soit, il semble, que la majorité des espèces alpines d'Europe se soient formées au dépens des émigrants du Nord et de l'Est au Pliocène. Au Pléistocène les migrations continuent, mais beaucoup d'espèces n'ont pas eu le temps de se diversifier — ce sont les boréo-alpins. D'autres ont formées des espèces distinctes, mais tellement proches de leurs congénères bobéaux que leur parenté ne soulève aucun doute. C'est le cas des espèces alpines des *Mannerheimia*, *Olophrum*, *Notaris*, que nous avons déjà étudiées ailleurs (1961).

Mais les glaciations ont entraîné également la formation sur place de formes locales *cryophiles*, qui se sont réfugiées dans la zone alpine pendant les périodes postglaciaires. Ces espèces sont surtout abondantes sur les massifs méridionaux, sans doute parce que là, l'effet des glaciations a été moins brutal. C'est ainsi qu'on en trouve sur l'Atlas (*Atemeles*, *Attalus*, *Psylothrix*, *Dasytes*, *Meloe*, *Cripticus*, *Opatrum*, *Labidostomis*, *Timarcha*, *Luperus*, *Apion*, *Cyclobaris*, *Cathormiocerus*), les Balcons (*Catops*, *Catopomorphus*), le Caucase méridional (*Heterothops*, *Olibrus*, *Longitarsus*, *Psylliodes*, *Phytonomus*, *Ceutorrhynchus*), l'Himalaya. Toutes ces espèces n'ont aucune affinité avec la faune boréale, elles appartiennent à des genres largement répandus, mais n'ayant formé des espèces alpines que par places. Nous nous contenterons ici d'étudier un seul exemple de cette faune, le genre *Timarcha*.

Ce genre comprend quatre sous-genres, dont la phylogénie s'établit facilement compte tenu de la structure édéagienne. Leur édéage, relativement primitif, comporte un tegmen annulaire surmonté d'un manubrium. On sait que ce manubrium, présent chez tous les Chrysomelidae primitifs, se résorbe peu à peu et disparaît chez les formes plus évoluées, constituant l'écrasante majorité de cette famille. Chez le sous-genre *Americanotimarcha* JOLIVET, comptant trois espèces de l'Amérique du Nord occidentale, le manubrium, à en juger par le dessin de JOLIVET (1948) est encore très long avec deux touffes de cils apicaux, caractère primitif évident. La structure des élytres, non ou à peine soudés le long de la suture est encore un caractère primitif, faisant défaut chez les autres sous-genres, chez lesquels le manubrium se raccourcit et ne porte qu'une touffe de cils unique. Parmi les sous-genres européens, la manubrium le plus long se rencontre chez le sous-genre *Metallothimarcha* MOTSCHULSKY, qui est donc le plus primitif, puis chez les *Timarchostoma* MOTSCHULSKY. Chez les *Timarcha* s. str., le manubrium est réduit presque complètement. Les *Metallothimarcha* comptent quatre espèces orophiles, mais non alpines, répandues dans les forêts de l'Europe centrale, les Balcons et le Caucase. Les deux autres sous-genres manquent en Transcaucasie, mais sont largement répandus en Europe, surtout sur le pourtour méditerranéen, et aussi en Afrique du Nord. Le genre existe également au Japon.

Compte tenu de la phylogénie on peut voir dans les *Timarcha* une lignée laurentienne sylvicole, qui a immigré en Europe, sans doute à travers l'Asie et a pénétré au miocène en Méditerranée. Cette migration est facile à dater, parce que jusqu'à l'oligocène supérieur, un bras de mer isolait l'Europe de l'Asie, par ailleurs on a trouvé des restes fossiles de *Timarcha* sur les bords de la Méditerranée datant du miocène. Les immigrants devaient appartenir au sous-genre *Metallothimarcha* et hanter les forêts humides. La xérophilisation du climat méditerranéen a dû entraîner la formation des *Timarchostoma* mésophiles et des *Timarcha* s. str. encore mieux adaptées aux régions semi-arides. Ces sous-genres ont dû suivre les voies d'invasions sarmatiennes. Les espèces alpines, qui semblent très jeunes, n'ont pu se former que parmi les *Timarcha* s. str., sans doute aux dépens d'espèces subalpines xérophiles, et seulement sur la Sierra Nevada et l'Atlas (*T. lugens* ROSENH. de la Sierra Nevada descend dans la zone subalpine), apparemment parce que les biotopes alpins de ces montagnes sont moins spécifiques qu'ailleurs.

E. Conclusion

Quoique ce petit travail n'eût pas la prétention d'étudier toute la faune des Coléoptères alpins, il nous a permis d'élucider certains points de sa constitution et de sa genèse. Le fait le plus remarquable résultant des données énoncées est, à notre sens, l'extrême lenteur avec laquelle une espèce plus ou moins thermophile réussit à s'adapter aux biotopes alpins. Ainsi, sur les hautes montagnes de l'Afrique tropicale, quoiqu'elles datent du Pliocène, l'élément autochtone est très pauvre et il semble manquer sur l'Himalaya d'origine plus récente. Par

contre, les migrations de Coléoptères peuvent s'effectuer sur d'immenses étendues et dans un temps relativement court. Ajoutons que ces migrations, à en juger par nos données, s'effectuent essentiellement par voie active.

Dans la genèse de la faune alpine, la rôle de l'élément autochtone est donc toujours secondaire, celui des éléments boréaux, dominant. Aussi, la richesse de cette faune dépendra-t-elle avant tout des facilités d'accès que leur offre chaque massif montagneux.

La longue durée nécessaire à la formation de formes alpines, mise également en évidence par l'étude des genres alpins endémiques, semble exclure la possibilité de formation sur place de plusieurs groupes caractéristiques de la faune alpine actuelle. Cela nous a incité à chercher leur origine sur des massifs septentrionaux anciens, où leur absence actuelle peut être attribuée aux ravages de l'époque glaciaire. Cette supposition nous a permis d'expliquer certains détails chorologiques qui paraissaient paradoxaux. En sa faveur plaident aussi certaines données floristiques. Ainsi, la flore alpine de l'Asie Centrale semble provenir en grande partie des montagnes de la Sibérie nordique (KOROVIN, 1962). Mais notre solution souffre des exceptions. Ainsi, nous avons vu plus haut, que certains éléments alpins semblent provenir de lignées angariennes sylvoles, ayant pénétré en Europe suivant les voies des migrations sarmatiennes étudiées par M. le prof. JEANNEL.

Les données faunistiques permettent aussi de se faire une idée sur l'importance de certains facteurs sur la morphogenèse. C'est ainsi, que l'abaissement de la pression atmosphérique ou de la pression parcellaire de l'oxygène, l'intensification du rayonnement ultraviolet et les autres facteurs physiques propres aux hautes altitudes, ne semblent pas avoir joué un rôle important dans la formation de la faune alpine. Par contre, l'existence de niches éthologiques spéciales a pu favoriser la formation d'une faunule appropriée et l'aptérisme, si répandu parmi les espèces alpines, résulte de l'action des conditions défavorables du milieu alpin sur le développement de ces insectes.

Nous avons vu que la faune alpine a dû se créer grâce à une intense sélection naturelle qui a éliminé une énorme quantité de genres au bénéfice de quelques rares privilégiés. Ces faits prouvent que le genre est une entité taxonomique bien plus tranchée que ne l'admettent certains systématiciens, mais dont l'étude est à peine commencée.

Enfin, il résulte de l'analyse de la faune alpine que c'est là un élément extrêmement récent, probablement le plus récent de toute la faune terrestre, quoiqu'il contient quelques rares éléments anciens.

Resumé

Le travail comporte une révision de la faune alpine des Coléoptères, principalement de l'Europe, Afrique et Asie, établie sur des données personnelles et celles puisées dans la littérature, sans vouloir prétendre toutefois à leur étude intégrale. Il a été également tenu compte de quelques communications personnelles (de K. ARNIM, G. BALL, P. BASILEVSKI, A. BOGATSEV, L. KOCHER). On a signalé quelques particularités éthologiques de cette faune, le rôle, joué probablement dans sa formation par certains facteurs du milieu, notam-

ment par les rayons ultraviolets, et on a tenté d'expliquer la cause de l'aptérisme, si fréquent chez les espèces alpines. Le dernier chapitre présente un essai sur la genèse de la faune alpine dans laquelle on distingue les éléments autochtones, anciens et récents, et migrants. Parmi ces derniers dominent les éléments nordiques, mais quelques genres sylvestres angariens sont de provenance orientale. Dans tous les cas étudiés l'élément migrant est prépondérant, l'autochtone — bien moins important. Il semble, que le peuplement des hautes montagnes par la faune locale nécessite un temps très long et que la majorité des espèces alpines est d'époque fort récente. Ces constatations ont entraîné l'attribution d'une origine nordique à certains groupes alpins, qui semblent provenir en partie de la Scandinavie et en partie de l'Oural.

Zusammenfassung

Die Arbeit enthält eine Revision der Alpinfrauna der Käfer, hauptsächlich von Europa, Afrika und Asien, die auf Grund persönlicher Beobachtungen und Literaturangaben zusammengestellt wurde, jedoch ohne vollständige Auswertung aller diesbezüglichen Literatur. Es wurden auch persönliche Mitteilungen von K. ARMIN, G. BALL, P. BASILEVSKI, A. BOGATSHEV und L. KOCHER berücksichtigt. Einige Besonderheiten der Ökologie der Alpinfrauna sind hervorgehoben, wie die mögliche Bedeutung gewisser Faktoren der Umwelt auf ihre Entstehung, nämlich der Ultraviolettstrahlen. Es wird der Versuch gemacht, die Flügellosigkeit zu erklären, die bei Alpenbewohnern so verbreitet ist. Weiterhin werden die Möglichkeiten geprüft, die Genesis der Alpinfrauna zu erkennen und die autochthonen Elemente, alte und junge, von den migratorischen zu trennen. Unter letzteren herrschen die nördlichen Migranten vor, aber es sind einige angarische Waldgattungen von Osten dazugekommen. In allen untersuchten Fällen ist das migratorische Element dominant, das autochthone viel weniger bedeutend. Die Besiedlung der hohen Berge scheint bei der Lokalfauna eine sehr lange Zeit in Anspruch zu nehmen und die Mehrzahl der Alpinarten dürfte sehr jung sein. Diese Feststellungen gaben Anlaß, den Ursprung gewisser Alpingruppen im Norden zu suchen, teilweise in Skandinavien und teilweise im Ural.

Резюме

В статье даётся обзор альпийской фауны, в основном Европы, Африки и Азии, на основании личных наблюдений автора, главным образом в Альпах и на Кавказе, а также литературных данных, не претендуя, однако, на исчерпывающую полноту. Используются также некоторые личные сообщения К. АРМИН, Г. БАЛЛ, Л. КОШЕР, Р. БАСИЛЕВСКИ и А. В. БОГАЧЕВ. В экологическом обзоре отмечается ряд особенностей этой фауны, возможное значение в её образовании некоторых физических факторов среды, в частности ультрафиолетовых лучей, нескольких характерных экологических ниш, и сделана попытка объяснить причину бескрылости, столь обычной среди альпийских видов. В последней главе предлагается объяснение генезиса альпийской фауны, в которой различаются два элемента-местный, древний и молодой, и миграционный. В этом последнем преобладают пришельцы с севера, но несколько родов лесного ангарского происхождения, пришельцы с востока. Из приведенных данных следует, что основной элемент альпийской фауны пришлый, а местный играет подчиненную роль. Установлена также большая длительность заселения местной фауной альпийской зоны и большая молодость этой последней, что побудило приписать северное происхождение некоторым обособленным группам альпийцев, исходную родину которых автор ищет частично в Скандинавии и частично на Урале. Это предположение позволяет объяснить некоторые особенности расселения и экологии этих групп. В заключение, отмечается, что в целом альпийская фауна очень молодая, хотя в ней сохранилось несколько древних реликтовых форм.

Bibliographie

- ALEXANDER, P., The Presidential Range of New Hampshire as a biological environment with particular reference to the insects. The American Midland Naturalist, **24**, 104—132; 1940.
- ALLUAUD, CH., Les Coléoptères de la faune alpine du Kilimanjaro avec notes sur la faune du mont Méru. Ann. Soc. ent. France, **77**, 21—32; 1908.
- ANTOINE, M., Coléoptères Carabiques du Maroc. 1—4, Mém. Soc. nat. et phys. du Maroc, N.S., Zoologie, 537 pp.; 1955—1961.
- APFELBECK, V., Die Käferfauna der Balkanhalbinsel, mit Berücksichtigung Kleinasiens und der Insel Kreta. Berlin, 1904.
- BALL, G. E., Carabidae. In: ARNETT, R. H., The Beetles of the United States. The Catholic Univ. Americ. Press, f. 4, 55—181; Washington, 1960.
- BASILEWSKI, P., Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale. LX, Coléoptères Carabidae. Ann. Mus. R. Afrique Centrale, Zool., p. 107; 1962.
- BREUNING, S., Monographie der Gattung *Carabus*, Bestimmungstabellen. p. 104—110; 1932—1935.
- DARLINGTON, P. J., Carabidae of mountains and islands. Ecolog. Monographies, **13**, 37—61; 1943.
- ELENEVSKY, A. G., (About the problem of alpine flora origin in the maly Caucasus). Bull. Soc. Nat. Moscou, N.S., **69**, 67—77; 1964.
- GOLDSCHMIDT, R., Theoretical Genetics. Univ. Calif. press, Berkeley and Los Angeles, 1955.
- HAUBOLD, V. L., Distribution of the Carabidae of Boulder County, Colorado. The American Midland Naturalist, **45**, 683—710; 1951.
- HEYDEN, L. V., Entomologische Reise nach dem südlichen Spanien, der Sierra Guadarrama und Sierra Morena, Portugal und den Cantabrischen Gebirgen. Berl. ent. Zeitschr., **11**, Beiheft, 1—218; 1870.
- HOLDHAUS, K., Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Gesellsch. Wien, **XVIII**; 1954.
- HOLDHAUS, K. & LINDROTH, C., Die europäischen Koeopteren mit boreoalpiner Verbreitung. Ann. Naturgesch. Museums Wien, **50**, 123—293; 1939.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M., Considérations sur la méthode historique en Zoogéographie. Journ. Zool., **38**, 497—508; 1959.
- , Essai de reconstitution de la genèse de la faune des Coléoptères d'Arménie. Erévan, Ed. Acad. Sci. RSS d'Arménie, 1961.
- , Sur le rôle des zones pour l'Evolution. Journ. Zool., **40**, 797—808; 1961.
- , On the peculiarities of genitalia structure in some species of caucasian Carabidae. Journ. Zool., **42**, 768—770; 1963.
- JEANNEL, R., Monographie des Trechinae, III. L'Abeille, **35**; 1928.
- , Monographie des Catopinae. Mém. Muséum, **I**; 1936.
- , Les Calosomes. Mém. Muséum, **13**; 1940.
- JOLIVET, P., Contribution à l'étude des *Americanotimarcha* n. subgen. Bull. Musée Hist. nat. Belgique, **24**, 1—11; 1948.
- KASZAB, Z., Revision der Tenebrioniden-Tribus Platyscelini. Mitt. Münchn. ent. Gesellsch., **30**, 3, 119—234, 896—990; 1940.
- , Zwei neue *Prosodes*-Arten aus der Untergattung *Oliprosodes* REITT. Annal. & Magaz. Nat. Hist., 12 Series, **IX** (102), 418—422; 1956.
- KOCHER, L., Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc. Institut. sci. chérifien, S. Zool., fasc. I—IX, nn 7, 8, 10, 11, 12, 14, 16, 19, 24, 27; 1956—1963.
- KOROVIN, E. P., La végétation de l'Asie Centrale et du Kazakhstan méridional. **2**, 2-e éd. Moscou, 1962.
- KRISHTOFOVITSCH, A. N., L'Evolution de la végétation dans le passé géologique et ses facteurs principaux. Mat. Hist. Flora Végétat. URSS, **2**, 21—86; 1946.

- KOURNAKOV, V. N., Contribution à la faune des Carabiques du Caucase, II. Description de nouveaux *Deltomerus* du Caucase et notes préliminaires sur la systématique des Deltomerini. *Revue fr. Entom.*, **28**, 267—277; 1960.
- , Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Käferfauna, III. Revision der Gattung *Lindrothius* nov. *Opusc. Entom.*, **26**, 209—277; 1961.
- , Espèces nouvelles de Carabidae de la tribu Deltomerini de la Chine. *Rev. Entom. URSS*, **42**, 410—414; 1963.
- LINDROTH, C., On *Miscodera* ESCHSCH. and related genera. *Opusc. Entom.*, **26**, 145—152; 1961.
- , The fauna history of Newfoundland. *Opusc. Entom.*, suppl. 23, 1963.
- LUIGIONE, P. I., Coleotteri d'Italia. Catalogo sinonimico-topografico-bibliografico. *Mem. Pont. Acc. sci. „Nuovi Lincei“*, S. II, v. 13, 1929.
- MANI, M. S., Introduction to High altitude Entomology. METHUEN & Co; London, 1962.
- MISSION zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale, I—II. *Ann. Musée R. Congo Belge, S. Zool.*, v. 81 & 88; 1960.
- NETOLITZKY, F., Bestimmungstabellen der *Bembidion*-Arten des paläarktischen Gebietes. *Koleopt. Rundschau*, **28**—**124**, 1—70; 1942—43.
- PEYERIMHOFF, P. DE, Composition et origine présumée de la faune (Coléoptères) des hautes montagnes de Berbérie. *Soc. Biogéographie*, **II**, 107—121; 1928.
- SAINTE CLAIRE DEVILLE, J., Catalogue des Coléoptères de la France. *L'Abeille*, **36**; 1935 bis 1938.
- SEMENOV TIAN-SHANSKY, A. P., Traits fondamentaux de l'histoire de la formation des faunes alpines. *Trans. Acad. Sci. URSS, Sect. Math. nat.*, **IV**, 1211—1224; 1937.
- TOTTENHAM, M. A., Staphylinidae from Kilimanjaro, Mt Kenya and the Ruwenzori. *Annals & Magaz. Nat. hist.*, XII Ser., **VI** (67), 481—512; 1953.
- VARSANOFIEVA, V. A., Sur la géomorphologie des pays montagneux d'après l'exemple de l'Oural du Nord. „Questions de Géographie“, **36**, Moscou, 160—181; 1954.
- YAROSHENKO, P. D., Données sur l'Histoire de la végétation des hautes montagnes du Caucase. *Trans. filiale Acad. Sci. URSS Arménie Soviétique*, **4**—**5**, 223—229; 1940.