

Prawa różnic płciowych w ubarwieniu owadów

Les lois de la sexualisation des couleurs chez les Insectes

par

ROMUALD MINKIEWICZ

(Institut Nencki de Biologie Expérimentale, à Warszawa).

I. Introduction.

1. C'est un pur hasard qui nous a mis, un jour, sur la piste en suivant laquelle nous commençâmes à nous orienter dans ce richissime et, semblait-il, inextricable chaos des différences coloristiques entre mâles et femelles des innombrables espèces d'Insectes. Cependant, le hasard, en matière scientifique comme en toute autre, ne peut servir que celui qui en sait profiter, c'est-à-dire, qui se trouve déjà sensibilisé du côté de ce que le hasard lui offre, tout prêt d'y porter attention, capable d'en saisir l'importance. C'est comme ceci que nous nous expliquons notre chance à nous. Sûrement, nous aussi nous aurions passé outre, comme tout le monde avant nous, n'était cette heureuse condition, que, venant, justement, de débrouiller le soi-disant „chaos lumineux de la rétine“ pour en dégager des règles chromatologiques qui lui sont propres¹⁾, venant, également, d'apporter quelques lumières dans cet autre „chaos“ des changements de couleur, chez les Crustacés²⁾ et les Amphibiens adultes³⁾, nous nous trouvions dans un état de parfaite sensibilisation vis-à-vis tout ce qui touchait aux phénomènes chromatiques, dans n'importe quel domaine de leur réalisation. Donc, dans celui des caractères sexuels secondaires, également.

¹⁾ R. Minkiewicz. Potentialité autochromatique de l'oeil humain. Chromatentopsie autogène, endogène et exogène. I. Au seuil de la perceptibilité. Trav. Institut. Nencki, v. 4, n° 61. Varsovie 1927.

²⁾ R. Minkiewicz. Etendue des changements possibles de couleurs chez l'*Hippolyte varians* Leach. C. R. Ac. Sc. Paris, v. 147, n° 20, 1908. Etude expérimentale du synchronisme de l'*Hippolyte varians* Leach. Bull. Internat. Ac. Sc. Cracovie, 1908.

³⁾ R. Minkiewicz. Rôle des facteurs optiques dans les changements de livrée chez les Grenouilles adultes. Etude neurobiologique. 5 planches hors texte dont une en couleurs. Acta Biol. Experim. v. 8 Varsovie, 1933.

Voici, comment les choses se sont-elles passées.

2. Un couple de la *Myrmosa brunripes* Lepel. (*Hymen. Vespiform.*) — espèce, semblait-il, absolument inattendue¹⁾ dans nos parages — qui venait d'être capturé in flagranti à Kazimierz-sur-Vistule en 1933, attira sur le coup notre attention sur les divergences chromatiques frappantes entre le mâle ailé qui était tout noir et la femelle aptère, à moitié rouge-ferrugineux, et notamment :

	Antennes, base	Mandib.	Thorax	Base de l'abd.	Extrémités
♀ —	rouge	rouge	rouge	rouge	rouge
♂ —	noir	noir	noir	noir	noir

Son congénère, la *Myrmosa melanocephala* F., ainsi que ses plusieurs parents lointains de la famille des Mutillides (Berland, p. 311 sq., Schmiedeknecht p. 517) étant dans le même cas de gynaptérie et montrant la même hétérochromie sexuelle (intersexuelle, si l'on veut), nous nous sommes demandé tout d'abord, si ce n'est pas le fait d'avoir perdu, du côté femelle, l'organe du vol et la faculté de voler, qui aurait ainsi amené une perte quasi-simultanée de coloration noire (voire, brune). La supposition semblait être corroborée, prima vista, par le fait bien connu des myrmécologues, que les ouvrières d'un bon nombre de nos Fourmis d'Europe (la plupart des *Myrmicinae*²⁾, le *Liometopum* parmi les *Dolichoderinae*, plusieurs *Lasius* parmi les *Camponotinae*) présentent une coloration globale sensiblement plus claire, comparée à celle des femelles ailées des mêmes espèces — phénomène dit de l'hétérochromie intrasexuelle. Cependant, l'arrêt de développement des organes génitaux, ainsi que le régime de carence à l'époque larvaire, qui, pour une bonne part, sinon entièrement en est responsable, y compliquant beaucoup trop le problème, nous nous reportâmes, pour en trouver solution,

¹⁾ R. Minkiewicz. *Myrmosa brunripes* Lepel. et autres Hyménoptères Aculéates méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale — en relation avec les aggrégations de nidification respectives. Fragmenta Faunistica Mus. Zoolog. Polonici, 2 n° 21, Varsovie 1935.

²⁾ Toutefois, chez certaines *Myrmica* des plus communes c'est le contraire qui a lieu, l'ouvrière s'y trouvant, globalement, plus brune, comparée à la femelle (abdomen, pattes, pétiotes, et thorax, une partie de métathorax exceptée).

à une comparaison directe de la coloration des deux sexes ailés, chez les Fourmis. Celle-ci nous ayant fait voir aussitôt une divergence de teinte sexuelle (entre mâles et femelles) de beaucoup la plus repandue parmi les Formicides, souvent bien plus accentuée que ne l'était celle entre femelles ailées et ouvrières et, toujours, dans le sens de l'accroît d'intensité mélanique du côté mâle¹⁾, force nous était d'abandonner, et définitivement, notre hypothèse provisoire.

3. Entre temps, le hasard des trouvailles qui, cette fois, s'était mis exprès à nous servir, vint mettre dans nos mains deux nouveaux hôtes fort rares en Europe Centrale: un Pompilide, la *Pocilagenia rubricans* Lepel., et un Chryside, l'*Hedychrum chalybaeum* Dahlb.²⁾, tous deux à l'hétérochromie sexuelle fort marquée et, ce qui se révéla ensuite d'une importance de tout premier ordre, chacun dans un autre secteur chromatique, à savoir: le premier, dans celui du clair-obscur, tandis que le deuxième dans celui des chromas s. str., par conséquent, chacun suivant une direction de divergence qui lui était propre, et notamment:

<i>Pocilagenia rubricans</i> :	Thorax	Abdomen, apex	Extrémités
♀ —	rouge	rouge	brun
♂ —	noir	noir	noir

le reste du corps étant noir, ou presque, dans les deux sexes (Schmiedeknecht, p. 605);

<i>Hedychrum chalybaeum</i> :	Tête, Pro- et Mésonotum, Scutellum, Abdomen		
♀ —	or rouge	"	"
♂ —	du vert-doré jusqu'au bleu-violet foncé		

les parties restantes, les extrémités y incluses, présentant, dans les deux sexes, une coloration semblable et pouvant varier entre le vert-doré et le bleu-violet foncé (Trautmann, p. 77).

¹⁾ Ainsi, p. ex. les sexes ailés du *Leptothorax clypeatus* jusque là inconnus et que nous avons eu la chance de trouver en abondance dans des nids se préparant à faire l'essaimage, au mois d'Août 1934 (R. Minkiewicz: *Myrmosa brunripes* etc., 1935, loc. cit., p. 199), présentent des divergences chromatiques sexuelles comme il suit:

	Tête	Vertex	Pro-et Mésonotum	Mélanot.	Abdomen	Pétioles
♀ —	jaune-rougeâtre	brun	jaune-rougeâtre	brunâtre	jaune	j.-brunâtre
♂ —	brun-noir	br.-noir	brun-noir	br.-noir	br.-noir	rouge-brun

²⁾ R. Minkiewicz. *Myrmosa brunripes* etc., loc. cit. pp. 201—202.

La première de ces intéressantes espèces, en nous confirmant la justesse de la voie chromatologique choisie, nous poussa ainsi à poursuivre nos recherches sur l'extension taxonomique du phénomène de mélanotropisme de la coloration mâle, d'abord à travers les familles d'Hyménoptères (Sphégydes, Pompilides, Scoliides, Euménides, Apides, Formicides, Ichneumonides, Chalcidoïdes et Tenthredinides) et ensuite, à travers les ordres d'Hexapodes disparates (Hémiptères, Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Ephéméroïdes, Trichoptères, Copéognathes et, surtout, Odonates et Lépidoptères). Ce qui finit par nous amener à formuler notre première loi de l'hétérochromie sexuelle, celle qui régit le clair-obscur des teintes, et que nous avons appelée loi du mélanotropisme de la coloration mâle.

4. La deuxième des espèces précitées, l'*Hedychrum chalybaeum*, demeurerait tout à l'écart de cette voie. Son hétérochromie sexuelle, bien qu'elle soit des plus prononcées, n'était plus du domaine des divergences d'intensité des teintes. Il ne s'y agissait nullement de simple accroît d'une pigmentation mélanique, du côté mâle, mais bien d'une coloration qui se montrait qualitativement différente de celle de la femelle, dans le sens strict des qualités spectrales (des chromas). Qu'en fallait-il penser? Et d'abord, n'était ce pas un cas isolé? Une confrontation avec d'espèces voisines s'imposait de toute urgence. Voici ce qu'elle donna.

L'*Hedychrum nobile* Scop., espèce commune dans nos parages et y vivant en coucou chez le *Cerceris quadrifasciata* Panz.¹⁾, présente la même divergence²⁾ que celle de l'*H. chalybaeum*, seulement les territoires de l'organisme qui en sont affectés, s'y trouvent sensiblement plus restreints, à savoir:

Pro- et Mésonotum
 ♀ — rouge d'or
 ♂ — bleu (parfois, vert-doré).

Les choses vont de la même manière chez plusieurs espèces d'*Euchroeus* et de *Pseudochrysis*, sauf pour l'étendue et la localisation des territoires affectés de divergence chromatique,

¹⁾ R. Minkiewicz, *Myrmosa* etc., pp. 194—196.

²⁾ Trautmann, p. 74.

qui varient d'une espèce à une autre. Ainsi, p. ex. chez l'*Euchroeus Doursi* Grib. (Trautmann, p. 85) l'hétérochromie sexuelle gagne toute la superficie de l'organisme et presque uniformément, la femelle ayant le corps jaune d'or (à l'exception du métanotum qui est vert-doré) et les extrémités partie jaune d'or, partie vert-doré, tandis que le mâle revête partout une coloration bleu-foncé, ou noir-violet. Par contre, chez le *Pseudochrysis marqueti* Buyss. (Trautmann p. 101) la sexualisation des couleurs ne touche qu'une restreinte partie de la surface dorsale du corps, et n'y développe qu'une faible amplitude chromatique, à savoir :

	Pro- et Métanotum	Abdomen, I tergite	Abdomen, II-III tergites
♀ —	vert, à reflets d'or	jaune d'or	j. d'or, avec bande vert
♂ —	vert-émeraude	vert-émer.	vert-émeraude

Ainsi, nous entrevîmes déjà notre future deuxième loi de l'hétérochromie sexuelle.

5. Cependant, rien qu'à constater les faits impressionnants que l'on vient de lire, une question n'a pu manquer de surgir: les divergences sexuelles strictement chromatiques, suivent-elles toujours une direction janthinotrope, le mâle revêtant nécessairement les couleurs plus rapprochées du bout violet du spectre solaire, comparativement à celles de la femelle? Dans la famille des Chrysidés ceci semblait certain, mais chez d'autres Insectes à couleurs bariolées? chez les Chalcidoides, p. ex. parmi les Hyménoptères? chez les Lépidoptères? ou bien, chez les Odonates?

En matière d'Odonates, je me suis rappelé aussitôt que, déjà en 1920, lors de mes longs séjours réitérés aux bords de divers lacs du district de Suwałki (où j'avais cherché un emplacement convenable pour notre future Station Hydrobiologique dont je venais de plaider la nécessité pour mon pays renaissant), j'étais vivement frappé des divergences chromatiques entre mâles et femelles d'innombrables Libellules, Agrions et Callopteryx, observés in copula sur les roseaux, ou dans les herbes. Cependant, en fait de direction spectrale de ces divergences, mes souvenirs d'alors n'étaient pas à même de me dire rien de précis. C'est qu'à cette époque lointaine, ma pensée chromatologique n'a pas encore été sensibilisée de ce côté. Pourtant, c'est bien là que résidait le point central du problème. Et les

Odonates, justement, représentent un ordre d'Hexapodes où ce problème se prête le mieux à être solutionné. Nulle part, les rapports coloristiques n'étant aussi simples et nets, ni les tendances tropiques des teinte mâles aussi aisées à dégager, du moins chez un certain nombre de nos espèces des plus communes. Tels, pour ce qui touche le janthinotropisme de la coloration mâle, les monochromes et métalliques Agrions, p. ex. *A. elegans* Lind., *puella* L., *mercuriale* Charp., *hastulatum* Charp., dont la coloration globale du corps est verte dans le sexe femelle et bleue dans le sexe mâle (Tümpel, texte et planches).

6. Cependant, le janthinotropisme n'est pas le seul à représenter les tendances mâles de l'hétérochromie, chez les Odonates, bien s'en faut! Voici, les Libellules du sous-genre *Symptetrum*: le *S. pedemontanum* (All.), *depressiusculum* (Selys), *flaveolum* (L.), *fonscolombeï* (Selys), *sanguineum* Mill., *meridionale* (Selys), chez lesquels la divergence qui y porte surtout sur l'abdomen¹⁾, est de l'ordre: jaune (jaunâtre, jaune-brunâtre, brun-jaunâtre) chez la femelle, et rouge chez le mâle. Or, cette direction de la divergence chromatique étant juste l'inverse de ce que préconisait notre deuxième loi (l'érythrotropisme, au lieu de janthinotropisme!), notre édifice à peine ébauché et dont nous étions déjà si fier, semblait s'écrouler. Car, enfin, si la direction de la divergence sexuelle dépendait surtout des facteurs génétiques et taxonomiques, notre fil d'Ariane de nouveau nous échappait, et tout allait retomber dans le chaos d'antan. Et les choses semblaient bien reprendre cette décevante allure, vu, que dans le même genre *Libellula* à tant d'espèces érythrotropes (du côté mâle) que l'on vient de voir, les formes à mâles janthinotropes ne manquent guère. Tels, les sous-genres *Libellula* s. str. (*L. fulva* Mill., p. ex.) et *Orthetrum* (*O. cancellatum* Newm., *brunneum* Fonsc). Il y a plus. Parmi les espèces que les taxonomistes considèrent comme strictement apparentées et réunissent dans le sous-genre *Leucorrhinia*, les unes (*L. dubia* Lind. et *rubicunda* L.) présentent une divergence érythrope,

¹⁾ Mais, parfois aussi sur le thorax (*S. flarcolum*), sur la tête (*S. pedemontanum*), et même sur les yeux (*S. sanguineum*) et le ptérostigme (*S. striolatum* Charp., *sanguineum*, *pedemontanum*) (Tümpel).

bien que celle-ci ne porte que sur une infime partie de l'organisme¹⁾, tandis que les autres (*L. albifrons* Burm. et *caudalis* Charp.) aient des mâles janthinotropes, à l'abdomen noir saupoudré de bleu, celui des femelles portant des taches jaunes, ou brun-jaunâtre, sur fond noir.

Vous voyez d'ici, il y avait bien de quoi être perplexe, et du plus fort. De fait, bien des mois se sont écoulés en méditations troublantes et recherches passionnées avant que je n'eusse dégagé cette notion fondamentale, pourtant si simple! à savoir: que la direction de la divergence chromatique sexuelle ne relève pas des spécificités taxonomiques de l'organisme considéré, mais bien de la catégorie des couleurs intéressées, de leurs propriétés phaenogénétiques (d'après la terminologie de Valentin Haecker), de leur nature tissulaire (structurale, pour les unes, pigmentaire, pour les autres, ou bien mixte, pour certaines autres), de leur déterminisme physico-chimique, enfin²⁾.

Ceci établi, tout me devint clair, du coup. L'on comprendra aisément, que, dans l'exultation d'une joie de chercheur, je m'étais mis à répéter de haute voix, et à maintes reprises, le magnifique distique de Poppe, inscrit sur un mur de la maison de Newton et qui se termine par cet accent sublime: „And all is light!“

7. Voici mon fil d'Ariane retrouvé, et tout devint lumière dans ce formidable chaos des divergences de coloration sexuelles, qui m'avait tant éprouvé plusieurs années durant. Car,

¹⁾ A peine, quelques taches sur certains tergites abdominaux, chez la *L. dubia*, ou bien le ptérostigme seul, chez la *rubicunda* (Tümpel p. 42).

²⁾ Cette notion primordiale, je ne l'aurais, certainement, pas pu dégager, sans m'avoir réporté à des Oiseaux, d'abord par simple curiosité d'aller voir ce qui se passe, en fait de l'hétérochromie sexuelle, dans cette classe d'animaux, si éloignée taxonomiquement de celle d'Hexapodes, et si riche en colorations les plus bariolées du monde. Y ayant trouvé les phénomènes tropiques absolument identiques à ceux que présentent les Hexapodes, et les mêmes problèmes à solutionner de toute urgence, j'ai passé une bonne année à les étudier, dans cette classe de Vertébrés. Les résultats, on les trouvera dans un travail à part qui paraîtra dans les Annales du Musée Zoologique Polonais, à Warszawa.

une fois que chacune des catégories de couleurs animales suive fatalement, lors de son évolution phaenogénétique sexuelle, une direction tropique déterminée et qui lui soit propre de par sa nature physique ou chimique, il est évident que, le nombre des divergences chromatiques représentées dans un groupe taxonomique, voire même dans un même organisme mâle, ne relève que du nombre des catégories coloristiques qui y entrent en jeu.

À cet effet, rien de plus instructif et de plus net que ce cas d' *Agrion (Erythromma) najas* Hansem., qui m'avait précisément servi de pierre de touche. Voici, les caractéristiques de son hétérochromie :

Yeux ¹⁾	Thorax	Abdomen, col. globale	Bout d'abdom.	Extrémités
♀ — jaune	vert foncé, strié de jaune	vert métallique	saupoudré de gris ²⁾	jaune, strié de noir
♂ — rouge	vert, saupou- dré de bleu ³⁾	bleu-noir	saupoudré de bleu	noir, avec du bleu

Ici, les yeux, à couleurs pigmentaires et notamment lipochromes qui ne se conservent pas (ou fort mal) après la mort de l'animal, présentent in vivo une divergence érythrotrape des mieux marquées, tandis que le reste des territoires à coloration sexualisée fasse apparaître une divergence janthinotrope, relevant de la nature physique des teintes intéressées (en l'espèce, celle du „milieu trouble“). Ainsi, nous touchons notre quatrième loi, celle de l'indépendance mutuelle des tendances tropiques de l'hétérochromie sexuelle, et ce qui s'ensuit, de leur coexistence virtuelle dans un même organisme mâle. Dans le cas de l'*Erythromma najas*, c'est les tendances régies par la II^e et la III^e lois qui coexistent parfaitement. Chez plusieurs Odonates du genre *Aeschna*, l'on remarquera une coexistence parfaite des tendances à l'hétérochromie régies par les lois I^e et II^e, donc celles du mélanotropisme et du janthinotropisme des couleurs mâles. L'*Aeschna juncea* L. nous servira d'exemple :

¹⁾ „Beim lebenden Tier“ (Tümpel, p. 55).

²⁾ „Beim älteren Weibchen“ (ibidem, p. 56), cas tout exceptionnel parmi les Hexapodes, et d'autant plus intéressant.

³⁾ „Beim älteren Männchen“ (ibidem), cas commun chez les Odonates.

	Thorax, espace interalaire	Abdomen, fond	Abdomen, dessaïns
♀ —	jaune-vert	brun	jaune, ou j.-verdâtre
♂ —	bleu	brun-noir	jaune, et bleu

Un hasard encore nous a permis, entre temps, d'étudier à notre aise et in vivo un cas pareil dans l'ordre d'Hémiptères Pentatomides, sur une vingtaine des couples d'*Elasmucha betulae* (De Geer), espèce dont nous avons longuement étudié le comportement vu l'intérêt psychophysiologique capital que présentent les soins tout exceptionnels prodigués par l'infatigable mère à sa progéniture¹⁾. Ce cas, le voici :

	Coloration globale de l'organisme	Antennes: base et apex
♀ —	gris jaunâtre et rougeâtre	— ²⁾
♂ —	gris verdâtre et plus foncé, blouâtre	brun

Un papillon vulgaire, le *Colias myrmidone* E sp. (fam. *Pieridae*), nous offre un cas de coexistence de la divergence érythro trope avec celle mélanotrope, cas, d'ailleurs, fort commun parmi les Lépidoptères des bien des familles disparates. Voici sa spécification, chez le *Colias myrmidone*:³⁾

	Aile I ^e , col. globale	Idem, bord externe	Aile II ^e , col. globale	Idem, bord externe	Idem, taches
♀ —	jaune	brun, à fenêtres j.	jaune bruni	brun à fenêtres	orang.
♂ —	orangé	brun foncé	orangé	noir	—

8. Oui, all is light. Les cas de coloration le plus complexes et, apparemment, le plus embrouillés ne nous étaient pas, désormais, plus difficiles à déchiffrer, en matière de sexualisation, que ceux que l'on vient de voir. Aussi bien, nous avons considéré nos quatre lois pour acquises. Il ne s'agissait plus, maintenant, de chercher après de nouvelles confirmations de ces lois dans de groupes d'Insectes qui n'ont pas encor été passés en revue, mais bien d'aller à la pêche, bien plus tentante et bien autrement fructueuse, des cas qui ne cadraient

¹⁾ (Travail en rédaction. Annotation de 1937).

²⁾ Seul, le bout distal du dernier article du funicule est brun, chez la femelle.

³⁾ Il s'y ajoute un phénomène des plus intéressants, qui cependant n'a pu être compris de nous que bien plus tard, et auquel nous reviendrons dans la suite. C'est celui de la contraction des territoires mélanotropes, chez le mâle, ou mieux, de la dépigmentation de contraste des territoires limitrophes (voir p. 170).

pas avec. Car, de ces cas seuls une nouvelle lumière, voire une nouvelle loi était à attendre, pourvu qu'on fût à même d'en saisir le quid et le pourquoi. De cette pêche in partibus infidelium, à poursuivre laquelle nous n'avons pas épargné nos yeux ni notre temps, l'on va voir dans la suite ce qu'il en resulta.

Et maintenant, passons tout droit à l'énoncé des lois. Ce n'est pas d'un seul coup que nous avons tombé juste sur la formule sous laquelle on les trouvera présentées. Bien d'autres formules ont été successivement adoptées qui se sont ensuite montrées insuffisantes, ou inadéquates de la réalité objective et finirent par être rejetées. Nous n'avons pas à reproduire ici ces tâtonnements et travaux d'approche d'une pensée créatrice visant un but qu'elle s'était proposée à atteindre. Une fois le but atteint, qu'importent les étapes franchies? qu'importe le dur labeur passé d'un chercheur? N'a-t-on pas autre chose à faire, tant qu'on demeure chercheur? Aussi, nous ne présentons nos lois fondamentales que sous leur forme définitive (définitive pour notre part à nous, bien entendu).

II. Enoncé des lois de l'hétérochromie sexuelle.

Première loi, celle du mélanotropisme de la coloration mâle:

Les teintes pigmentaires brunes (grises, jaunâtres ou rous-sâtres) à base des mélanines, sont plus développées chez les mâles que chez les femelles de la même espèce, ou variété.

Deuxième loi, celle du janthinotropisme de la coloration mâle:

Les couleurs purement structurales (dites physiques) considérées chez les mâles, se trouvent toujours être plus développées et plus rapprochées de la limite violette du spectre solaire que ne le sont celles des femelles de la même espèce, ou variété.

Troisième loi, celle de l'érythrotropisme de la coloration mâle:

Les couleurs pigmentaires à caractéristiques optiques de la partie gauche de spectre solaire et, généralement, à base des lipochromes, mais aussi, parfois, à celle des

ptérines, sont plus développées et plus rapprochées de la limite rouge de l'échelle spectrale chez les mâles, que chez les femelles de la même espèce, ou variété.

Quatrième loi, celle de l'autonomie foncière des trois types des divergences chromatiques sexuelles:

Le mélanotropisme, le janthinotropisme et l'érythrotropisme de la coloration mâle portant sur des substrats matériels disparates, demeurent, en cas de coexistence chez un même individu, absolument indépendants l'un de l'autre, ne pouvant s'influencer réciproquement ni dans un sens positif (celui d'évocation, ou d'accroissement de l'amplitude ou de l'extension territoriale), ni dans un sens négatif (celui d'inhibition, ou de limitation de l'amplitude ou de l'extension territoriale).

Délibérément, nous avons affranchi cet énoncé de tout ce qui aurait pu l'embrouiller. C'est afin pouvoir lui conférer le plus de concision possible que nous avons crû utile de le précéder d'une introduction substantielle que l'on vient de lire. Les quelques remarques qu'il demande toutefois, sont à placer maintenant.

Première remarque. Si la première loi parle des mélanines, et non de la mélanine, c'est que la chimie biologique n'est pas arrivée à nous fournir une preuve de leur unité. La multiplicité de leur comportement, chez les Vertébrés seuls, va si loin que, d'après les différences de leurs propriétés optiques et celles de leur solubilité, les chercheurs ont trouvé opportun d'en différencier plusieurs groupes, à savoir: les eumélanines d'un gris-brun varié, les phaeomélanines d'un jauneroix gradué, et même, les leucomélanines tout blanches (V. Häcker, Gortner et autres). Chez les Hexapodes, l'étude relative est bien moins avancée (Marion Newbigin, Urech, Biedermann, cf. aussi Berlese).

Deuxième remarque. La base structurale des couleurs régies par la deuxième loi n'est pas uniforme dans la classe d'Hexapodes. Du point de vue purement physique, tantôt elle repose sur le principe de la diffraction newtonienne sur

de fines mailles réticulaires, tantôt sur celui de la réflexion superficielle, ou bien encore sur celui de l'interférence de réfraction dans les lamelles translucides soit monostrates soit périodiques, doublées ou non d'un écran pigmenté, ou enfin, sur celui du milieu trouble présenté par une couche de matière albuminoïde sécrétée sur la surface de la chitine (cas d'Odonates bleus). Rien que dans l'ordre des Lépidoptères, le mieux étudié à cet effet, la base structurale affecte toutes ces modalités (Spuler, Süffert, Reichelt, Biedermann). Cependant, la loi y est formelle.

Troisième remarque. La pluralité des pigments lipoïdes (des lipochromes) qui, presque généralement, servent de base aux divergences régies par la troisième loi de la sexualisation chromatique, est notoire (Krukenberg, Hopkins, Urech, Marion Newbigin, v. Fürth, Verne, Wieland u. Schöpf). Cependant, chez des Piérides jaunes, comme p. ex. le vulgaire *Gonepteryx rhamni* L., où, d'après les récents travaux des biochimistes (Wieland, Schöpf u. Becker), la coloration se trouve déterminée par des xanthoptérines à base purique, n'ayant plus rien de commun avec les lipochromes, l'hétérochromie sexuelle n'en est pas moins formellement régie par la loi.

Le côté dynamique du problème faisant objet d'un travail à part, destiné à paraître dans les Travaux du XII Congrès Zoologique International de Lisbonne (I^e Section), nous nous bornons à ces brèves remarques.

III. L'exercice des lois à travers les ordres et familles d'Hexapodes.

1. Extension et fréquence de l'hétérochromie sexuelle.

Faisons remarquer, à l'instant même, que tous les ordres d'Insectes n'ont pas été étudiés d'une manière uniforme, même dans les limites de la Faune d'Europe, objet principal et même, le plus souvent, exclusif de nos recherches. Ce n'est que les Macrolépidoptères qui ont été passés rapidement en revue à travers toutes les faunes du monde, en nous aidant surtout des richissimes Atlas en couleurs de Seitz. D'entre les ordres

européens, nous n'avons étudié d'une manière suivie que ceux de Hyménoptères, Lépidoptères, Orthoptères, Odonates et Coléoptères. Par contre, les Diptères, les Trichoptères, les Hémiptères et les Copéognathes (Psocoïdes) n'ont été que touchés d'une façon plutôt incursive, rien que pour trouver une certitude nécessaire de l'uniformité générale et de la validité de nos lois dans tous les branchements de la classe, tant parmi les Holométaboles que parmi les Hémiométaboles et Amétaboles.

Un fait important à relever de suite, c'est que le phénomène de l'hétérochromie sexuelle n'est nullement obligatoire, bien s'en faut! Même dans les ordres d'Hexapodes, où il est le plus fréquent, tels les Odonates, c'est à peine si la moitié d'espèces s'en trouve affectée. Chez nos Orthoptères, pas plus d'un tiers. Sur quelque quinze cents de Macrolépidoptères d'Europe analysés, nous n'avons trouvé qu'une centaine d'espèces chez lesquelles le phénomène se présentait d'une façon bien nette. Chez les Hyménoptères Vespiformes que nous avons passés en revue, mettons quelque six cents au total, il ne s'est trouvé que sur une cinquantaine d'espèces. Parmi nos Coléoptères, un ordre pourtant extrêmement riche en représentants (plusieurs milliers!), l'hétérochromie sexuelle n'a pu être dûment constatée, même avec un concours d'aussi excellents spécialistes que les dr. dr. Jan Kinel, de Lwów, et Szymon Tenenbaum, de Varsovie, que chez une douzaine d'espèces.

Cette présence, ou absence de la sexualisation des couleurs ne relève pas nécessairement des différences fondamentales dans la coloration de divers groupements taxonomiques¹⁾. Dans les limites d'une famille à coloration aussi uniforme, et toute spécifique, que l'est p. ex. celle des Chrysidés (Hymén.), pas plus d'un cinquième d'espèces ne présente le phénomène. Dans la famille des Sphégides (Hymén. Vespiformes), il ne se trouve que tout exceptionnellement, mais il s'y trouve chez quelques espèces.

¹⁾ Bien qu'il y ait des familles à coloration toute à part, comparée à celle de l'ordre dont elles font partie, comme p. ex. les Vanessidae parmi les Lépidoptères, où elle relève des dérivées de la chlorophylle (Marie v. Linden), et dans lesquelles nous n'avons pu déceler trace d'une hétérochromie sexuelle.

Si l'on descend vers des unités taxonomiques encore plus restreintes, tel un genre, voire même un sous-genre, l'affaire ne change pas d'aspect. A côté d'espèces très hétérochromes (selon le sexe), il y en a d'autres qui ne le sont pas du tout. Le cas n'est que trop commun, et dans tous les ordres, et toutes les familles d'Hexapodes. Ainsi, p. ex. sur une dizaine d'espèces du genre *Nysson* (Hymén., Sphegidae), nous n'avons trouvé que deux qui soient hétérochromes, et notamment, les *N. maculatus* F. et *fulvipes* A. Costa. De même, sur trois *Limenitis* (Lépidopt., Nymphalidae) que je connaisse dans notre faune, seul le *L. populi* L. est du cas. Pareillement, d'entre tous les *Psocus* (Copeogn., Psocidae), nous ne savons que le *Psocus nebuloso-similis* Steph. qui manifeste une divergence notable, du type mélanotrope, la femelle étant brun-gris, et le mâle bien plus foncé.

Inutile, d'en multiplier d'exemples.

Cependant, si la présence, ou absence du phénomène de l'hétérochromie sexuelle est toute contingente, les caractéristiques de celle-ci ne le sont pas. Une fois présente, la sexualisation des couleurs prend aussitôt un caractère obligatoire, strictement régi par les lois¹⁾.

2. Types tropiques de la sexualisation chromatique.

Bien qu'il n'y ait que trois directions des divergences coloristiques suivant chacune une des trois lois fondamentales, celle qui lui soit propre, l'on conçoit aisément que, en vertu de la quatrième loi (celle de l'autonomie foncière et de la coexistence virtuelle de ces divergences ne pouvant s'influencer l'une l'autre), une infinie variété des cas particuliers de l'hétérochromie sexuelle se laisse prévoir, et se rencontre en réalité. Cependant, cette infinie variété peut facilement être résumée en un nombre restreint des types tropiques que voici.

Premier groupe: types simples, ou pures, essentiellement monotropes, où ce n'est qu'une direction de divergence qui, seule, se trouve représentée sur un organisme mâle. Ces

¹⁾ En fait d'exceptions, ou restrictions, voir un des chapitres subséquents.

types sont, pour le moment¹⁾, au nombre de trois, en correspondance des trois sortes de divergences que l'on sait, et notamment: un type mélanotrope, un type janthinotrope et un type érythro-trope d'hétérochromie sexuelle.

Deuxième groupe: types mixtes, où deux, voire même trois directions de divergence se trouvent simultanément représentées sur un organisme mâle. En conséquence, deux sous-groupes y sont à distinguer, à savoir:

a) types ditropes d'hétérochromie sexuelle, qui sont au nombre de trois: un type mélano-janthinotrope, un type mélano-érythro-trope, et un type érythro-janthinotrope;

b) types tripropes d'hétérochromie sexuelle qui, d'ailleurs, pour le moment, ne peuvent être qu'au nombre singulier, et notamment — un type mélano-érythro-janthinotrope.

Ces sept types d'hétérochromie sexuelle sont bien loin d'être représentés, chez les Hexapodes, d'une façon uniforme, pas même approximativement. Le type mélanotrope est de beaucoup le plus fréquent de tous, le type mélano-érythro-janthinotrope de beaucoup le plus rare, disons même extrêmement rare. Chez les Hexapodes d'Europe nous n'en avons rencontré qu'un seul cas certain, et notamment, chez un Lépidoptère Arctiide, l'*Ocnistis quadra* L.

Voici ses caractéristiques:²⁾

	Tête et thorax	Aile 1 ^e , color. globale	Aile 1 ^e , base	1 ^e , bord antérieur	1 ^e , tache
♀ —	jaune	jaune	—	—	bleu d'acier
♂ —	orangé	gris-brun	orangé	bleu d'acier	—

Cependant, si les cas des divergences tritropes font pratiquement défaut dans la faune hexapode d'Europe, il n'en est plus de même des faunes exotiques. Rien que parmi les Lépi-

¹⁾ Nous disons „pour le moment“, car si l'on vient découvrir une nouvelle loi de sexualisation, qui aurait régi des couleurs à base d'un pigment à caractéristiques distinctes de celles des mélanines et des lipochromes, l'on aura affaire à un quatrième type d'hétérochromie sexuelle.

²⁾ Le long de tout ce travail, nous ne citons, dans nos caractéristiques, que ce qui a trait directement à de divergences chromatiques sexuelles, omettant tout le reste de la coloration d'une espèce considérée.

doptères des pays chauds le tritropisme abonde, et dans de familles le plus disparates. L'on en n'a que l'embarras de choisir des cas parfaits. Tels, p. ex. les *Morpho cypris*, *Actinote ozomene*, *Megalura marcella*, *Chlorippe ornata* etc. de la faune Américaine (voir Seitz, Bd. 5, Taf. 68, 81, 96, 110 B, 113 C), ou bien le *Charaxes tiridates* de la faune d'Afrique (Seitz, Bd. 13, Taf. 31). Voici leurs caractéristiques abrégées, prises du point de vue qui nous importe :

Morpho cypris W w. :

	Ailes I+II, col. glob.	Partie médiane	Bande	Bord
♀ —	brun	jaune-brunâtre clair	—	j. brunâtre clair
♂ —	bleu (violacé)	—	jaune	brun-noir

Actinote ozomene G o d t. :¹⁾

	Aile I ^e , col. globale	I ^e , partie médiane	Aile II ^e , col. globale	II ^e , partie médiane
♀ —	brun-foncé	jaune et j.-rouge	brun-foncé	—
♂ —	noir	rouge	noir	bleu

Megalura marcella F l d r. :

	Ailes I+II, col. glob.	I ^e , bande	II ^e , partie médiane
♀ —	brun-gris	—	—
♂ —	brun-foncé	jaune-rouge	bleu-violet

Chlorippe ornata F r u h s t. :

	Ailes I ^e +II ^e , coloration globale	I ^e , bandes	II ^e , bandes
♀ —	brun	jaune+jaune-gris+ blanc	blanc
♂ —	brun-foncé	rouge+verdâtre+ blanc	verdâtre+ blanc

Charaxes tiridates C r. :

	Corps et antennes, col. globale	Aile I ^e , col. globale	I ^e , taches	I ^e , bord externe	Aile II ^e , bord interne
♀ —	gris-brun	1/2 noir, 1/2 gris-brun	blanc	gris	noir
♂ —	brun-noir	noir-violet	bleu	jaune	brun-rouge

Tels encore, les *Papilio tithonus* Deh. et *P. chimaera*²⁾ Roths ch. de la faune Indo-Australienne (Seitz, Bd. 9, Taf. 4).

Mais, revenons aux Hexapodes d'Europe.

¹⁾ Nous citons le cas fréquent, le mâle de l'*Act. ozomene* présentant souvent des ailes antérieures (I^e) d'une coloration presque identique à celle de la femelle (Seitz, Bd. 5, Taf. 81).

²⁾ Chez ce dernier, s'ajoute, à ce qu'il semble, le phénomène de dé-mélanisation de contraste (voir plus loin p. 170).

Mis à part le type mélanotrope pur qui est fort fréquent partout, les deux autres types monotropes (érythro- et janthino-) ont chacun quelques familles, ou ordres privilégiés où ils sont fréquents, tandis que chez bien d'autres ils manquent totalement, ou presque. Ainsi, p. ex. le janthinotropisme fait défaut chez les Hyménoptères Vespiformes, Apiformes, Myrmécoformes et Ichneumonoides, ainsi que chez les Orthoptères. Par contre, chez les Hyménoptères Chrysidés, il est seul à être représenté. Pareillement, l'érythrotropisme est pratiquement absent chez les Hyménoptères et Coléoptères de nos parages, ainsi que chez le peu d'Hémiptères que nous avons passés en revue. En revanche, il est fort fréquent chez des Lépidoptères des familles disparates, ainsi que chez des Orthoptères.

Les deux types ditropes dont le mélanotropisme fait partie, sont à peu près aussi fréquents que l'érythrotropisme, resp. le janthinotropisme purs et ont également une répartition respective de ceux-ci, à quelques exceptions près. Ainsi, p. ex. le type mélano-janthinotrope est fort commun parmi les Chalcidoïdes (Hymén.) et les Hémiptères, tandis qu'il fait défaut à des Chrysidés (Hymén.) et Orthoptères. Le type mélano-érythro-trope abonde dans toutes les familles de Lépidoptères, tandis qu'il manque pratiquement chez les Hyménoptères, n'ayant été décelé de nous que chez quelques Trichogrammidés (de la superfamille des Chalcidoïdes).

Quant au troisième type ditrope (érythro-janthino-), il est extrêmement rare. Parmi les Hexapodes d'Europe nous n'en pouvons citer que trois cas certains dont un chez les Lépidoptères Lycaenides du genre *Chrysophanus*, et deux autres chez les Odonates Agrionides du sous-genre *Erythromma*, et notamment chez l'*E. najas* Hans. et l'*E. viridulum* Charp. Le cas de l'*Erythromma najas* ayant été analysé dans l'Introduction de ce travail (p. 151), nous n'avons à donner ici que les caractéristiques du *Chrysophanus hippothoë* L. Les voici :

	Ailes I ^e +II ^e , coloration globale	Aile I ^e , bord externe	Aile II ^e , bord externe
♀—	brun-foncé	jaune-rougêâtre	jaune-rouge
♂—	rouge-brillant	reflets bleu-noir	reflets bleu-noir

Nous ne savons pas si la chose va mieux chez des Hexapodes exotiques. C'est à chercher. Le *Papilio arriphus* Bsd. de la faune Américaine semble bien être de ce cas, à en juger d'après Seitz, Bd. 5, Taf. 5 d. Voici ses caractéristiques :

	Coloration globale	Aile I ^e , tache	Aile II ^e , tache
♀ —	noir	jaune clair	orangé, et jaune
♂ —	noir	vert	rouge

Afin qu'on puisse se rendre compte de la répartition réelle des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les ordres et familles d'Hexapodes d'Europe, nous avons eu soin de le marquer sur les deux tableaux ci-joints dont le premier (Tableau I) a trait à des ordres, tandis que le deuxième (Tableau II) à des familles étudiées.

Tableau I.

Repartition (et fréquence relative) des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les Ordres d'Hexapodes d'Europe.

	Types simples (= purs)			Types mixtes			
	Erythro-	Jan- thino-	Mélano-	Ditropes			Tri- trophe
				Er+Ja	Er+Mé	Ja+Mé	Er+Ja +Mé
<i>Hyménoptères</i>	—	+	++	—	((+))	+	—
<i>Diptères</i>	—	((+))	++	—	(+)	(+)	—
<i>Coléoptères</i>	—	+	+	—	—	—	—
<i>Lépidoptères</i>	+	+	++	((+))	+	+	((+))
<i>(Trichoptères)</i>	—	—	+	—	+	—	—
<i>(Hémiptères)</i>	—	(+)	—	—	—	++	—
<i>Odonates</i>	+	++	—	((+))	((+))	(+)	—
<i>Orthoptères</i>	+	—	++	—	+	—	—
<i>(Copéognathes)</i>	—	—	((+))	—	—	—	—
<i>(Ephéméroptères)</i>	—	—	(+)	—	—	—	—

NB. La prise d'un Ordre entre parenthèses signifie, qu'il n'a été traité de nous que d'une façon bien insuffisante.

Tableau II.

Repartition (et fréquence relative) des types tropiques de l'hétérochromie sexuelle à travers les Familles d'Hexapodes d'Europe.

Ordre	Famille (ou sous-famille)	Types simples (purs)			Types mixtes			
		Eryth- ro-	Jan- thio-	Mé- lano-	Ditropes			Tri- trops
					Er-Ja	Er-Mé	Ja-Mé	Er+ Ja-Mé
Hymenoptera	<i>Apidae</i>	((?))	—	+	—	—	—	—
	<i>Sphegidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Pompilidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Myrmosidae</i>	—	—	++	—	—	—	—
	<i>Mutillidae</i>	—	—	++	—	—	(+)	—
	<i>Scoliidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Sapyginae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Chrysidae</i>	—	+	—	—	—	—	—
	<i>Torymidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Encyrtidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Callimomidae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Ormyrinae</i>	—	+	—	—	—	+	—
	<i>Aphelinidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>(Trichogrammatidae)</i>	—	—	—	—	(+)	—	—
<i>Formicidae</i>	—	—	++	—	—	—	—	
<i>Ichneumonidae</i>	—	—	+	—	—	—	—	
Diptera	<i>Anthomyidae</i>	—	—	+	—	(+)	—	—
	<i>Syrphidae</i>	—	—	+	—	—	+	—
	<i>Asilidae</i>	—	(+)	+	—	(+)	—	—
	<i>Bibionidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Tabanidae</i>	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Oestridae</i>	—	—	—	—	—	+	—
	<i>Stratiomyidae</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Mycetophilidae</i>	—	—	+	—	—	—	—	
Coleoptera	<i>Cleridae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Scarabaeidae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Lymexyidae</i>	—	—	(+)	—	—	—	—
	<i>Oedemeridae</i>	—	(+)	—	—	—	—	—
	<i>Buprestidae</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Cerambycidae</i>	—	—	(?)	—	—	—	—	

Ordre	Famille (ou sous-famille)	Types simples (purs)			Types mixtes			
		Eryth- ro-	Jan- thino-	Mé- lano-	Ditropes			Tri- trops
					Er+Ja	Er+Mé	Ja+Mé	Er+ Ja+Mé
Lepidoptera	<i>Pieridae</i>	+	-	(+)	-	+	-	-
	<i>Nymphalidae</i>	+	-	+	-	+	-	-
	<i>Lycacnidae</i>	-	+	(+)	(+)	+	-	-
	<i>Drepanidae</i>	-	-	-	-	(?)	-	-
	<i>Lymantriidae</i>	-	-	+	-	+	-	-
	<i>Lasiocampidae</i>	(+)	-	+	-	+	-	-
	<i>Saturniidae</i>	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Notodontidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Taumatopoeidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Geometridae</i>	+	-	+	-	-	+	-
	<i>Arctiidae</i>	+	-	+	-	-	+	((+))
	<i>Zygaenidae</i>	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Cochlididae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Hepialidae</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tortricidae</i>	-	-	+	-	+	-	-	
<i>Pyralidae</i>	+	-	+	-	+	-	-	
(Hemiptera)	<i>(Pentatomidae)</i>	-	-	-	-	-	+	-
	<i>Myridae</i>	-	(+)	-	-	-	+	-
Odonata	<i>Libellulidae</i>	+	+	-	-	(+)	(+)	-
	<i>Aeschnidae</i>	-	+	-	-	-	+	-
	<i>Agrionidae</i>	(+)	+	-	(+)	-	(+)	-
Orthoptera	<i>Blattidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Aceriididae</i>	+	-	+	-	(+)	-	-
	<i>Locustidae</i>	+	-	+	-	+	-	-
	<i>Gryllidae</i>	-	-	+	-	-	-	-
(Cope- poda)	<i>Psocidae</i>	-	-	+	-	-	-	-

La lecture de ces tableaux est des plus aisées. Un signe: ++ marquant une fréquence la plus haute, celui de ((+))-la plus basse et même toute exceptionnelle, les deux autres une

fréquence intermédiaire entre ces extrêmes, et notamment : + une fréquence moyenne, et (+) une petite. Tout ceci devant être pris cum grano salis et tout relativement, ne pouvant être comparé directement que dans les limites d'une rubrique horizontale, celle d'un ordre sur le I^{er} tableau, celle d'une famille sur le II^e.

Le matériel d'analyse concrèt sur lequel repose l'évaluation comprise dans ces deux tableaux, se trouve consigné presque intégralement sur les sept Tableaux Synoptiques hors texte dont va être question tout à l'heure.

Une remarque. Il se recontre des cas où l'appréciation de la direction de la divergence chromatique, d'après les couleurs seules, sans une étude des pigments respectifs, se trouve fort difficile, voire impossible. Ce sont surtout des cas des teintes jaunâtres-rougeâtres mélangées de gris, ou de brun. La divergence y peut bien être soit érythrotrape soit mélanotrope, sans qu'on puisse trancher la question, d'après la phéno-ménologie seule. Et le moyen de vous procurer des données phéno-génétiques?... Aussi bien, avons-nous pu commettre çà et là une faute d'appréciation du type tropique. Pour la même raison, avons-nous cru opportun de mettre parfois, sur nos tableaux, un signe d'interrogation (?).

3. Localisation des divergences chromatiques sexuelles. Territoires de l'organisme à coloration sexualisée.

Le cas, où la surface tout entière de l'organisme d'un Hexapode eût été affectée d'hétérochromie sexuelle, étant plutôt rare, il est lieu de parler des territoires, sur lesquels celle-ci se trouve localisée. Ces territoires comme nombre, comme étendue relative et comme localisation, peuvent varier à l'infini. Tantôt ce n'est qu'un seul territoire, n'importe son étendue, qui subit l'emprise de la sexualisation chromatique, tantôt ces territoires sont plusieurs et même fort nombreux et disséminés un peu partout à la surface de l'organisme, les extrémités et appendices y compris.

Il y a des cas, où le territoire sexualisé n'est que minime, rien qu'un ptérostigme de Libellule, une valvule supraanale, ou subgénitale d'Orthoptère, ou de Trichoptère, un bout de

tarse ou de scape chez un Chalcidien, un bord apical de tergite chez un Apide, une face, ou un balancier de Diptère, un anneau sur le funicule d'antenne chez un Ichneumon, une bande ou tache, parfois un point presque sur une aile de Lépidoptère.

Cependant, le cas de beaucoup le plus fréquent est celui des territoires sexualisés multiples et dont la repartition varie à souhait. Et puis, le type de divergence chromatique, ainsi que l'amplitude de celle-ci, n'étant pas nécessairement identiques sur les divers territoires d'un organisme, bien le contraire! il s'ensuit bien souvent une mosaïque d'hétérochromie sexuelle bariolée. Et il ne pouvait en être autrement, vu que les points de départ de la sexualisation d'un territoire ne relève que de la catégorie coloristique de celui-ci, donc dépend en dernier lieu des facteurs génétiques.

Il est à peine besoin d'appuyer sur ce fait que, dans toute la classe d'Hexapodes, ni l'étendue (relative, ou absolue) d'un, ou des territoires, ni le nombre de ceux-ci, ni leur localisation n'influent nullement sur l'exercice des lois de la sexualisation chromatique.

Mais, si l'exigüité d'un territoire hétérochrome ne peut rien en fait de sexualisation de celui-ci, elle peut facilement faire échapper la présence du phénomène à l'attention du chercheur. C'est ainsi que nous avons longtemps tenu la plupart d'Acridiens et de Locustiens (Orthopt.) pour dépourvus d'hétérochromie sexuelle avant d'avoir tomber sur ce qui se passe du côté des valvules et des cerci.

La variabilité de la localisation des divergences chromatiques sexuelles diffère beaucoup suivant les Ordres d'Hexapodes, et souvent, suivant les familles d'un ordre. Ainsi, chez les Hyménoptères Aculéates, p. ex., la sexualisation n'affecte, généralement, que le thorax et l'abdomen. Chez les Lépidoptères, pour l'énorme majorité, elle ne porte que sur les ailes, seules. Chez les Odonates, les divergences chromatiques sexuelles se localisent presque toujours sur le corps, seul. Cependant, nous savons des Lépidoptères à hétérochromie sexuelle des parties axiales du corps (*Epinephele*, *Lymantria*, *Selidosema ericetaria*, etc.), et des Odonates, où le phénomène gagne les ailes (*Calopteryx*, *Sympetrum sanguineum*). Les Sphérides (Hymén. Ves-

piformes) ne présentent des divergences que sur la base d'abdomen, ainsi que la plupart des Pompilides (Hym. Vesp.). Mais, voici un des ceux-ci, le *Wesmaëlinus sanguinolentus* F., d'en présenter sur son pronotum et son ségment médiaire.

Parmi tous les Lépidoptères analysés, il n'y a que deux Nymphalides, l'*Erebia glacialis* Esp. et le *Satyrus briseis* L., qui montrent leur hétérochromie sexuelle sur la face inférieure d'ailes, tandis que chez le reste c'est la face supérieure qui, seule, en est affectée.

Et ainsi de suite. Les deux tableaux ci-joints vont donner une notion de la diversité des rapports en question, dans des différents ordres (Tabl. N° III) et familles (Tabl. N° IV) d'Hexapodes.

Tableau III.

Localisation des divergences chromatiques sexuelles sur de divers territoires de l'organisme, suivant les Ordres d'Insectes (avec indication de sa fréquence relative).

	Corps	Yeux	Antennes	Ailes	Extrémités	Vestiture
<i>Hyménoptères</i>	++	--	(+)	((?))	(+)	—
<i>Diptères</i>	+	--	((+))	((+))	(+)	((+))
<i>Coléoptères</i>	+	—	((+))	(+)	(+)	—
<i>Lépidoptères</i>	(+)	—	((+))	++	—	—
(<i>Trichoptères</i>)	+	—	+	—	—	—
(<i>Hémiptères</i>)	+	—	+	(+)	(+)	—
<i>Odonates</i>	++	((+))	—	(+)	—	—
<i>Orthoptères</i>	+	—	((+))	(+)	((+))	—
(<i>Ephéméroptères</i>)	+	—	—	—	+	—

NB. Les signes de fréquence n'ont de valeur comparative que dans une rubrique horizontale; ++ marquant la plus haute fréquence, ((+)) la plus basse.

Tableau IV.

Localisation des divergences chromatiques sexuelles sur de divers territoires de l'organisme, suivant les Familles d'Hexapodes (avec indication de sa fréquence relative).

Ordre	Famille (ou sous-famille)	C o r p s					Appendices			Ves-ti-ture
		Global	Yeux	Tête	Thorax	Abdo-men	Anten-nes	Ailes	Extré-mités	
Hymenoptera	<i>Apidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Sphégidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Pompilidae</i>	-	-	-	(+)	+	-	-	-	-
	<i>Myrmosidae</i>	+	-	+	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Mutillidae</i>	+	-	+	+	(+)	(+)	-	+	-
	<i>Scotiidae</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	-
	<i>Sapyginae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Formicidae</i>	+	-	+	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Chrysidae</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-
	<i>(Ichneumonidae)</i>	-	-	-	(+)	+	++	-	-	-
	<i>Torynidae</i>	-	-	(+)	+	+	+	-	(+)	-
	<i>Chalcidoidea</i> <i>Eucyrtidae</i>	-	-	+	+	(+)	-	-	-	-
	<i>Callinomidae</i>	-	-	-	(+)	(+)	+	-	+	-
<i>Ormyrinae</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
<i>Eulophidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
<i>(Trichogrammatidae)</i>	-	-	-	-	+	-	(+)	+	-	
Diptera	<i>Anthomyiidae</i>	-	-	(+)	+	+	-	-	+	-
	<i>Syrphidae</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-
	<i>Asilidae</i>	-	-	(+)	(+)	+	+	+	+	(+)
	<i>Bibionidae</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-
	<i>Mycetophilidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Stratiomyidae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Tabanidae</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Oestridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
Coleoptera	<i>Cleridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Scarabeidae</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-
	<i>Lymexylidae</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Oedemeridae</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Buprestidae</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>Cerambycidae</i>	-	-	-	+	(+)	-	+	+	-

Ordre	Famille (ou sous-famille)	C o r p s					Appendices			Ve- sti- ture
		Global	Yeux	Tête	Thorax	Abdo- men	Anten- nes	Ailes	Extré- mités	
Lepidoptera	<i>Pieridae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Nymphalidae</i>	(+)	-	-	-	-	(+)	++	-	-
	<i>Lycæniidae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>(Drepanidae)</i>	?	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Lymantriidae</i>	(+)	-	(+)	(+)	(+)	(+)	+	-	-
	<i>Lasiocampidae</i>	-	-	-	+	+	-	+	-	-
	<i>Saturniidae</i>	-	-	-	-	(+)	-	+	-	-
	<i>(Notodontidae)</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Taumatopoeidae</i>	-	-	-	-	(+)	-	+	-	-
	<i>Geometridae</i>	(+)	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Arctiidae</i>	(+)	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Zygaenidae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Cochliidiidae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Hepialidae</i>	(+)	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Tortricidae</i>	(+)	-	(+)	+	(+)	-	++	-	-	
<i>Pyralidae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
(Trichoptera)	<i>(Trichoptera)</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	-
(Hemiptera)	<i>(Pentatomidae)</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	-
	<i>Myridae</i>	+	-	-	+	+	+	(+)	(+)	-
Odonata	<i>Libellulidae</i>	-	(?)	((+))	(+)	++	-	(+)	-	-
	<i>Aeshnidae</i>	-	(+)	((+))	(+)	+	-	(?)	-	-
	<i>Agriionidae</i>	(+)	((+))	(+)	+	+	-	(+)	-	-
Orthoptera	<i>Blattidae</i>	-	-	-	-	(+)	-	-	+	-
	<i>Acridiidae</i>	-	-	-	-	+	(+)	-	-	-
	<i>Locustidae</i>	-	-	-	-	+	-	((+))	-	-
	<i>Gryllidae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
(Phlebotomina)	<i>(Baëtiidae)</i>	+	-	+	+	+	-	-	+	-

NB. La prise d'une Famille (ou d'un Ordre) entre parenthèses signifie, que ce groupe n'a été traité de nous que d'une façon toute incursive.

Quant au matériel concrêt sur lequel reposent ces deux tableaux, on le trouvera largement représenté sur des nombreuses rubriques de nos sept Tableaux Synoptiques hors texte. Ces Tableaux Synoptiques renferment à peu près tout ce que nous avons trouvé en matière des divergences chromatiques sexuelles chez nos Hexapodes d'Europe, en tout cas tout ce qui est nécessaire pour que le lecteur puisse s'en faire une notion suffisamment complète. Chaque espèce d'Hexapodes y est traitée séparément, sur une rubrique horizontale à elle. Sur la rubrique, l'on ne trouve marqué que les territoires de l'organisme à coloration sexualisée réellement, chez cette espèce même. Les couleurs de la femelle sont données en haut, celles du mâle en bas¹⁾ de chaque rubrique spécifique, de manière que les caractéristiques de toute divergence locale (son type, son amplitude apparente, sa variabilité s'il y a lieu) puissent être appréciées directement, et comparées de suite à ce que renferment les trois premières rubriques verticales intitulées „Type tropique de la divergence“, ainsi que l'avant-dernière, intitulée „Remarques“.

Il n'est pas exclu que nous avons pu, çà et là, commettre des fautes d'appréciation, ou de définition verbale des couleurs, vu que les teintes soient souvent fort complexes, embrouillées et difficiles à définir, surtout sur les reproductions graphiques des Atlas de couleurs qui, tous, laissent beaucoup à désirer (celui de Spuler bien plus que les autres!).

Les sept Tableaux Synoptiques représentent autant d'Ordres d'Insectes analysés. Les espèces, les genres (ou sousgenres) et les familles d'un Ordre se suivent à la file, verticalement. Les sources de documentation („d'information“) étant indiquées, nous nous crûmes dispensés du devoir d'ajouter les noms d'auteurs taxonomistes.

Faisons remarquer, que, même dans les Ordres (et Familles) le mieux étudiés de nous, tels les Lépidoptères, ou les Hyménoptères, nous ne citons pas toutes les espèces analysées

¹⁾ Ce n'est que çà et là que nous avons cru utile de citer une coloration identique dans les deux espèces (toujours au milieu de la rubrique), afin de servir de repoussoir pour quelque divergence ultérieurement citée.

(sauf pour les Odonates!). Partout, nous omettons celles qui n'apportent rien de nouveau à ce qui est déjà cité.

Le nombre des Trichoptères et Ephéméroptères analysés étant beaucoup trop petit pour être porté sur des tableaux hors texte, nous nous permettons de les citer à l'instant même.

Les Trichoptères, d'après un travail tout récent de Marie Racięcka:

Acrophylax vernalis Dzieǳ.

	Antennes, globale	Ant., anneaux	Appendices préanaux
♀ —	brun-rougeâtre	clair	jaune
♂ —	brun	moins marqué	jaune-rougeâtre

Anisogamus aequalis Klap.

	Tête, coloration globale
♀ —	jaune, pour la plupart
♂ —	brun-noir

Maintenant, un Ephéméroptère Baétide, d'après Leunis:

Cloëon dipterum L.

	Color. globale	Tête et Thorax	Abdomen, c. globale	Apex d'abd.	Extrémités Ie,
♀ —	jaune-rouge	—	—	—	—
♂ —	—	brun-noir	brun-rougeâtre	brun-foncé	gris-jaunâtre ¹⁾
Appendices caudaux, col. globale					
	Extrémités IIe+IIIe	blanc		App. caud., anneaux noir et gris	
♀ —	—	blanc		noir et gris	
♂ —	jaunâtre ¹⁾	blanc		grisâtre (petit nombre) ¹⁾	

4. Phénomène de dépigmentation de contraste, ou de contraction des territoires à coloration sexualisée.

Ce phénomène consiste en ce qu'un plus haut développement localisé de la pigmentation mâle est souvent accompagné de contraction du territoire intéressé, avec dépigmentation totale, ou partielle de l'ambiance, sur une étendue variable, selon le cas.

Le phénomène est d'un grand intérêt physiologique, ou plutôt biodynamique, lorsque l'on ait soin de le mettre en parallèle de bien d'autres phénomènes de compensation, de balan-

¹⁾ Ceci est déjà, probablement, du domaine de dépigmentation de contraste que l'on va voir tout à l'heure.

Tableau V. Cas de dépigmentation de contraste (de compensation) chez des Hexapodes d'Europe.

Taxonomie			Type tropique des divergences globales	Spécification du phénomène de contraste		
Espèce	Famille	Ordre		Territoire	Catégorie pigmentaire	Divergence concrète
<i>Cotias edusa</i>	Pieridae	Lepidoptera	Ailes I ^e + II ^e , bord externe	Mélanines	♀ — brun, large ♂ — noir, plus étroit	
<i>Cotias myrmidone</i>	"	"	"	"	"	
<i>Melithaea didyma</i>	Nymphalidae	"	Aile II ^e , bande	"	♀ — brun ♂ — noir, sur le bord, seul.	
<i>Epinephela jurinana</i>	"	"	Aile I ^e , tache	"	♀ — brun, grande ♂ — noir, petite	
<i>Taumatopoea processionea</i>	Taumatopocidae	"	Aile I ^e , base, et bande	"	♀ — brunâtre; et brun ♂ — blanc; brun plus foncé, et blanc	
<i>Drymonia chaonica</i>	Notodontidae	"	Ailes I ^e et II ^e , bandes	"	♂ — plus claires et plus nombreuses	
<i>Bupalus piniarius</i>	Geometridae	"	Aile I ^e , partie médiane, et bande	"	♀ — roux-clair; brun foncé ♂ — jaunâtre	
<i>Cacoecia podana</i>	Tortricidae	"	Aile I ^e , bande et tache	"	♀ — brun-roux ♂ — noir (ou noirâtre), bordé de blanc	
<i>Leucorrhinia dubia</i>	Libellulidae	Odonata	Abdomen, taches	Lipoides	♀ — jaune d'ocre ♂ — rouge, moins nombreuses	
<i>Stenobothrus minutus</i>	Aecidiidae	Orthoptera	Aile I ^e , apex	Mélanines	♀ — brun (sur fond brun) ♂ — blanc (sur fond noir)	
? <i>Cloëon dipterum</i>	Baëtidae	Ephemeroptera	Appendices caudaux (anasaux), et extrémités	Mélanines (+ Lipoides?)	♀ — noir et gris (sur fond blanc); jaune-rouge ♂ — grisâtre, et peu (sur f. bl.); gris-jaunâtre	

cement et de contraste. Cependant, ne prenant son essor que dans la classe d'Oiseaux, ce n'est pas lieu de le traiter à fond¹⁾. Nous ne l'avons même pu faire ressortir chez les Hexapodes qu'après que nous venions de l'étudier chez les Oiseaux. Aussi, nous n'avons ici que citer des rares cas, où il paraît être évident chez des Insectes, à côté des quelques autres, où il semble plutôt douteux.

Commençons par les premiers. Presque tous, ils se rapportent à de Lépidoptères, et des familles le plus disparates. Pour ne pas faire double emploi de nos Tableaux Synoptiques, nous mettrons ici de côté tout le concrèt des divergences chromatiques sexuelles, pour ne citer explicitement que ce qui touche directement au contraste de dépigmentation. C'est ainsi qu'est conçu le petit tableau (N° V) qui suit. L'on y voit, à côté d'une dizaine de nos Lépidoptères d'Europe, encore un Odonate, un Orthoptère et un Éphéméroptère, tous de nos parages. Chez presque tous ces Hexapodes (la *Leucorrhinia dubia*, la seule exceptée), c'est la coloration mélanique qui subit une dépigmentation partielle de compensation, n'importe le type tropique des divergences globales de l'espèce, qui puisse être simple ou bien mixte, pourvu que le mélanotropisme y fasse partie. Cependant, le cas de *Leucorrhinia* (Odon.) fait voir, d'une façon bien nette, que la coloration lipéide soit passible, elle aussi, d'une dépigmentation de compensation, et ceci chez une espèce à divergence sexuelle purement monotrope (érythrotrape).

Le même tableau N° V nous sert de témoin de ce que la localisation du phénomène de dépigmentation soit aussi variable que l'est celle des divergences chromatiques sexuelles. Quant à l'étendue des territoires dépigmentés, elle est en général fort restreinte. Mais, ce n'est pas la règle. Cependant, en cas d'une forte étendue des territoires dépigmentés chez un mâle, le cas peut souvent être sujet à caution. C'est pourquoi, sur le tableau V, nous avons ajouté un signe d'interrogation, au cas de *Cloëon dipterum*, et ceci d'autant plus que les extrémités qui y font partie du phénomène, chez bien des Hexapodes échappent à nos lois d'hétérochromie sexuelle, comme l'on va voir dans la suite.

¹⁾ Ceci fait partie d'un travail d'ensemble, destiné à paraître dans les Travaux du XII^e Congrès Zoologique International, à Lisbonne.

Nous voici amenés à des cas de dépigmentation de contraste douteux. Ceux-ci sont loin d'être uniformes. Une partie prête flanc à de mêmes restrictions et incertitudes que celles qu'offrait le *Cloëon*. Tel, le *Cryptochilus egregius* Lepel. (Hymen., Pompilidae), espèce à mélanotropisme mâle bien prononcé sur le thorax et l'abdomen, mais dont les ailes sont fauves, l'apex brun, chez la femelle, et jaunes, à apex fauve, chez le mâle. Une dépigmentation de contraste n'aurait donc laissé rien à désirer, n'était ce fait, que les ailes de bien d'autres Pompilides (*Priocnemis Vachali* Ferton, *Anoplius nigerrimus* Scopoli etc.) n'offrant point de mélanotropisme des couleurs mâles, soient moins foncées, ou moins enfumées que celles de leurs femelles.

Bien plus nombreuse, et de beaucoup la plus intéressante est la deuxième partie des cas douteux, et notamment celle, où le doute ne porte plus sur le fait même de démélanisation de certains territoires mâles à mélanotropisme net par ailleurs, mais bien sur le pourquoi de cette démélanisation, sur son processus phénogénétique intime. Les exemples suivants, pris parmi nos Lépidoptères d'Europe, vont faire voir de quoi s'y agit-il.

La *Melithaea cynthia* Hb., un Nymphalide à coloration globale des deux ailes ♂ passablement mélanotrope, présente sur ces mêmes ailes plusieurs bandes d'une couleur bien blanche qui, chez la femelle, fait entièrement défaut. Pareillement, mutatis mutandis, chez plusieurs Archilépidoptères Hépiatides dont les uns (*Hepialus sylvinus* L.) à tropisme mixte, double (mélano-érythro-), et les autres (*H. lupulinus* L. et *hecta* L.) à mélanotropisme simple. Le blanc argenté des bandes sur l'aile antérieure chez ces espèces soit fait défaut dans le sexe femelle, étant remplacé par le gris, soit y est moins développé. Or, rien que d'après l'aspect de ce blanc, l'on s'attend à y trouver comme base un pigment blanc, plutôt qu'une démélanisation qui, elle, ne saurait jamais produire un tel effet chromatique. Surtout, lorsque l'on ait jeté les yeux sur le mâle de l'*Hepialus humuli* L. qui, à l'encontre de sa femelle, est d'un blanc-argenté sur ses deux ailes, globalement.

Force nous est donc d'exclure les cas pareils du cadre du phénomène qui nous importe à cette heure-ci. Nous y reviendrons prochainement.

La même chose pour bien des Nomades, parmi les Hyménoptères Apides (*Nomada bifida* Thoms., *jacobeae* Panz., *lineola* Panz. et d'autres encore) à mélanotropisme mâle sur les antennes, la tête et le thorax, et le pseudocontraste de démélanisation, sur le clypéus, les mandibules et les tergites abdominaux. Le même pseudocontraste de démélanisation, et pareillement localisé, chez une foule de Hyménoptères Euménides du genre *Odynerus*, que nous allons traiter explicitement dans un des chapitres qui suivront.

Revenons, pour quelques instants encore, aux cas de dépigmentation de contraste réelle. C'est que plusieurs questions s'y présentent qui méritent d'attirer l'attention des chercheurs. Et d'abord, la question d'extension du phénomène à de types tropiques d'hétérochromie sexuelle autres que ceux qui se trouvent représentés sur notre petit tableau V. Nul doute, théoriquement, quant au type tritrope (mélano-érythro-janthino-), puisque la mélanisation des teintes mâles en fait partie intégrale. En réalité, nous n'en avons pas rencontré chez nos Hexapodes d'Europe, mais les faunes exotiques n'en manquent pas, du moins celles de Lépidoptères. Voici quelques exemples pris çà et là parmi les Papilionides :

Papilio autumnus St gr. d'Amérique (Seitz, Bd. 5. Taf. 3):

	Coloration globale	Aile I ^e , taches	Aile II ^e , taches	Aile II ^e , bord interne
♀—	brun	jaune-clair	jaune-rouge	brun
♂—	brun-noir	vert	rouge-écarlate	bande blanchâtre

Même chose chez les *P. erythrus* R. et J., *phalias* R. et J. etc. de la même faune Américaine (ibid. Taf. 3 et 4). Pour celle de l'Indo-Australie, le *Papilio chimaera* Rothsch. (Seitz, Bd. 9. Taf. 4 b) dont voici les caractéristiques d'hétérochromie sexuelle :

	Coloration globale	Aile I ^e , taches	Aile II ^e , plage	Aile II ^e , frange	Abdomen, tergites
♀—	brun-noir	gris	gris-jaunâtre	gris-noir	brun-noir, à stries jaunes
♂—	noir	vert	vert et j. d'or	saumon	jaune, bordé de noir

à moins, toutefois, que cette dépigmentation ne soit qu'apparente, c'est à-dire, relevant d'effets purement structuraux (physiques), ce que, d'après les figures seules, nous ne sommes pas à même de trancher. A d'autres, de le vérifier.

Pour ce qui est du cas des divergences sexuelles mélanojanthinotropes, nul doute encore, théoriquement, que le phénomène de dépigmentation de compensation ne s'y trouve.

En pratique, c'est plus difficile. Parmi les Insectes d'Europe nous ne pouvons indiquer nul cas certain. Cependant, ceux-ci semblent bien se présenter chez des Papilionides exotiques. Tels, les *Papilio poseidon* Dbl., et *urvilleana* Guér., de la faune Indo-Australe (Seitz, Bd. 9, Taf. 2), à la même réserve près que nous venons de formuler pour le *P. chimacra*, et concernant le même territoire du corps.

Et maintenant, un problème de surgir, et des plus intéressants, tant du point de vue de la phénogénèse que de celui de la bio-dynamique. A savoir: une décoloration de compensation, peut-elle envelopper les couleurs structurales? Peut-on en rencontrer des cas chez des espèces à hétérochromie sexuelle purement jauninotrope? Hélas! durant nos recherches des dernières années nous n'y avons pas encore pensé. Faisons remarquer toutefois, qu'une constatation du phénomène de décoloration structurale, s'il y en a, ne serait aisée que là où les couleurs physiques ne sont pas accompagnées d'écran pigmenté. Dans le cas contraire, il serait extrêmement difficile d'en différencier ce qui y aurait été dû réellement à l'effet de décoloration structurale de ce qui révélerait d'une dépigmentation possible de l'écran.

5. Amplitude des divergences chromatiques sexuelles; ses modalités et variations; ses rapports avec le degré de sexualisation chromatique.

De trois questions qui se présentent de ce chef et qui, d'un premier abord, peuvent ne paraître qu'une seule et même, mais qui sont, pourtant, bien distinctes l'une de l'autre, à savoir: l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles, le degré de sexualisation des couleurs d'un organisme mâle, ou d'un territoire de celui-ci, et le potentiel de sexualisation de cet organisme, nous ne nous occuperons explicitement que de la première, la seule qui nous soit accessible directement, sans avoir recours à des procédés d'expérimentation. Quant aux deux autres, nous ne ferons que d'en délimiter d'avec celle-là.

L'amplitude d'une divergence chromatique sexuelle, c'est la distance qui sépare la coloration mâle d'un territoire de celle de la femelle, distance évaluée tant au sens d'intensité (satu-

ration, densité) qu'à celui d'intervalle chromatique sur l'échelle spectrale.

Ici encore, il est à distinguer entre une amplitude immédiatement donnée, purement phéno-logique et apparente, qui, souvent, ne soit que dérivée et composite, donc toute secondaire, et une amplitude réelle et primaire, parce que relevant droit des propriétés tissulaires intimes de chacune des catégories fondamentales de la coloration des Hexapodes, soit donc des pigments mélaniques seuls, soit des ceux lipoides (ou bien, parfois, des ptérines) seuls, soit enfin des „structures“, mais toujours d'une variable matérielle déterminée.

Pratiquement, l'on n'a affaire à l'amplitude réelle que dans le cas d'un type d'hétérochromie sexuelle parfaitement monotrope, ou, mieux, que sur des territoires à coloration simple. Cependant, même dans ce cas, l'amplitude se montre extrêmement variable, non pas seulement d'une espèce à une autre (sans parler déjà des groupements taxonomiques plus élevés), mais bien aussi sur un même organisme, d'un territoire à un autre. C'est bien manifeste, p. ex. chez des Hyménoptères Chry-sides qui, l'on se rappelle bien, ne présentent que du janthinotropisme de la coloration mâle.

L'on n'a qu'à jeter les yeux sur nos Tableaux Synoptiques hors texte, pour prendre aussitôt conviction que la variation réelle de l'amplitude apparente des divergences chromatiques sexuelles à travers les Ordres d'Hexapodes ne se laisserait pas épuiser. Aussi donc, nous n'avons qu'à citer quelques exemples de ses extrêmes, pris çà et là parmi les espèces disparates montrant tantôt un tantôt un autre des types tropiques des divergences, et que nous avons réunis sur des petits tableaux ci-joints (No VI et VII).

Sur les deux tableaux suivants (No VIII et IX) nous donnons quelques exemples d'une autre modalité de variation, et notamment, sur le tableau VIII, ceux d'amplitude uniforme (ou presque) sur tous les territoires affectés ¹⁾ d'hété-

¹⁾ Nous ne tenons compte que de ceux-ci, car, si l'on avait à parler de tous les territoires de l'organisme, inclusive ceux qui présentent une amplitude nulle, étant homochromes dans les deux sexes, l'on aurait jamais plus affaire à des cas d'amplitude uniforme s. str., ou tout exceptionnellement.

Tableau VI. Exemples d'amplitude maxima des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropique de la divergence	Territoire de l'organisme	Point de départ (niveau ♀)	Point d'arrivée (niveau ♂)
<i>Sympetrum depressiusculum</i> . . .	Libellulidae	Odonata	Erythro-	Abdomen	jaunâtre	rouge
<i>Hedychrum nobile</i>	Chrysidae	Hymenoptera	Janthino-	Thorax	rouge d'or	bleu
<i>Euchroens doursi</i>	"	"	"	Corps, global.	jaune d'or	noir-violacé
<i>Lycena argus</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	"	Ailes I et II, global.	brun	bleu
<i>Crambus orientellus</i>	Pyralidae	"	Mélano-	Aile 1 ^e , tache	blanc	noir
<i>Monomorium pharaonis</i>	Formicidae	Hymenoptera	"	Global.	jaune-brunâtre	noir

Tableau VII. Exemples d'amplitude minima des divergences chromatiques sexuelles.

<i>Acidalia immutata</i>	Geometridae	Lepidoptera	Erythro-	Ailes Ie et IIe	blanc	blanc-jaunâtre
<i>Satyrus briseis</i>	Nymphalidae	"	"	Ailes I et II, face inférieure	jaune-clair	jaune
<i>Oncotylus pyrethri</i>	Myriidae	Hemiptera	Janthino-	Global.	jaune sale	jaune-vert-âtre (à peine)
<i>Trinicephalus discrepans</i>	"	"	Janthino-Mélano-	Corps	jaune d'ocre	jaune-vertâtre
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	Formicidae	Hymenoptera	Mélano-	Global.	brun-rougeâtre	un peu plus foncé

Tableau VIII. Exemples d'amplitude uniforme (globale) des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropi- que de la divergence	Point de départ (niveau ♀)	Point d'arrivée (niveau ♂)
<i>Agriou puelle</i>	Agriionidae	Odonata	Janthino-	vert	bleu
<i>Lycæna argyllus</i>	Lycæenidae	Lépidoptera	"	brun-clair —	bleu-violacé
<i>Couplerger rhanni</i>	Pieridae	"	Erythro-	blanc-verdâtre —	jaune-citron
<i>Argynnis niobe</i>	Nymphalidae	"	"	jaune d'ocre —	jaune-rouge
<i>Angerona pyraura</i>	Geometridae	"	"	jaune	— orangé
<i>Myrmosa melanocephala</i>	Myrmosidae	Hymenoptera Vesperiormia	Mélano-	rouge-ferrugineux —	noir
<i>Lasius umbratus</i>	Formicidae	Hymenoptera	"	jaune-brunâtre —	brun-foncé

Tableau IX. Exemples d'amplitudes différentielles (locales) des divergences chromatiques sexuelles.

Espèce	Famille	Ordre	Type tropique	Sexe	Amplitudes territoriales (locales)												
					Globale jaune d'or vert, du bleu	Vertex pourpre	Métanot. vert	Thorax,tache pourpre	Abd., parties pourpre	Petiolus j.-brunâtre rouge-brun ?	Abdomen jaune	Pro- mesonot. j.-rougeâtre	Al. I, face inférieure roussâtre rouille	Al. II, face externe brun noir	Al. II, bord externe brun noir	Al. II, bande roussâtre rouge	Abd apex roussâtre
<i>Euchroeus purpuratus</i>	Chrysidæ	Hymenopt.	Mélano- Jaunino-	♀													
<i>Oedipoda varivittis</i>	Aceritidæ	Orthopt.	Mélano-	♀	Abdom., glob. jaune noir	Tergites, bandes brunâtre	Aile 1e gris-brun										
<i>Leptothorax clypeatus</i>	Formicidæ	Hymenopt.	Mélano-	♂+	Tête j.-rougeâtre brun-noir	Vertex brun	Pro- mesonot. j.-rougeâtre	Métanot. brunâtre	Abdomen jaune	Petiolus j.-brunâtre rouge-brun ?							
<i>Evebia gla- ciatis</i>	Nymphaliidæ	Lepidopt.	Mélano-	♀	Ailes, glob. brun-noir brun-noir	Al. I, bandes br.-roussâtre	Al. I, face inférieure roussâtre rouille	Al. II, bande noir-grisâtre noir	Al. II, face externe brun noir	Al. II, bande roussâtre rouge							
<i>Melitthaea didyma</i>	Nymphaliidæ	Lepidopt.	Erythro- Mélano-	♀+	Antennes j.-brunâtre brun-noir	Corps, glob. brun	Alie I, glob. gris-brunâtre rouge	Al. II, bord externe brun noir	Al. II, bord externe brun noir	Al. II, bande roussâtre rouge							
<i>Conostethus rosceus</i>	Myrtidæ	Hymenopt.	Jaunino- Mélano-	♂+	Antennes testacé brun	Pronotum test. P. glo brun-noir	Tubercules noir	Scutellum roussâtre noirâtre	Scut., ligne plus pâle blanc-estaf.	Abd., glob. j.-verdâtre noirâtre							

NB. 1) Un tiret signifie ici, comme dans tous nos tableaux, ce que la couleur demeure identique à celle de la rubrique verticale précédente. 2) L'amplitude de la divergence du pétiole a changé du point d'arrivée.

rubrique verticale précédente. 2) L'amplitude de la divergence du pétiole a changé du point d'arrivée.

rochromie sexuelle, tandis que sur celui No IX l'on trouve ceux d'amplitudes différenciées, variant d'un territoire à un autre. Ces dernières peuvent se distinguer, l'une de l'autre, soit par le fait de variation de leur point de départ, seul, chez la femelle (trois premières espèces du tableau IX), soit par le fait de variation simultanée du point de départ et de celui d'arrivée (♂), comme c'est le cas des trois dernières espèces du tableau. Cette variation territoriale de l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles peut, chez une espèce donnée, être fort touffue, comme l'on en voit chez le *Conostethus roseus* du tableau. L'on en trouverait bien d'autres, si l'on veut s'adresser à nos Tableaux Synoptiques hors texte.

Oltre ces modalités de l'amplitude d'hétérochromie sexuelle, l'on a affaire encore à deux autres, celle d'une variabilité individuelle génétique, *intra speciem*, et celle d'une variation individuelle *intra vitam*, avec de l'âge.

La première se rencontre dans tous les Ordres d'Insectes et dans bien des Familles d'un Ordre. Cette variabilité d'amplitude spécifique de la divergence chromatique sexuelle peut avoir pour base soit une variabilité de coloration au point d'arrivée de l'amplitude, du côté mâle (cas qui semble être de beaucoup le plus fréquent), soit celle au point de départ, chez la femelle, soit enfin celle des deux côtés, simultanément (cas de beaucoup le plus rare, à ce qu'il paraît).

Comme produit d'une variabilité des couleurs mâles, nous avons noté des variations d'amplitude de la divergence janthinotrope chez bien des Hyménoptères Chrysidés (*Holopyga fervida*, *Hedychrum chalybaeum*, *Euchroeus doursi*, *consularis et limbatus*, *Spintharina vagans*, *Tetrachrysis fulgida*-tons d'après Trautmann, et chez quelques Chalcidoïdes (*Monodontomerus obscurus*, *Diomorus calcaratus*). Puis, celles de la divergence mélanotrope chez quelques Lépidoptères des familles disparates (un Nymphalide, *Limenitis populi*, un Notodontide, *Drymonia chaonia*, deux Lymantriides: *Euproctis chrysoorrhoea* et *Portesia similis*), chez un Diptère Asilide (*Saropogon comosus*), chez des Orthoptères Blattides (*Ectobia ericetorum*) et Acridiides (*Oedipoda variabilis*), chez un Coléoptère Lymexylide (*Hylecoetus dermestoides*), enfin. Quant à la divergence érythrotroupe, nous n'avons pu noter de varia-

tion d'amplitude, au point d'arrivée, que chez un Orthoptère Acridien, le *Stenobothrus rufipes*.

Comme produit d'une variabilité des couleurs femelles, nous n'avons à citer les variations d'amplitude de la divergence érythrotrape que chez deux Odonates Agrionides (*Pyrrhosoma tenellum* et *minium*) et chez un Diptère Asilide, la *Dioctria flavipes*. Pour celles de la divergence janthinotrope, plus qu'un seul cas, celui de l'Hyménoptère Chalcidien, *Diomorus collaris*. Pour celles de la divergence mélanotrope, plusieurs Vespiformes disparates (*Pompilus republicanus*, *Mutilla rufipes*, *Myzine tripunctata*, un Scoliide, celui-ci), un Diptère Asilide (*Dioctria atricapilla*), un Orthoptère Locustide (*Barbitistes cinereus*), et c'est tout.

Comme produit d'une variabilité chromatique des deux côtés, à la fois, ♀ et ♂, les variations d'amplitude de la divergence sexuelle ont été notées de nous dans trois cas de janthinotropisme, à savoir: chez la *Tetrachrysis maculipennis* (Hymén.), l'*Ormyrus punctiger* (Hymén. Chalcid.) et l'*Ino globulariae* (Lépid. Zygaenide), dans un cas de mélanotropisme, chez le Blattide *Ectobia livida*, et dans un cas de tropisme mixte, mélano-janthino-, celui de l'Hémiptère Myride, *Conostethus roseus*¹⁾.

Cette énumération ne veut pas dire du tout, qu'en dehors des cas précités l'on ne puisse trouver d'autres, et dans les mêmes familles d'Hexapodes. Le contraire est bien plus probable. Tout dépend ici des sources d'information. Nous n'avons noté que ce qui attira notre attention, dans les sources de documentation à nous accessibles et que l'on trouvera citées à la fin de la présente étude.

Pour le détail de ces variations génétiques intra speciem, l'on voudra se reporter à nos Tableaux Synoptiques, où l'on trouvera toutes les espèces énumérées, chacune selon la famille et l'ordre dont elle fait partie. Ici, nous n'avons que faire re-

¹⁾ Ce cas nous fait remarquer, que dans l'énumération qui précède nous avons oublié plusieurs exemples des divergences mixtes, mélano-janthinotropes, parmi les Hémiptères Myrides, tantôt se rattachant à des variations d'amplitude au point de départ de celle-ci (*Pronototropis punctipennis*, *Tinicephatus discrepans*), tantôt à celles au point d'arrivée (*Macrotylus paykulli*).

lever ce que ces variations ont pour effet tantôt une exagération de l'amplitude de la divergence chromatique sexuelle, soit globalement soit sur un des territoires sexualisés, souvent jusqu'à son maximum possible, tantôt, au contraire, un abaissement de celle-là, parfois, jusqu'à l'annulation (c'est-à-dire, jusqu'à perte de toute divergence sexuelle, chez l'individu donné, ou sur un territoire déterminé de celui-ci). Cependant l'on s'abstiendra d'en tirer cette conclusion que l'on ait ici un moyen pour apprécier le degré de sexualisation d'un organisme hexapode. Car l'affaire n'est pas si simple du tout, comme elle pourrait le paraître *prima vista*, et voici pourquoi.

Premièrement, s'agit-il d'une sexualisation chromatique du côté mâle, ou bien de celle du côté femelle? ou, peut-être, des deux côtés, à la fois? Il faudrait le savoir net, puisque il importe de décider, d'où l'évaluation du degré de sexualisation devrait-elle partir¹⁾. Ceci revient à la nécessité de préciser le sens strict de la direction des processus phénogénétiques qui, lors de l'évolution postembryonnaire resp. métamorphotique, servent de base à des divergences chromatiques sexuelles, à savoir: montent-ils, chez les Hexapodes, du niveau femelle à celui du mâle, ce qui équivaldrait à une masculinisation des teintes spécifiques? ou bien régressent-ils du niveau mâle à celui de la femelle, ce qui répondrait à une féminisation des teintes spécifiques?

Le fait de l'autonomie foncière de la métamorphose des Hexapodes, qui semble être acquis définitivement après les recherches expérimentales de Oudemans, 1894, de Kellog, 1904, de Meisenheimer, 1910, de Stefan Kopeć 1911—1927, et d'autres encore, ne nous permet que présumer de la nature primaire et prégonadale²⁾ de leur hétérochromie sexuelle, sans pouvoir en tirer une conclusion sur

¹⁾ Ce qui pour l'évaluation de l'amplitude des divergences importe peu.

²⁾ Ou apogonadale, sinon franchement apohormonale, si l'on voudrait tenir compte des certaines possibilités d'influences hormonales autres que celles qui émanent des glandes sexuelles, possibilités suggérées par Spett, 1930, Goldsmith, 1931, et Iwanoff et Mestscherskaïa, 1935 (cf. ces derniers auteurs), sans qu'ils aient pu appuyer leurs suggestions sur des faits concrets. (Ceux-ci viennent d'être fournis, enfin, par Wigglesworth, 1934, et Fraenkel, 1935. Annot. ult., 1937).

le sens de la direction réelle de celle-ci. Cependant, dans les faits histo-embryologiques fournis par bien d'auteurs, surtout par Marie v. Linden et Reichelt, en partie par Hasebroeck (cf. aussi Spuler et M. Hering), sur les stades que traversent les couleurs des différentes catégories phénogénétiques lors de l'évolution normale des Hexapodes, comparés à ceux de Federly et Cosmisky (cf. Reichelt) lors des stades de désintégration expérimentale des mêmes couleurs, l'on semble trouver une base suffisante pour inférer au niveau inférieur (de départ) du côté mâle, ainsi que nous l'avons mis sur nos tableaux. Ceci admis, la question du degré de sexualisation chromatique demeure quand même fort complexe, à savoir :

Deuxièmement, l'évaluation de ce degré ne saurait être faite qu'en comparant les amplitudes de divergence réelles, et dans les limites d'une couleur phénogénétiquement simple, ce qui en dehors du type mélanotrope pur constituerait un cas plutôt rare. Car, comment comparer entre elles, les amplitudes d'une divergence janthinotrope et de celle érythro-trope? ou de celle mélanotrope?

Troisièmement, une comparaison d'amplitudes n'aurait de valeur que si le niveau de la coloration au point de départ demeure constant. Et ceci non seulement pour le cas d'évaluation du degré de sexualisation chromatique des différents individus d'une espèce, mais aussi pour celle du degré de sexualisation des divers territoires d'un organisme.

Quatrièmement, ces deux conditions supposées remplies, il faudrait y ajouter cette troisième, à savoir: le potentiel de sexualisation d'un organisme mâle devrait être supposé constant. Autrement, l'on ne saurait dire ce qu'on apprécie au juste: est-ce le degré de sensibilité des parties colorées intéressées? ou bien le pouvoir sexualisant de l'organisme (son potentiel de sexualisation, lui même)?

En définitive, il s'en suivrait que ce qu'on serait à même d'apprécier par voie de simple comparaison d'amplitudes des divergences, c'est uniquement le degré de sensibilité des divers territoires colorés d'un organisme mâle vis-à-vis l'action sexualisante, le potentiel de celle-ci demeurant pratiquement constant, dans l'enceinte de l'organisme, durant les processus phénogénétiques de la chromatopoïèse définitive préimaginale; et ceci

encore, dans les cas d'espèces à type d'hétérochromie monotrope, seuls.

Cette digression ainsi terminée, reprenons notre énumération des modalités de l'amplitude des divergences, et notamment celles qui se présentent, chez certaines espèces, au cours de la vie individuelle, avec de l'âge des imagos. Il ne s'agit, pour le moment, que des Odonates. Mais, il serait de toute importance d'en chercher ailleurs des faits analogues, vu l'intérêt de tout premier ordre que la question présente, non seulement du point de vue de la fonction chromatobolique, mais aussi et surtout de celui de la fonction sexuelle, chez les Insectes.

Parmi une vingtaine d'espèces européennes d'Odonates dont nous avons pu étudier les manifestations hélikiotiques¹⁾ de l'hétérochromie sexuelle, les trois quarts font partie du type janthinotrope de celle-ci. Le bleu qui y apparaît chez des mâles âgés comme produit d'une sécrétion des glandes spéciales, est de nature purement physique et rentre dans la catégorie d'effets du milieu trouble. Ces mâles deviennent alors comme „saupoudrés“ de bleu soit sur l'abdomen seul (la majeure partie d'espèces) soit sur le thorax seul (et notamment, dans l'espace interalalaire, cas de *Ischnura pumilio* et de la *Nehalennia speciosa*) soit, enfin, sur ces deux parties du corps, simultanément (cas de l'*Orthetrum cancellatum*, de l'*Erythromma najas*, du *Lestes virens*).

Il est un cas, cependant, où la variation hélikiotique de l'amplitude de l'hétérochromie janthinotrope n'est pas due à l'effet d'un induit protéique superficiel, mais bien à celui d'une évolution tardive des structures cuticulaires. Nous parlons de la *Calopteryx virgo* L. qui, à côté de bien des manifestations constantes des divergences mélaño-janthinotropes sur le corps et sur les ailes, acquiert, chez ses mâles âgés, encore celle en question, sur la partie médiane des ailes (Tümpel, p. 51).

Cependant, il n'y a pas que l'hétérochromie janthinotrope qui soit passible, chez les Odonates, des variations hélikiotiques. L'on en trouve aussi dans le type érythrotrope, et chez quelques cinq espèces, pour le moins, toutes des Libel-

¹⁾ Hélikia — âge, ou classe d'âge.

lulides, dont quatre font partie du sous-genre *Sympethrum*, et la cinquième est la *Leucorrhinia rubicunda* (L.). Chez celle-ci, c'est le ptérostigme seul qui varie avec l'âge des mâles, tandis que chez celles-là ce soient les parties axiales tantôt l'abdomen (trois espèces) tantôt le thorax, et notamment les bandes latérales.

Pour le détail des variations hélikiotiques de l'amplitude des divergences chromatiques sexuelles, comme pour celui de toutes les autres variations, l'on voudra bien s'adresser à nos Tableaux Synoptiques. Ici, nous n'avons que signaler encore un cas de variation hélikiotique tout spécial et, pour le moment, absolument isolé parmi les Insectes, et même dans la série animale toute entière. C'est le cas de l'*Aeschna cyanea* Müll. (un Odonate encore!), dont la femelle n'acquiert sa coloration sexuelle qu'avec de l'âge, en régressant ainsi sur le tard, de la sorte que dans sa jeunesse imaginaire elle porte des taches bleues sur son abdomen, tout comme le mâle, pour les changer dans son âge mur en vertes. Il serait de toute nécessité de chercher après d'autres cas analogues, parmi les Hexapodes, vu que ceci serait à même de nous faire changer d'opinion sur le point de départ quasi-obligatoire du côté femelle, de l'hétérochromie sexuelle dans cette classe d'animaux. Et ceci d'autant plus, que le cas de l'*Aeschna cyanea* paraît aller à l'encontre de ce qui s'observe chez les femelles des Vertébrés supérieurs, Oiseaux ou Mammifères, qui, en vieillissant, c'est-à-dire, en se soustrayant à l'action freinatrice des gonades, perdent leur livrée hétérochrome pour récupérer celle de l'espèce qui, dans ce cas, est aussi celle du mâle¹⁾.

D'un autre côté, il serait de toute nécessité de procéder au plus vite à une analyse histologique et histochimique de ce qui se passe dans les gonades, non pas seulement chez l'*Aeschna cyanea* ♀, mais également chez les mâles d'Odonates à hétérochromie hélikiotique. Chez ceux-ci comme chez celle-là, il serait infiniment désirable de reprendre les expériences de Oudemans-Kellog-Kopeč sous une forme

¹⁾ D'après les travaux et les conceptions de Pézard et son école, et de Zawadowsky. (Cependant, il serait du plus haut intérêt de savoir quelles sont les manifestations hélikiotiques chez des oiseaux à hétérochromie sexuelle franchement apogonodale, comme c'est le cas des *Pyromelana*, *Quelca* et *Passerina cyanea*, d'après Witschi, 1935-1936).

appropriée à notre problème chromatologique, en essayant de les mener à bien sur des imagos jeunes, un peu à l'instar de ce qu'ont fait, sur des Oiseaux-Gallinacés, Pézard, Sand, Caridroit et d'autres.

6. Cas d'une hétérochromie sexuelle bipartie.

Afin d'avoir un tableau de l'exercice des lois de l'hétérochromie sexuelle aussi complet que possible, l'on ne pourra passer sous silence les cas exceptionnels, il est vrai, cependant se rencontrant çà et là à l'état de nature, des individus qui présentent une divergence de coloration sur les deux côtés de leur organisme, à droite et à gauche, symétriquement par rapport au plan sagittal (rosto-caudal). Ces cas de dissymétrie chromatique latérale, on le conçoit bien, ne peuvent être rien d'autre que ceux de gynandromorphisme latéral (ou biparti).

Délibérément, nous omettons les cas de gynandromorphisme transversal (antéro-postérieur), ainsi que ceux de g. frontal (dorso-ventral) et de g. mixte (en mosaïque) dont on a décrit pas mal d'exemples dans de divers Ordres d'Hexapodes, non qu'il n'y ait là des divergences de coloration sexuelles, mais parceque les territoires hétérochromes mâles et femelles n'y soient plus comparables, les uns aux autres, n'étant plus homonymes, condition — en vertu de la quatrième loi de sexualisation chromatique — sine qua non.

Parmi une douzaine de cas des divergences chromatiques biparties sur lesquels nous avons pu nous renseigner d'une manière satisfaisante, il n'y a que deux qui semblent se dérober à l'emprise de nos lois de sexualisation chromatique, à savoir: celui de l'apide *Xylocopa brasiliatorum* L. et celui du pompilide *Pterochilus chevrieranus* Sauss., tous deux décrits tout récemment par Benoist et Berland, 1935. Cependant, ces deux cas touchant justement à des rapports que nous nous sommes réservés au chapitre des „restrictions“, on nous permettra de ne pas y insister pour le moment.

Les cas de gynandromorphisme latéral qui suivent fidèlement les lois de l'hétérochromie sexuelle, se rapportent à plusieurs Lépidoptères disparates, à plusieurs Hyménoptères Aculéates soit Vespiiformes soit Myrmécoformes, et à deux Diptères

Brachycères. Tous, sauf un seul (celui de l'*Euchloë cardamines*) présentent une divergence mélanotrope et des plus nettes. L'*Euchloë* présente celle érythrotrape, comme il seyait. Voici leur énumération, accompagnée des noms d'auteurs qui en ont décrit et figuré le gynandromorphisme et l'hétérochromie¹⁾.

Lépidoptères: *Euchloë cardamines* (d'après Wing):

Aile Ie, angle antérieur
moitié droite ♀ — —
" gauche ♂ — jaune-rouge

Leucophasia sinapis (d'après Wiskott):

Aile Ie,
moitié droite ♀ — —
" gauche ♂ — tache noire

Colias edusa (d'après Wachtl):

Ailes Ie et IIe, bord externe
moitié gauche ♀ — brun à fenêtres claires
" droite ♂ — brun-noir uni

Lymantria dispar (d'après Schäffer, et Tiffenbach):

col. globale
moitié gauche ♀ — clair
" droite ♂ — foncé

Hyménoptères: *Mutilla obscura* (d'après Mäklin):

Thorax
moitié droite ♀ — jaune-rouge
" gauche (ailée) ♂ — noir

Pseudomethoca canadensis (d'après Wheeler):

col. globale
moitié gauche ♀ — rouge
" droite (ailée) ♂ — noir

Formica sanguinea (d'après Tischbein u. Klug):

col. globale
moitié gauche ♂ — plus clair
" droite (ailée) ♂ — noir

¹⁾ La plupart de ces cas se trouve reproduite dans le traité de Meisenheimer (1930, t. II pp. 202—210, fig. 89—93, et 97). Pour la bibliographie, ibid. pp. 552—553.

Polyergus rufescens (d'après Forel):

col. globale
moitié gauche ♀ — jaune-rouge
" droite ♂ — brun

Diptères: *Hydrotaea meteorica* (d'après P. Stein):

col. globale
moitié gauche ♀ — gris
" droite ♂ — noir

*Drosophila melanogaster*¹⁾ (d'après Morgan a. Bridges):

Abdomen, derniers segments
moitié droite ♀ — clair, bandes noires
" gauche ♂ — noir uni

Nous n'en donnons, bien entendu, qu'une description toute sommaire, rien que pour faire voir ce qui touche directement à notre problème. Or, de ce biais, tous ces cas sont, l'on nous concédera, des plus instructifs. On ne pourrait souhaiter une confirmation de la valeur de nos lois de sexualisation chromatique, plus éclatante. Et l'appartenance des moitiés du corps respectives, à l'un ou à l'autre sexe, n'y est que trop manifeste, de par tous leurs caractères sexuels secondaires développés à souhait.

7. En marge des lois de l'hétérochromie sexuelle.

Restrictions et exceptions.

Déjà, à plusieurs reprises, l'on a vu mentionnée l'existence des faits qui demandent à être traités à part, n'entrant pas dans le cadre d'exercice de nos quatre lois de l'hétérochromie sexuelle. C'est que, dès l'introduction même de notre étude, nous n'avons pas voulu faire semblant de ne nous apercevoir pas de ce qui aurait pu être désavantageux à notre conception. Bien le contraire! c'est à ces faits qui demeuraient à l'écart des trois tropismes de la coloration mâle préconisés par nos lois (le plus souvent du mélanotropisme quasi-obligatoire), que s'était portée toute notre attention de scrutateur depuis voici trois ans bien sonnés, non pas certes dans l'espoir de les y faire rentrer quand même par quelque tour de force, mais bien dans celui d'y trouver moyen de pénétrer un peu plus dans le fond biodynamique du problème, voire d'en dégager une loi

¹⁾ Dans ce cas de *Drosophile*, le gynandromorphisme et l'hétérochromie latéraux ne sont que partiels.

bien plus générale qui aurait englobé toutes les lois particulières jusque-là énoncées avec, en plus, ce qui ne pouvait pas être compris dans celles-ci.

Dans quelle mesure notre espoir se trouva-t-il par suite réalisé, dans quelle — par contre — déçu, on va le voir à l'instant même.

Tout d'abord, il y a lieu à distinguer entre deux catégories des faits en question, à savoir: ceux qui ont rapport à tel groupe d'organismes (soit à une, ou plusieurs espèces d'un genre soit à un, ou plusieurs genres d'une famille) sur lequel nos lois semblent n'avoir point de prise, et ceux autres qui ne regardent que certaines parties de l'organisme pouvant se soustraire à l'emprise des lois précitées. Ceux-ci sont classés comme des restrictions, tandis que ceux-là comme des exceptions à l'exercice des lois de l'hétérochromie sexuelle.

Cependant, ces deux catégories de faits ne sont pas toujours délimitées l'une de l'autre par une barrière infranchissable. Il y en a qui coudoient visiblement et s'entreprennent même.

a) Commençons par les restrictions.

1. Les restrictions que nous avons pu relever ont trait soit à la vestiture du corps d'Hexapodes (poils, soies, pilosité) soit à des appendices (le plus souvent ailes et extrémités, mais aussi mandibules et parfois, antennes).

Faisons remarquer tout de suite, car c'est là un fait d'une importance capitale, qu'aucune de ces restrictions n'est obligatoire pour les Hexapodes en ce sens que la partie de l'organisme qu'elle vise aurait toujours été exempte d'une sexualisation des couleurs, mais bien seulement facultative, c'est-à-dire que l'organe considéré ne suit pas toujours la loi. Même, dans le cas où la restriction semble avoir pris le plus d'extension, à savoir, celui de la vestiture du corps, elle ne regarde que quelques groupes d'Hexapodes assez restreints¹⁾,

¹⁾ Il est remarquable, p. ex. que chez les Tenthredinoïdes, Hyménoptères qui constituent la plus importante exception à nos lois, dans des rares cas où la vestiture manifeste de l'hétérochromie sexuelle, celle-ci suit toujours strictement la loi, et notamment celle du mélanotropisme mâle (voir dans la suite).

et encore elle n'y embrasse jamais la totalité d'espèces à divergences de coloration sexuelles manifestes. Les exemples qui suivent, le feront voir clairement.

Chez les Hyménoptères Apides, c'est la vestiture générale du corps qui, manifestement, se dérobe à l'action de nos lois. Non pas qu'il n'y ait d'espèces qui semblent bien les suivre, telles l'*Osmia insularis* Schmied., *adunca* Panz., ou la *Megachile podolica* Nosk., mais, à côté de celles-ci, nombre d'autres espèces s'en écartent franchement, comme le montre bien ce peu d'exemples qui suivent et que nous devons à l'obligeance habituelle de M. le dr Jan Noskiewicz, de Lwów:

Osmia bicolor Schrank.

	Tête, Thorax	Abdomen
♀	noir	rouge
♂	gris-jaune	gris, et gris-rouge (moitié distale)

Osmia aurulenta Panz.

	Tête, Thorax	Abdomen
♀	rougeâtre	rouge-jaune
♂	gris-jaune	gris, et rouge-jaune (moitié distale)

Osmia pilicornis Sm., et *uncinata* Gerst.

♀	jaunâtre (base), et noir
♂	jaunâtre

Megachile muraria Retz.

	Coloration globale
♀	noir
♂	rougeâtre (d'en haut), et blanc (d'en bas)

Megachile syraensis Rad.

	Abdomen, base
♀	brun-jaunâtre
♂	gris

Megachile sicula Rossi

	Abdomen, base
♀	noir
♂	jaune-rouge

Nous y pourrions ajouter, de notre part, quelques *Andrènes* que nous avons analysées dans une collection d'orientation venant de chez le prof. Otto Schmiedeknecht et dont voici un exemple de la vestiture (de la vestiture toute seule, comme dans toute cette liste):

Andrena clarkella K.

	Thorax	Abdomen
♀	rougeâtre	noir
♂	jaunâtre	gris-noir

Le gynandromorphe biparti latéral de la *Xylocopa brasilianorum* L. de Benoist et Berland (1935) que l'on a vu cité à la fin du chapitre „de l'amplitude des divergences“, présente bien cette coloration intervertie des deux sexes, le côté gauche, à vestiture jaune, étant manifestement mâle, le côté droit, à vestiture noire, étant bien femelle.

Les mêmes rapports embrouillés, à tropismes de coloration de la vestiture indécis, se rencontrent chez des Diptères, bien que les cas des divergences sexuelles interverties n'y soient que relativement rares. L'on en trouvera cités sur notre Tableau Synoptique respectif, parmi les Asilides, tels les *Holopogon venustus* Meig. et *H. nigripennis* Meig., celui-ci pour la barbe qui est noire chez la femelle et jaune d'or chez le mâle, celui-là pour la moustache aux mêmes rapports coloristiques¹⁾. Cependant, ce jaune d'or mâle est de nature à nous suggérer ce que, peut-être, l'on a affaire ici, non pas à un mélanotropisme interverti (donc femelle), mais plutôt à un erythrotropisme normal (♂) rehaussé d'une structure à effet métallique.

Les touffes caudales de quelques *Sesiidae* (Lépid.) qui, pendant un long temps, nous semblaient rentrer dans la catégorie des restrictions en question, comme présentant un erythrotropisme interverti²⁾, peuvent, à y bien réfléchir, être envisagés à titre égal comme offrant un mélanotropisme mâle exigé par la loi³⁾.

¹⁾ L'on y ajoutera un cas d'abdomen à pilosité rousse du côté mâle, et noire du côté femelle, que présente la *Laphria ephippium* Fabric. (Le tout pris dans Séguy).

²⁾ Et notamment, chez la *Sesia cephiiformis* O., la touffe caudale est toute jaune dans le sexe ♀, le ♂ n'ayant de jaune que le bout seul. Pareillement, chez la *S. vespiiformis* L. (= *asiliformis* Roth.). Cf. Lambert, p. 298.

³⁾ Ce qui se trouve corroboré par le cas de la *Sesia typhiaeformis* Bkh., où ce n'est plus la touffe caudale des poils, mais bien la cuticule du IV^e sternite abdominal qui soit rouge chez la ♀ et noire chez le ♂. Ibid.

Les Asilides et les Sesiides ainsi mis de côté, il ne resterait comme restriction certaine, en matière de vestiture, que la famille d'Apides. Le grand obstacle pour trancher définitivement cette question, consiste en ce que l'analyse phénotypique de la vestiture des Hexapodes n'est pas encore faite.

Un autre cas de restriction à faire, c'est la coloration des ailes qui, chez certains Hyménoptères Vespiformes (surtout, Pompilides) et, parfois, dans d'autres Ordres, tels les Diptères Asilides, ne semble pas être suffisamment, sinon du tout, sexualisée. En voici quelques exemples :

Priocnemis vachali Fertou -- ailes ♂ moins foncées.

Anoplius nigerrimus Scop. -- ailes ♂ à taches brunes moins tranchées.

Cryptochilus egregius Lepel. Ailes Apex d'ailes

♀ -- fauve brun

♂ -- jaune fauve

Ce dernier exemple est d'autant plus remarquable que, sur d'autres territoires de l'organisme (les extrémités exceptées), les divergences chromatiques sexuelles suivent strictement la loi¹⁾, et notamment :

Crypt. egregius :

	Thorax	Pro- et Mésonot.	Abd., taches	Extrémités
♀	—	taches claires	rouge, et blanc	noir, et brun
♂	noir	—	rouge	rouge ²⁾

Ceci pour les Pompilides (le tout d'après Berland). Maintenant, voici pour les Diptères Asilides (d'après Séguéy) :

Laphria benardi Villem. -- ailes ♂ plus claires.

Stenopogon junceus Wiedem. -- balanciers (=ailes, II^e) ♂ roux
♀ étant noirs.

Pendant, chez bien d'autres espèces d'Asilides, les ailes ainsi que les balanciers semblent suivre la loi, tout comme c'était le cas de la vestiture du groupe. Pour ne citer que les *Laphria ephippium* Fabric., *Dioctria flavipes* Meig., *D. flavipennis* Meig., *Saropogon luctuosus* Meig., ainsi que nombre des *Stenopogon* etc. (Voir, sur notre Tableau Synoptique des Diptères).

1) Comme c'est, d'ailleurs, le cas assez fréquent, en matière de restrictions.

2) Ceci ferait passage à une quatrième restriction, celle des extrémités, s'il y a lieu.

3. Une troisième restriction a trait à des antennes dont la sexualisation chromatique laisse parfois à désirer, sans toutefois que le cas prenne de l'importance en dehors de la famille des *Eumenidae* (Hymén. Vespif.), seule. Citons, cependant, un Sphégide, le *Sphecius nigricornis* Duf. aux derniers articles du funicule mâle rouges, tandis qu'ils soient noirs, comme tout le reste de l'antenne, chez la femelle.

Il est remarquable, que chez une douzaine d'espèces d'Euménides du genre *Odynerus* (mais qui appartiennent bien à tous les cinq sous-genres que l'on connaît dans la faune européenne, à savoir, un *Symmorphus*, un *Ancistrocerus*, cinq *Lionotus*, deux *Microdynerus* et trois *Hoplopus*), c'est toujours les derniers articles du funicule qui montrent une divergence chromatique sexuelle intervertie, et de la même façon que l'on vient de voir chez le *Sphecius nigricornis*, sauf pour le *Microdynerus exilis* Herr.-Schaeff. dont le mâle y présente une coloration blanc d'ivoire, vis-à-vis celle noire, chez la femelle¹⁾.

Cependant, il n'y a pas que le funicule qui soit aberrant, chez ces espèces, mais bien aussi le clypéus (parfois, avec sa pilosité), les mandibules, le scape, quelques anneaux de l'abdomen, et les extrémités, enfin. D'autre part, ces douze espèces d'Euménides ne sont pas les seules de la famille à présenter de telles divergences chromatiques aberrantes. Elles sont bien une quarantaine presque (quelque 36, sur un total de 38 chez qui une hétérochromie sexuelle se laisse déceler)!

Force nous est donc de regarder la famille toute entière comme se dérochant radicalement à l'action des lois de la sexualisation chromatique, du moins de celles qui nous soient connues, pour le moment. De ce chef, elle sera traitée dans la partie d'exceptions. Faisons, toutefois, remarquer dès maintenant que les aberrations en question (sauf celles du bout de funicule) ont toutes pour objectif ce que les taxonomistes appellent „taches d'ornement claires“ (jaunes, jaunâtres, blanchâtres, ou blanches). Si l'on tenait à les faire rentrer quand même dans la rubrique de restrictions, ceci n'aurait été possible que sous condition d'en faire un cas des taches d'ornement

¹⁾ L'on en trouvera une spécification sur les rubriques du Tableau Synoptique No 8, hors texte.

claires, en traitant celles-ci en quelque sorte comme un élément phénologique sui generis, ayant sa loi de sexualisation à lui, n'importe le territoire du corps où il s'eût été trouvé.

Pour le fond des choses qui, pour nous, n'est autre que la coloristique sexuelle, l'on ne serait peut-être pas bien loin de la vérité, comme l'on va le voir dans quelques instants. Seulement, ceci aurait dérogé à notre définition d'une restriction qui porte non pas sur un élément coloristique de l'organisme, mais bien sur un organe, sur une partie anatomique.

Le même raisonnement serait à appliquer à des cas des divergences sexuelles aberrantes, offertes par les extrémités de quelques Sphégiens du genre *Oxybelus*, et notamment par l'*Ox. bipunctatus* Oliv., *macronatus* F., *nigripes* Oliv. et *14-notatus* Jur. (d'après L. Berland). C'est toujours de la prépondérance du jaune, du côté mâle, tout comme c'était le cas d'une demi-douzaine d'Euménides Odynères de tout-à-l'heure¹⁾. Des cas qui auraient pu constituer une véritable restriction visant les extrémités d'Hexapodes et non pas la couleur jaune, nous n'en savons pas pour le moment, hormis celui, plutôt exceptionnel, du *Cryptochilus egregius* déjà cité.

Somme toute, en matière des véritables restrictions à l'exercice quasi-obligatoire de nos trois lois de la sexualisation chromatique, nous n'avons à retenir que celle de la vestiture du corps (surtout, pour des Apides), celle des ailes (pour des Vespiformes) et celle du funicule d'antennes (pour des Vespiformes, encore). Toutes fort circonscrites taxonomiquement.

b) Et maintenant, aux exceptions.

Ici, il y a lieu de distinguer entre les cas isolés où ce n'est qu'une seule espèce, voire plusieurs d'un genre, qui présente(nt) une hétérochromie sexuelle aberrante, et ces autres cas d'une allure plus générale, où l'hétérochromie apparemment aberrante gagne toute une famille, voire même plusieurs, à la fois.

¹⁾ L'on voudra se reporter à notre Tableau Synoptique (hors texte) No 9, pour les espèces que voici: *Symmorphus allobrogus* Sauss., *Lionotus nigripes* Herr.-Schachf., *L. punctifrons* Thoms., *Ancistrocerus trimarginatus* Zetterst., *Microdymerus lectectius* Sauss. et *M. timidus* Sauss.

Cas isolés. Ceux-ci n'offrant qu'un intérêt bien médiocre comme ne pouvant servir qu'à confirmer la loi, nous n'en allons citer que quelques exemples plus frappants, rencontrés ça et là au cours de nos vastes recherches à travers les Ordres d'Insectes, rien que pour faire voir de quoi y peut-il s'agir.

Tel, cet intéressant petit Sphégien, le *Dinetus pictus* F., dont le comportement de mâle, ainsi que celui de femelle ont tous deux fait objet de mes études éthologiques¹⁾, et dont la coloration mâle diffère si radicalement de celle femelle que ce n'est point aisé du tout que de les mettre en parallèle l'une de l'autre. En tout cas, le mâle montre beaucoup plus de jaune que ne le fait la femelle, et sur toutes les parties du corps: sur la tête, le thorax(!), l'abdomen et les pattes (Berland, pp. 110—111, Schmiedeknecht, p. 675).

Tel aussi, ce Diptère Asilide, le *Heteropogon manicetus* Meigen, dont l'abdomen est roux du côté mâle, avec seulement des taches noires sur des tergites I—IV, tandis que du côté femelle il ait des tergites VI—VII entièrement noirs, et d'un noir brillant (Séguy, p. 78—79).

Telle encore, cette *Monochrysis leachi* Shuck. (Hymén. Chrysidés) qui, tout en présentant des colorations mâle et femelle difficilement comparables entre elles, y fait voir toutefois bien plus de bleu du côté femelle, sur la tête, le thorax et l'abdomen, qui, chez le mâle, sont en majeure partie verts (Trautmann, p. 132).

Tel, enfin, ce Trichoptère, la *Chaetopteryx polonica* Dziędziel, à coloration globale habituellement un peu plus foncée du côté femelle (Maria Racięcka, pp. 238—239).

Voici, maintenant, quelques Lépidoptères à tropismes de Phtérochromie sexuelle intervertis (cf. Lampert, et Spuler):

¹⁾ R. Minkiewicz. Les types de comportement des mâles de Sphégiens. Bull. Entom. d. l. Pologne, t. XIII, 1934, pp. 9—10. Le *Dinetus* représente le V^e type, celui de guetteur tournant.

R. Minkiewicz. Nids et proies des Sphégiens de Pologne, III^e série. Ibid. pp. 195—198, 242—243, 247, ainsi que Tab. XII, fig. 6, et Tableau Synoptique des caractéristiques éthologiques complètes des nids-terriers de Sphégiens. Celui de la *Dinetus* représente le VI^e type, à savoir: nid pilaforme mixte.

Lasiocampa castrense L., à ailes I^e jaunes à bandes brunes du côté mâle, et rouille-brun à bandes jaune-clair du côté femelle.

Eriogaster catax L., un Lasiocampide lui aussi:

	Corps, col. globale	Abdomen, apex	Aile I ^e , col. globale	Aile I ^e , base et partie médiane
♀ —	rouille	cedre	rouille	—
♂ —	jaune d'or	—	—	jaune d'or

Arctia casta Esp., à ailes II^e rouge chez la femelle, tandis qu'elles soient jaune chez le mâle.

Et enfin, cet Archilépidoptère fort intéressant que l'*Hépialus humuli* L., dont la femelle porte des ailes I^e jaune-sale à bandes rouge-de-brique, et des ailes II^e gris-rougeâtre, tandis que le mâle est tout-entier d'un blanc-argenté.

Ce dernier cas laisse cependant quelque doute quant à son classement parmi les exceptions. Le développement excessif du blanc chez cet *Hepialus* mâle fait plutôt penser à tout autre chose qu'à une infériorité pigmentaire de celui-ci, vis-à-vis sa femelle. Mais, y a-t-il cette „autre chose“? et que pourrait-elle être? La suite va nous le révéler, peut-être, lorsque l'on aura passé en revue les exceptions compactes, groupées.

Cas groupées. Le genre *Leptura*, parmi nos Coléoptères Cerambycides, qui en fait le premier exemple, ne nous apprendra pas grande chose. Nous n'avons pas su mettre de l'ordre dans les rapports coloristiques sexuels de ses diverses espèces, bien qu'il nous ait semblé possible qu'il s'y trouve, peut être, des dépigmentations de contraste. Mais, il faudrait d'abord élucider la nature phénogénétique des couleurs qui y entrent en jeu. Dans cet état de choses qu'il est, nous n'avons qu'à enregistrer le cas, tout en priant le lecteur de s'adresser pour le détail à notre Tableau Synoptique No 7.

Il n'en est plus de même avec les Lépidoptères Noctuides qui représentent un cas vraiment intéressant. Parmi les innombrables Noctuelles d'Europe, il n'y a que quelque trente ou quarante espèces qui manifestent une hétérochromie sexuelle bien marquée. Le tableau ci-joint (No X) en donne les caractéristiques nécessaires complètes.

L'on y voit bien que presque toutes ces espèces ne présentent des divergences chromatiques sexuelles que sur des

Tableau X. Divergences chromatiques sexuelles interverties, ou ambivoques, chez des Noctuidae (Lepid.) d'Europe (d'après Lampert, et Spuler).

Genre et espèce	Sexe	Mélanochromisme	Territoires de l'organisme à coloration sexualisée						
			Aile I-e		A i l e II-e				
			Coloration globale	Bord antérieur	Coloration globale	Stries	Nervures	Bordure	Angle postérieur
<i>Acrionia aceris</i> . .	♀ + ♂	+			sombre				
	♂				blanc				
" <i>megalocephala</i>	♀ + ♂	+			gris				
	♂				clair				
" <i>tridens</i>	♀ + ♂	+			gris-brunâtre				
	♂				blanchâtre				
" <i>euphorbiae</i> . .	♀ + ♂	+			gris-brunâtre				
	♂				gris-blanchâtre				
!! " <i>menyanthidis</i>	♀ + ♂	+			gris-brunâtre				
	♂		bien plus foncé		gris-blanchâtre				
<i>Trichosea ludifica</i> .	♀ + ♂	+			noirâtre				
	♂				gris-blanchâtre				
<i>Simyra nervosa</i> . .	♀ + ♂	+			blanchâtre				
! NB. !	♂				gris-brun				
<i>Agrotis cinerea</i> . .	♀ + ♂	+			gris-foncé				
	♂				clair				
" <i>exclamationis</i>	♀ + ♂	+			gris-foncé				
	♂				clair				
" <i>tritici</i>	♀ + ♂	+			gris				
	♂				plus clair				
" <i>pyralis</i>	♀ + ♂	+			enfumé				
	♂				blanc				
" <i>trux</i>	♀ + ♂	+			gris-foncé				
	♂				blanc				
<i>Epineuronia cespitis</i>	♀ + ♂	+						gris-foncé	
	♂							gris-jaunâtre	

<i>Epineuronia cespitis</i>	♀ + ♂						gris-foncé gris-jaunâtre	
<i>Aporophylla tutulenta</i>	♀ + ♂					gris-brunâtre blanc		
" <i>nigra</i> . .	♀ + ♂					sombre blanc		
<i>Ammoconia caeci- macula</i>	♀ + ♂					gris uniforme blanc-grisâtre		taches, brun
<i>Ammoconia senex</i> .	♀ + ♂					gris blanc		
<i>Polia polymita</i> . .	♀ + ♂					gris foncé clair		
" <i>xanthomista</i> .	♀ + ♂					gris foncé blanc		sombre
" <i>chi</i>	♀ + ♂					sombre blanc		noir
<i>Chariptera viridana</i>	♀ + ♂						noir	bruni taché de noir
<i>Dichonia aeruginea</i>	♀ + ♂					gris blanc	sombre	
<i>Callopietria latreillei</i>	♀ + ♂					gris-brun plus clair		
! <i>Nonagria cannae</i>	♀ + ♂ +	j.-blanchâtre brun-jaunâtre				 (gris) 	foncé plus marqué moins	
<i>Mythimna imbecilla</i> NB.	♀ + ♂	rouille jaune						
<i>Stilbia anomala</i> . . NB.	♀ + ♂	gris-noirâtre cendre	brunâtre					
<i>Hydrilla palustris</i> . NB.	♀ + ♂	gris foncé roussâtre				gris sombre gris clair		
<i>Cucullia verbasci</i> .	♀ + ♂					brun plus foncé br. plus clair		
" <i>serophulariae</i>	♀ + ♂					sombre blanc		gris-noirâtre
" <i>lychnitis</i> . .	♀ + ♂					plus foncé gris-clair		
" <i>thapsiphaga</i> .	♀ + ♂							brunâtre, large étroite
" <i>umbratica</i> . .	♀ + ♂					gris-brunâtre blanchâtre	saupeudré de gris-brunâtre	saupeudré de gris-brunâtre
" <i>lucifuga</i> . . .	♀ + ♂					gris-brun blanchâtre		gris-brun clair
<i>Talpochares rosea</i> .	♀ + ♂					gris foncé gris clair		
! <i>Anarta myrtilli</i> .	♀ + ♂	rouille brun foncé						

ailes postérieures et que ces divergences sont toujours¹⁾ contradictoires de la loi de mélanotropisme, puisque c'est du côté femelle que celui-ci y a lieu. Le fait est frappant. A y réfléchir bien, nous ne voyons qu'une cause plausible à citer: c'est la position de leurs ailes à l'état de repos qui, notoirement, a lieu dans la journée. Les ailes s'y trouvent alors repliées de manière que seules les antérieures demeurent exposées à l'action de la lumière, tandis que les postérieures en soient soustraites.

Nous admettons donc que, dans ce cas, un facteur d'ordre écologique (manque d'agent photique) et, en même temps, éthologique (position d'ailes) primerait sur celui de la sexualisation. En d'autres mots, l'agent photique (=lumineux) s'y revelerait, actuellement et phylogénétiquement, comme coadjuvant nécessaire à la réalisation de l'hétérochromie sexuelle normale. Nous pouvons, d'ailleurs, citer quelques faits qui corroborent singulièrement cette manière de voir les choses. Les voici.

Premier fait. Dans un cas tout exceptionnel, où l'hétérochromie sexuelle se manifeste, chez des Noctuelles, sur des ailes antérieures seules, et notamment chez l'*Anarta myrtilli* L. (cf. Lampert p. 193), elle s'y présente sous forme de mélanotropisme mâle habituel.

Deuxième fait. Dans de rares cas, où l'hétérochromie gagne les deux paires d'ailes simultanément, celle des ailes I^e se montre normale, tandis que celle des ailes II^e soit intervertie (*Nonagria cannae* O., cf. Lampert p. 170, et *Acronicta menyanthidis* View., cf. Spuler pl. 31 fig. 17).

Troisième fait. Chez les *Notodontidae*, famille à même position d'ailes au repos qui, ici encore, a lieu dans la journée, l'on trouve le même phénomène d'interversion de la divergence chromatique sexuelle sur les ailes postérieures seules, et notamment, chez la *Notodonta zigzag* L. (cf. Lampert p. 120), la seule *Notodonta* à hétérochromie sexuelle! Est-ce concluant?

Notre hypothèse sur le rôle coadjuvant nécessaire du facteur écologique qu'est la lumière, dans la genèse de l'hétéro-

¹⁾ La *Simyra nervosa* F. à mélanotropisme mâle des ailes II^e, représente un cas unique (Lampert, p. 143!).

chromie sexuelle normale, n'est nullement invalidée par le fait d'une interversion du mélanotropisme des ailes I^e chez les trois Noctuelles à savoir: *Mythimna imbecilla* F., *Stilbia anomala* Hw. et *Hydrilla palustris* H b. (voir sur le Tableau X), les femelles de ces espèces ayant leurs ailes, surtout les antérieures, fort réduites¹⁾ et autrement conformées, par rapport à celles mâles, donc difficilement comparables et subissant l'action d'autres facteurs, d'ordre tout différent.

Tout autre et de beaucoup le plus important est le cas des Pieridae blancs (Lépidopt.). Nombre d'espèces faisant partie des toutes les faunes du globe, montrent — contrairement à la loi du mélanotropisme mâle — plus de noir, sur leurs ailes, du côté femelle, dans les taches et bandes, sur les bords et angles. Voici les rapports qu'on trouve dans les cinq représentants communs de notre faune Piéride d'Europe (cf. Lampert, et Spuler):

<i>Pieris brassicae</i> L.:	Aile I ^e , taches
	♀ — trois, noir
	♂ — —
.. <i>napi</i> L.:	Aile I ^e , taches
	♀ — deux, noirâtre
	♂ — —
.. <i>rapae</i> L.:	Aile I ^e , taches
	♀ — deux, brun
	♂ — une, „
.. <i>callidice</i> Esp.:	Ailes I ^e et II ^e , bord ext.
	♀ — bien plus de noir
	♂ — bien moins
.. <i>daphidice</i> L.:	Aile II ^e , moitié ext.
	♀ — nombreuses taches, noir
	♂ — —

Pour les faunes tropicales, nous ne citerons que les genres indo-australiens *Delias* et *Appias* à espèces fort nombreuses. Il suffit de jeter les yeux sur les planches 54—58, Vol. 9 du traité de Seitz, pour s'acquérir une conviction ferme qu'il ne s'agit nullement des cas isolés, mais bien d'une caractéristique générale de ce vaste groupe taxonomique que les Piérides blancs.

¹ Cf. Spuler, Bd. I pp. 228 et 234: „Die ♀♀ mit schmäleren (resp. mit wesentlich kleineren) Vröfl. die offenbar in Rückbildung begriffen sind“.

Le fait nous rendait fort perplexé pendant bien long temps. Et il y avait, certes, de quoi, la valeur même de notre première loi de la sexualisation chromatique semblant en être atteinte. En réalité, il n'en est rien. Et voici pourquoi.

Le blanc des Piérides n'étant pas dû à une dépigmentation mélanique (ou lipochrome), mais bien à une abondante production d'un pigment spécifique, de nature purique¹⁾, appelé leucoptérine, le problème, du coup, change d'aspect, et d'une manière radicale. Il s'agit maintenant de voir, si l'incontestable infériorité mélanique des mâles, souvent insignifiante d'ailleurs, l'on vient de le voir, n'est elle pas contrebalancée, voire même surpassée, par leur supériorité purique, en leucoptérine. Et justement, en 1924 déjà, Wigglesworth, sans avoir envisagé les problèmes chromatologiques qui nous passionnent, avait établi, à l'aide des mesuréments directs, que les ailes des mâles du *Pieris brassicae* renferment une quantité de pigment blanc considérablement plus forte²⁾ que ne l'est celle des femelles (cf. Imms, 1931, p. 167). Wigglesworth conclue à une capacité d'accumulation plus grande dans les écailles mâles, lors du processus de la formation définitive de celles-ci, juste avant l'émergence des imagos, de leurs chrysalides.

Le fait d'une surabondance réelle du pigment blanc chez les mâles des Piérides, comparés à leurs femelles, est bien plus riche en conséquences théoriques que l'on n'aurait pensé *prima vista*. D'une part, confronté avec cet autre fait, celui d'une infériorité mélanique des mêmes ailes mâles, il nous autorise à parler d'un balancement compensateur entre ces deux pigments disparats lors du travail de l'évolution phénogénétique de ces Lépidoptères, balancement tout pareil à ce qu'avaient signalé Millot, Murisier, et Titschack au cours de l'évo-

¹⁾ Le fait est bien connu depuis les célèbres travaux de F. G. Hopkins (1889—1896), seulement les récents travaux de Wieland et son école, Schöpf en tête (1925—1933), ont démontré qu'il ne s'agit pas d'un pigment urique, comme l'avait pensé Hopkins, mais d'un, ou plutôt des pigment(s) purique(s), car ceux-ci paraissent être nombreux (donc, des leucoptérines).

²⁾ Wigglesworth parle encore, comme il seyait en 1924, de l'„uric acid“.

lution des Vertébrés inférieurs, le dernier auteur pour les colorations sexuelles, précisément (voir notre travail du Congrès de Lisboa). Ce qui, dans le problème de la phénogénèse de l'hétérochromie sexuelle, met en avant son côté dynamique, ou plus strictement, énergétique.

D'autre part, le même fait nous autorise à formuler, pour les couleurs à base des leucoptérines, une loi du leucotropisme des divergences sexuelles, par analogie de celles du mélanotropisme, de l'érytrotropisme et du janthinotropisme, et qui devrait s'appliquer non pas seulement à des Piérides, mais bien à n'importe quel groupe d'Hexapodes, s'il y a lieu.

Cette cinquième loi de l'hétérochromie sexuelle prendrait nécessairement une forme que voici :

Les couleurs pigmentaires claires (blanches, jaunâtres, ou jaune-clair) à base des leucoptérines se trouvent plus développées dans le sexe mâle que dans celui femelle, d'une espèce, ou variété.

Cependant, pour que cette loi ait pris toute sa valeur, il est de toute nécessité de chercher après des cas autres que ceux des Piérides. Heureusement, ils ne manquent pas. Nous en avons vu déjà, bien qu'en passant, seulement. Le principal d'entre ces cas, fut celui des *Eumenidae* (Hymén.) à taches blanches, ou jaunes. Consultons à cet effet notre Tableau Synoptique No 8 qui en représente les divergences chromatiques sexuelles d'une quarantaine d'espèces d'Europe (d'après L. Berland), dont plus d'une trentaine sont franchement leucotropes soit entièrement (24 espèces) soit en mélange de mélanotropisme (10 espèces).

L'on est frappé de la régularité de rapports territoriaux entre les divergences leucotrope et mélanotrope. Le leucotropisme n'affecte jamais le thorax, ni aucune de ses parties. Et le mélanotropisme ne gagne point les territoires leucotropes des antennes, de la tête, de l'abdomen, des extrémités.

Le territoire le plus souvent affecté de divergence leucotrope, est le clypéus (28 espèces). Ensuite viennent la face antérieure du scape (14 espèces), et celle des mandibules (9 esp.). Le détail de ces rapports est donné par le petit tableau XI que voici.

Tableau XI.

Fréquence des territoires leucotropes et mélanotropes mâles, chez les Euménides d'Europe.

Territoires leucotropes		Nombre d'espèces affectées	Territoires mélanotropes		Nombre d'espèces affectées
Antennes	Scape, face antérieure .	14			
	Funicule, derniers articles	1(2)			
Tête	Clypéus	28			
	Mandibules, face antérieure	9			
	Bord d'yeux	1			
	Pilosité du clypéus . .	2			
			Thorax	Coloration globale . .	2
				Tegulae	1
				Mésopleures	2
				Scutellum	8
				Postscutellum	3
				Ségment médiaire . . .	2
Abdomen	Tergites IV-VI	4			
	Sternites	2			
Extr.	Extrémités	7			

Il est intéressant de noter que, chez quelques Apides et Pompilides à divergences sexuelles leucotropes, c'est les mêmes clypéus, scape (face antérieure) et mandibules qui représentent encore les territoires qui en sont constamment affectés, du côté mâle. Nous avons pu nous en convaincre sur plusieurs espèces de Nomades (Apidae) de notre collection de chez O. Schmiedeknecht, telles les *Nomada bifida* Thoms., *jacobaeae* Panz., *lineola* Panz. Tel aussi, parmi les Pompilides, le *Pterochilus chevriercanus* Sauss., dont un cas d'hétérochromie bipartite des plus instructifs vient d'être décrit et figuré par MM. Benoist et Berland (1935), sur un individu gynandromorphe-latéral.

Ce leucotropisme mâle quasi-obligatoire des parties antérieures (inférieures) de la tête, en cas où celles-ci se trouvent affectées de sexualisation chromatique, se maintient souvent aussi chez des *Tenthredininoidea*¹⁾. Nous en pouvons citer bien d'exemples parmi les *Tenthredininae* et *Pamphilinae* surtout, mais aussi parmi les *Cephalidae* et même un cas isolé et partiel parmi les *Siricidae* (*Xiphydra longicollis* Geoffr.). Voici leur liste.

Tenthredinidae: Tenthredininae: Sciapteryx costalis F., et *consobrina* Kl.; *Athalia lugens* Kl., et *bicolora* Lep.; *Tenthredella procera* Kl., et *atra* L. (orbites internes, seules); *Phyllotoma ochropoda* Kl., et *vagans* Fall. — *Pamphilinae: Acanthophylla pinivora* Ensl., *hieroglypha* Christ., *populi* L., et *erythrocephala* L.; *Cephalia abietis* L.

Cephalidae: Cephus pygmaeus L., et *Calameuta filiformis* Eversm.

Cependant, à la différence d'Euménides et de Nomades, chez les Tenthredinoïdes ce n'est pas le clypéus, ni les mandibules qui constituent les principaux territoires leucotropes, mais bien la face inférieure avec les orbites, si l'on n'envisage que la tête. Mais, justement, chez les Tenthredinoïdes, les

¹⁾ Si, toutefois, il est permis d'en inférer aux leucoptérines, par simple analogie et extension des constatations de Schöpf et Becker sur un groupe d'Hyménoptères, où personne, à notre connaissance, n'a encore procédé à l'analyse chimique des couleurs claires en question (blanches, blanchâtres, jaunes ou jaunâtres).

parties leucotropes prennent une extension bien en dehors de la tête en gagnant nombre d'autres territoires, à savoir: les sternites de l'abdomen avec les coxae (cas le plus fréquent des tous), les sternites du thorax et les mésopleures, les tegulae, rarement aussi les parties du pronotum, les tergites et l'apex de l'abdomen et tout exceptionnellement, enfin, les joues, les propleures, les épimères et épisternes des métapleures, le scutellum, les cenchri et les valvules génitales, sans parler d'extrémités dont nulle partie ne s'en trouve radicalement exempte, les tarsi exceptés.

Cependant, le cas de l'hétérochromie des Tenthredinoïdes ne se trouve pas épuisé par ce leucotropisme présomptif abondant. Bien s'en faut. Car, cette vaste superfamille des *Tenthredinoidea* constitue la plus étendue et la plus radicale des exceptions à nos trois premières lois qu'il y ait dans la classe d'Insectes, et ajoutons le, dans la série animale. C'est aussi celle qui nous a donné le plus de peine à nous débrouiller autant que possible dans le véritable chaos des tendances de son hétérochromie. L'on comprendra donc aisément, que c'est pour nous un devoir d'équité que d'en donner un Tableau Synoptique suffisamment fourni, des toutes les directions tropiques qui s'y laissent voir (Tabl. Synopt. N° 9 a, b, et c, hors texte).

Faisons remarquer, que le pourcent d'espèces à couleurs sexualisées y est assez considérable, quelque 15^o/_o, à peu près. Nous n'en avons pas noté toutes, laissant çà et là de côté une poignée d'espèces tout semblables à celles déjà notées. Néanmoins, le nombre de ces dernières atteint 115. Or, sur ces cent quinze espèces, une cinquantaine suit strictement nos trois premières lois de l'hétérochromie sexuelle, — dans l'énorme majorité celle du mélanotropisme, parfois celle du janthinotropisme, tout exceptionnellement les deux à la fois (type mélano-janthinotrope mixte), ou celle de l'érythrotropisme¹⁾, — tandis que plus d'une soixantaine s'en dérobe. Ce n'est que celles-ci qui méritent notre attention spéciale.

¹⁾ Qui n'est peut être, que de mélanotropisme, la nature du rouge qui s'y manifeste n'étant pas étudiée de plus près. Nous parlons de l'*Aposthema pelletieri* Vill. (*Tenthredinidae*, *Arginae*).

S'il était permis de considérer, sans procéder à une étude substantielle, les couleurs blanc-jaune des Tenthredinoïdes (pour la plupart, des „taches d'ornement“) au pari de celles des Vespiformes et des Piérides, les deux tiers de cette soixantaine aberrante seraient classées parmi les espèces à leucotropisme mâle, soit pur, soit mélangé à du mélanotropisme ou, exceptionnellement, à du janthinotropisme (cas de l'*Acanthophylla erythrocephala* L. — *Tenthredinidae*, *Pamphilinae*).

Nonobstant ceci, il en resterait encore plus de deux douzaines d'exceptions irréductibles dont une partie à direction tropique totalement intervertie puisque se portant du côté femelle (que ce soit suivant un type mélanotrope ou bien celui janthinotrope), une autre à directions mélanotropes biparties: mi-mâle mi-femelle, une autre encore à leucotropisme mâle mélangé de mélanotropisme interverti (femelle). Et ces exceptions irréductibles ne sont pas confinées dans un groupe taxonomique restreint, mais bien réparties un peu partout, à travers les familles et sous-familles, telles que les *Tendredininae*, *Pamphilinae*, *Cimbicinae* (type janthinotrope interverti, seul), *Xyelinae* (type mélanotrope interverti, seul), puis *Cephiidae* et *Siricidae*. C'est, d'ailleurs, aussi le cas des divergences leucotropes et mélano-leucotropes, dont la répartition ne s'écarte pratiquement pas de celle qui vient d'être citée. Aussi bien qu'il n'y a que les *Arginae* et *Lophyrinae* et, en plus, un seul tribu parmi les *Tenthredininae*, les *Dolerini*, qui suivent fidèlement les trois premières lois de sexualisation chromatique.

Le tableau ci-contre (XII) contribuera mieux à fixer ces rapports. Il ne sera peut-être pas déplacé de mettre en parallèle ces rapports embrouillés d'une sexualisation chromatique par trop indécise, avec l'ensemble des caractéristiques morphologiques (pétiole non existant encore, thorax à trois segments au lieu de quatre, ailes à cellule basale entre brachius et humérus, extrémités à deux trochanters), éthologiques (défaut de nidification et de soins maternels) et physiologiques (simple phytophagie des larves) toutes primitives et qui font des Tenthredinoïdes, de commun accord des taxonomistes, un groupe le moins évolué des tous les Hyménoptères actuels (cf. l'excellente monographie de E. Enslin, 1918).

Tableau XII. Repartition numérique des divers types de divergences à travers la superfam. des Tenthredinoidea.

Familles, sous-familles et tribus	Nombre d'espèces à divergences														
	tout normales (suivant les 3 premières lois)						censées leucotropes (suivant la V ^e loi)				aberrantes irréductibles				
	♂		♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀+♂	♀	♀+♂	♀	♀+♂
	M	Er	M+Er	Ja	M+Ja	L	L+M	L+Ja	m	m+M	ja	ja+Ja	m+L	m+L	m+L
<i>Tenthredinidae</i>	<i>Tenthrediniini</i>	1	—	—	—	6	1	—	2	1	—	—	—	—	
	<i>Selandriini</i>	>10	—	—	—	4	1	—	—	1	—	—	—	—	
	<i>Doteriini</i>	>3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	<i>Blennocampini</i>	2	—	—	—	1	2	—	2	1	—	—	—	—	
	<i>Hoptocampini</i>	10	—	—	—	4	2	—	—	2	—	—	—	>5	
<i>Nematini</i>	<i>Nematini</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	<i>Pamphiliinae</i>	—	—	1	—	1	4	3	—	—	—	—	—	1	
	<i>Lophyrinae</i>	4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	<i>Cimbicinae</i>	3	1	—	1	1	—	—	—	—	2	1	—	—	
	<i>Arginae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Xyelinae</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—		
<i>Cepidae</i>	2	—	—	—	—	4	3	—	—	—	—	—	—	>1	
<i>Siricidae</i>	8	—	—	1	1	1	1	—	—	2	—	—	—	—	
<i>Oryssidae</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	
	>40	1	2	3	2	21	15	3	6	12	2	1	>7		
		>48				30		>28							
		115													

Remarque. Un > avant un nombre veut dire que ce nombre est, en réalité, plus fort, d'après ce qu'en renferme la monographie de F. F. Enslin, ce que, dans nos notes, se trouve marqué d'un „et d'autres parcelles“.

Maintenant, si l'on procède à grouper nos cent quinze espèces suivant la répartition numérique de leurs divergences variées sur des divers territoires de l'organisme, en traitant séparément les espèces fidèles aux trois premières lois de sexualisation chromatique et celles qui s'y dérobent, et puis mettant d'une part les territoires inférieurs (d'en dessous du corps) et d'autre part ceux supérieurs (d'en dessus du corps), l'on en verra ressortir quelques faits pleins d'intérêt, comme en témoigne le tableau ci-joint (Tabl. XIII).

Ces faits, les voici.

Premièrement, les coxae méritent d'être rattachées aux parties inférieures du corps.

Deuxièmement, les divergences leucotropes affectent, en 75% des cas, les parties inférieures. Ceci touche tout également la tête, les antennes, le thorax et l'abdomen.

Troisièmement, le pourcent des divergences interverties (m ♀) affectant les parties inférieures, ne s'écarte pas de celui des cas leucotropes. L'on peut, par conséquent, traiter conjointement les deux cas.

Quatrièmement, il est, parmi les parties inférieures, qui ne se sexualisent, chez des Tenthredinoides, que dans un sens de leucotropisme (ou de mélanotropisme interverti), telles la face inférieure des antennes, celle de la tête, les orbites internes, les joues, les propleures, les épimères et épisternes des méso-pleures, les valvules génitales. Il est d'autres qui, en demeurant toujours leucotropes (ou interverties) chez des espèces à divergences aberrantes (L, L+M, m, m+M, m+L), ne subissent l'emprise de la mélanisation que chez un petit nombre d'espèces mélanotropes normales (M); ce sont les sternums, les méso- et métapleures, les sternites de l'abdomen et les coxae.

Cinquièmement, en contrepartie du cas précédant, il est des territoires supérieurs du corps qui ne se sexualisent que dans un sens de mélanotropisme mâle, même chez des espèces à tropismes par ailleurs aberrants; tels la face supérieure de la tête et le vertex (sans parler de ceux qui, chez les Tenthredinoides, n'offrent nul cas de sexualisation chromatique, tels le mésonotum, ainsi que la face supérieure des antennes).

Cet antagonisme surprenant des tendances tropiques entre les parties supérieures du corps et celles inférieures, s'applique aux

Tableau XIII. Répartition numérique des divergences leucotropes et intervertées, entre parties inférieures et supérieures du corps, chez les Tenthréinoïdes leucotropes et aberrantes.

	Parties inférieures		Léuco		Mélaro		Parties supérieures		Léuco		Mélaro		Parties notées globalement		Léuco		Mélaro	
	L	M	L	M	L	M	L	M	L	M	L	M	L	M	L	M	L	M
Antennes	Face inférieure . .	4	1											Antennes, global. .		3		2 (6)
														" base . .				— (2)
														" apex . .		2		
I e t o	Face inférieure . .	9	1					Face supérieure . .					2					
	Orbites internes . .	8																
	Mandibules	6				4 (2)												
	Livre supérieure . .	3				3 (3)												
	Clypéus	9				4 (3)												
	Joues	1																
									Vertex					2 (1)				
I n o r a								Pronotum glob. . .	3	1			1 (7)					
								" angle antér.	2				— (2)					
								" bord postér.					— (1)					
	Sternum glob. . . .	3				— (1)												
	Mésosternum . . .	2	1			— (2)												
	Propleures	1																
	Mésopleures	7				— (2)												
	" épimères et épisternes .	1																
	Métapleures			2		— (1)			Métanotum					1				
" épimères et épisternes .	1				— (1)													

yeux surtout dans des cas, où ses deux termes se présentent dans une même espèce, comme l'on en constate chez une dizaine d'espèces dont voici la liste :

Parties à tropismes antagonistes

- Pachyprotasis rapae* L. (Tenthredinini) = Antennes, face inf. — Vertex.
Phyllotoma vagans Fall. (Hoplocampini) = Face inf. de tête — Tergites abd.
Platycampa luridiventris Fall. (Nomatini) = Antennes, f. inf. — Pronotum
Pamphilus vaser L. (Pamphilinae) = Sternites abd. — Tergites abd., Mesonot.
 " *betulae* L. " = Dessous du corps — Dessus du corps.
Cephaleia abietis L. " = Sternites abd. — Tergites abd., Scutell.
 " *reticulata* L. " = Sternites abd. — Vertex.
Acantophylla flaviceps Retz. (Pamphilinae) = Face inf. de tête — Face
 supérieure.
Acantophylla pinivora Ensl. " = Face inf. de tête — Face sup.,
 Metanot.
Monoptopus idolon Rossi (Cephalidae) = Mésopl., Sternites abd. — Pronot.,
 Tergites abd.

En présence de ces faits, et en se remémorant ceux qui viennent d'être relatés à l'occasion du leucotropisme des Euméniides et quelques autres Vespiformes et Apiformes, l'on n'arrive pas à éluder cette suggestion, que, en dehors des facteurs intrinsèques d'ordre génétique, le facteur lumineux devrait y exercer sa part d'influence, et ceci sous sa double face : phylogénétique et actuelle (phénogénétique), tout comme c'était le cas de l'antagonisme des tendances hétérochromes entre les ailes supérieures (I) et celles inférieures (II) sexualisées, chez des Lépidoptères Noctuides.

Pour terminer, relevons les deux faits suivants, tous deux bien significatifs, puisque ayant trait à des parties de l'organisme qui, dans certains groupes taxonomiques que l'on a vu, demandent à être rangées parmi les restrictions. Nous parlons des ailes et de la vestiture des Tenthredinoïdes.

Celle-ci comme celles-là, tout au contraire de ce qu'on pouvait s'y attendre, demeurent, dans notre superfamille, fidèles à la loi du mélanotropisme (Tableau XIII). Dans le peu de cas, où la coloration globale des ailes (c'est à dire, le fond d'ailes) s'en écarte légèrement, c'est seulement en vertu du balancement de contraste de dépigmentation, causé par un fort mélanotropisme des nervures et du stigme; et notamment, chez les *Lophyrus nemoralis* Ensl., *Acantophylla populi* L. et *Sirex gigas* L. Une seule fois sur toutes, une moitié de stigma montre

un tropisme interverti (m♀), mais la chose a lieu chez une espèce extrêmement leucotrope, le *Sciapteryx costalis* F. (*Tenthredinini*), montrant les mandibules (base), le clypéus, les II—III tergites abdominaux, les valvules génitales, les fémurs I et les tibias III affectés des couleurs claires.

Quant au mélanotropisme si inattendu de la vestiture du corps, l'on en trouve le plus souvent sur la tête et le thorax (*Cimex connata* Sch., *Abia nitens* L., *Abia fasciata* L., toutes trois des *Cimbicinae*), une fois sur le mésonotum seul (*Argethoracica* Spin. — *Arginae*) et une fois sur la tête seule (*Dolerus anthracinus* Kl.). Ce dernier cas est d'autant plus intéressant que, en dehors de la vestiture, l'on n'y trouve nulle divergence chromatique sexuelle.¹⁾

IV. Conclusion.

1. Il était à prévoir que, une fois la sexualisation des couleurs chez les Insectes étant un fait acquis définitivement, et un fait qui s'y laisse constater dans tous les ordres, elle ne sera sûrement pas l'apanage exclusif de cette classe d'animaux. Cependant, nul n'aurait pu dire jusqu'où s'étend réellement le domaine de la sexualisation chromatique. Or, nos recherches ultérieures, tantôt dûment suivies tantôt faites d'une façon plutôt incursive, à travers les ordres et classes de la série animale, tels les Crustacés, Araignés, Poissons, Batraciens urodèles et anoures, Reptiles, Oiseaux et Mammifères, nous ont fait voir non seulement une extension quasi-générale de la sexualisation des couleurs, mais bien — ce qui est plus — une uniformité absolue des lois²⁾ qui la régissent, lois qui, cependant, n'ont été dégagées que de l'étude des Hexapodes.

¹⁾ Addenda aux exceptions, faits lors de la lecture d'épreuves. Parmi des Lépidoptères exotiques, nous avons à citer les trois espèces du genre *Ismene*, de la faune Indo-Australienne, à savoir: *I. oedipodea*, *consobrina* et *moncada* (Seitz 9, Taf. 167 a, b), qui semblent se dérober à l'emprise de la loi de janthinotropisme, faisant voir des divergences juste inverses de ce que la loi postule. Il serait fort intéressant d'en saisir le quid et le pourquoi.

²⁾ Nous entendons les quatre premières lois, la cinquième — celle du leucotropisme des couleurs à base des leucoptérines — n'étant pas constatée que dans la classe d'Insectes.

N'est ce pas, pour l'entomologie, un titre d'orgueil légitime que d'avoir, une fois de plus, servi de générateur de progrès en biologie générale, et ceci dans les domaines aussi vastes et inattendus que ceux de la chromatologie et de la sexualisation somatique.

De la réalité de ce progrès, voici une nouvelle preuve.

2. Nonobstant ce que les quatre catégories des divergences que l'on a vues chez les Insectes (à savoir, celles mélanotrope, jaanthotrope, érythrotrope et leucotrope) aient été dégagées séparément l'une de l'autre, en toute indépendance chronologique et substantielle, — et qu'il ne pouvait en être autrement vu leurs substrates matériels disparates, — l'on y sentait pourtant, d'abord vaguement, puis d'une façon de plus en plus distincte et cristallisée, qu'il devait y avoir au fond quelque chose qui leur serait commune à toutes, qui les unit toutes, qui leur sert de base et de source, et d'esprit recteur, somme toute, un facteur d'ordre absolument général qui, à lui seul, serait de force à déterminer leurs directions respectives, lors du processus de l'évolution postembryonnaire, ou métamorphotique. (Le phénomène de dépigmentation de compensation (de balancement), bien que relativement rare chez les Insectes, en faisait foi).

Ce facteur se dégage, d'ailleurs, presque spontanément de nos définitions des lois particulières, puisque dans chacune de celles-ci se repète invariablement ce passage suggestif: „les couleurs... sont plus développées dans le sexe mâle“, et tout développement plus fort, ou plus haut, implique une dépense d'énergie plus considérable.

Aussi donc, l'on est forcément amené à conclure à une loi d'allure générale qui, en servant de base nécessaire à toutes les lois régissant les divergences chromatiques particulières (celles déjà établies aussi bien que celles à trouver), les totaliserait, en quelque sorte, toutes. Cette loi, la voici:

En cas où la sexualisation ait imposé son emprise à la fonction chromatique, celle-ci prend nécessairement la voie d'une plus forte dépense énergétique du côté mâle.

Pour étayer cette conclusion, et cette loi, les arguments abondent à en faire substance d'une étude à part. Cependant, pour ce faire, il faudrait avoir recours à un matériel biologique qui aurait de beaucoup dépassé le cadre de ce travail. (C'est ce qui, depuis, a fait objet de la „partie dynamique“ de notre travail présenté au Congrès de Lisbonne. Annot. ultér. 1937).

OUVRAGES CITÉS, OU CONSULTÉS.

- Benoist, R. et Berland, L. 1935. Trois cas de Gynandromorphisme chez les Hyménoptères aculéates. Arch. Mus. d'Hist. Nat. **12**.
- Berland, L. 1925—28. Hyménoptères Vespiformes, 1 et 2. Faune de France.
- Berlesco, A. 1909. Gli Insetti, **1**.
- Biedermann, W. 1914. Farbe u. Zeichnung der Insekten. Winterstein's Handb. Vergl. Physiol., **3**.
- Dauthenay, H. 1905. Répertoire des couleurs. Soc. Franc. Chrysanthémistes.
- Enslin, E. 1918. Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. Berlin.
- Farkas, K. 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei u. während der Metamorphose. Pflüg. Arch. **98**.
- Fischer, E. 1931. Artbastarde von Schmetterlingen und ihre F₂ und Rückkreuzungsgenerationen. Vierteljahr-Naturforsch. Ges. Zürich **76**.
- Forel, A. 1923. Le monde social des Fourmis. **1—5**.
- Fraenkel, G. 1935. A hormone causing pupation in the blowly *Calliphora erythrocephala*. Proc. R. Soc. London (ser. B), **118**.
- Fuchs, R. F. 1914. Der Farbwechsel u. die chromatische Hautfunktion der Tiere. Winterstein's Hdb., **3**.
- Fürth, O. v. 1903. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.
- Goldschmidt, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung.
- Häcker, V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Phänogenetik.
- 1924. Aufgaben u. Ergebnisse der Phänogenetik. Separat.
- Hasebroeck, H. 1926. Zur Entwicklungsmechanik der schwarzen Flügelfärbung der Schmetterlinge, speziell bei Melanismen. Arch. für Entw.-Mech., **52**.
- Henneguy, F. 1904. Les Insectes: Morphologie, Reproduction, Embryologie.
- Hering, M. 1926. Biologie der Schmetterlinge.
- Hoffmeyer, E. B. 1930. Beiträge zur Kenntnis der dänischen Calimomiden. Entom. Meddel., **17**.

Hopkins, F. G. 1896. The Pigments of the Pieridae. Philos. Trans. **186**.

Huber, L. L. 1927. A taxonomic, a. ecological Review of the N.-Americ. Chalcid-Flies of the genus *Callimome*. Proc. Un. St. Nat. Mus. **70**, Art. 14.

Imms, A. D. 1931. Recent advances in entomology. London.

Iwanoff, P. P. et Mestscherskaïa, K. A. 1935. Die physiologischen Besonderheiten der geschlechtlich unreifen Insektenovarien u. die zyklischen Veränderungen ihrer Eigenschaften. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Phys., **55**, H. 3.

Joyeux-Lavergne, Ph. 1928. La sexualité cytoplasmique et les caractères physico-chimiques de la sexualité. Protoplasma, **3**.

— — 1929. Métabolisme et sexualité. Ibid. **7**.

— — 1930. Le changement de sexe et la sexualisation cytoplasmique. Ibid., **11**.

— — 1935. Une nouvelle étape dans l'étude physico-chimique de la sexualité. Biolog. Médic. **25** n° 4.

Kopeć, St. 1911. Untersuchungen über Kastration u. Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., **33**.

— 1922. Physiological self-differentiation of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex. J. Exper. Zool., **36**.

Lampert, K. 1907. Großschmetterlinge u. Raupen Mitteleuropas.

Leunis J. (Ludwig, H.) 1883—86. Synopsis der Thierkunde **1, 2**. III Aufl.

Marshall, Fr. H. A. 1922. The Physiology of reproduction. II ed.

Masi, L. 1907—1911. Contribuzioni alla conoscenza dei Calcididi Italiani. Portici **1, 2, 3, 4**.

Mayr, G. 1874. Die Europäischen Torymiden biologisch u. systematisch bearbeitet. Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, **24**.

Meisenheimer, J. 1930. Geschlecht u. Geschlechter im Tierreiche. **2**.

Mercet, R. G. 1921. Himenopteros Encirtidos. Fauna Iberica. Madrid.

Minkiewicz, R. 1907. Chromotropism and phototropism. Journ. Neurol. u. Compar. Psychol. **17**, n° 1.

— 1907 a. Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures Oxyrhynchos. Arch. Zool. Expér. (sér. 4), **7** n° 2.

— 1908. Etude expérimentale du synchromatisme de l'*Hippolyte varians*. Bull. Internat. Ac. Sc. Kraków.

— 1909. La coloration normale des Phronimes et son développement par migration progressive des chromatophores. Bull. Institut. Océanogr. N° **146**.

— 1909 a. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender u. experimenteller Methode. Zool. Jahrbüch. **28**, H. 2.

— 1912. Une expérience sur la nature du chromotropisme chez les Némertes. C. R. Ac. Sc. Paris, **155** n° 3.

Minkiewicz, R. 1914—17. Théorie du polybolisme nerveux et du polybolisme biochimique fondamental (en polonais: Podstawy zjawisk nerwowych). Warszawa.

— 1927. Potentialité autochromatique de l'oeil humain: Chromatopsie autogène, endogène et exogène. I. Au seuil de la perceptibilité. Trav. Inst. Nencki, (N° 61) 4 f. 3.

— 1933. Rôle des facteurs optiques dans les changements de livrée, chez les Grenouilles adultes. Etude neurobiologique. Acta Biol. Exper., 8.

— 1934. Les types de comportement des mâles de Sphégiens. Bull. Entomol. d. l. Pologne, 13.

— 1934 a. Nids et proies des Sphégiens de Pologne, III^e série. Ibid.

— 1935. *Myrmosa brunnipes* Lepel. et autres Hymén. Aculéat. méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale (en relation avec les aggrégations de nidification respectives). Fragm. Faun. Musei Zool. Polonici, 2, N° 21.

— 1936. Lois de l'hétérochromie sexuelle dans la série animale. II Côté dynamique du problème. Trav. XII. Congrès Zool. Internat. Lisboa.

Morgan, T. H. a. Bridges, C. B. 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carnegie Inst. Washington. N° 237.

— — 1919. The origin of gynandromorphes. Ibid.

Newbiggin, M. I. 1898. Colour in Nature. London.

Nowicki, Św. 1935. Descriptions of new Genera a. Species of the Family Trichogrammidae (Hymen. Chalcidoidea) from the Palearctic Region. Z. f. angew. Ent., 21, H. 4.

Pézard, A. 1930. La détermination de la fonction sexuelle chez les Gallinacés. Paris (id. en trad. allem., dans Ergebn. Physiol. 1928).

Raciecka, M. 1934. Neue Diagnosen der von J. Dzieziewlewicz beschriebenen Trichopteren. Konowia, 13, H. 4.

Reichelt, M. 1925. Schuppenentwicklung u. Pigmentbildung auf d. Flügeln v. *Lymantria dispar*, unter besonderer Berücksichtigung des Sexualdimorphismus. Z. Morph. u. Oekol., 3, H. 4.

Reitter, E. 1908—16. Fauna Germanica 1—15. Coleoptera. 3.

Reuter, O. M. 1879. Hemiptera Gymnocerata Europae, 2. Helsingfors.

Schmiedeknecht, O. 1930. Die Hymenopteren Nord- u. Mitteleuropas. II Aufl.

Schöpf, Cl. u. Wieland, H. 1926. Ueb. das Leukopterin, d. weisse Flügelpigment der Kohlweisslinge, *Pieris brassicae* u. *P. napi*. Ber. Deutsch. Chem. Ges., 59.

Schöpf, Cl. u. Becker, E. 1933. Ueb. das Vorkommen der Pterine in Wespen u. Schmetterlingen u. einige neue Beobachtungen an Leuko- u. Xanthopterin. Liebigs Ann. d. Chem., 507.

Séguy, E. 1923. Diptères Anthomyides. Faune de France.

— 1927. Asilidae. Ibid.

Seidel, F. 1924. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus*. Z. f. Morph. u. Oekol. 1, H. 3.

- Seitz, A. 1924. Die Amerikanischen Tagfalter. Die Großschmetterlinge d. Erde, 5.
- 1925. Afrikanischen Tagfalter. Ibid. 13.
- 1927. Indo-Australischen Tagfalter. Ibid. 9.
- Spuler, A. 1908. Die Großschmetterlinge Europas. 1—3.
- Stitz, H. 1914. Die Ameisen (Formicidae) Mitteleuropas. Schröders Insekten Mitteleurop., 2.
- Strohl, J. u. Köhler, W. 1934. Experimentelle Untersuchungen üb. die Entwicklungsphysiologie der Flügelzeichnung bei d. Mehlmotte. Verh. Schweiz. Naturf. G. (Separat).
- Süffert, F. 1924. Morphologie u. Optik der Schmetterlingsschuppen, insbes. die Schillerfarben der Schmetterl. Z. f. Morph. u. Oekol., 1, H. 2.
- Tillyard, R. J. 1917. The Biology of Dragonflies. Chapt. XIII. Cambridge.
- Trautmann, W. 1927. Die Goldwespen Europas.
- Tümpel, R. 1907. Die Geradflügler Mitteleuropas.
- Urech, F. 1894. Beitrag zur Kenntnis der Farbe der Insektenschuppen. Z. f. Wiss. Zool., 57 (et série des tr. antérieurs).
- Verne, J. 1926. Les pigments dans l'organisme animal. Paris.
- Wieland, H. u. Schöpf, Cl. 1925. Ueb. d. gelben Flügelfarbstoff des Citronenfalters (*Gonepteryx rhamni*). Ber. Deutsch. Chem. Ges., 58 N^o 9.
- Wigglesworth, V. B. 1934. The physiologie of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemipt.). II. Factors controlling moulting a. metamorphosis. Quart. Journ. Microsc. Sc. 77.
- Witschi, E. 1935. Seasonal sex characters in birds a. their hormonal control. Wilson Bull. 47.
- 1936. Secondary sex characters in birds a. their bearing on the theory of evolution. Scientia, novembre.
- Zawadowski, B. M. 1922. Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Moskau.

Streszczenie.

I^o prawo melanotropizmu lub czarniawości samców:

Barwy szeregu brunatnego (szare, żółtawe, rude, brunatne, aż do czarnych) o podścielisku melaninowem, są silniej wykształcone u samców niżli u samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

II^o prawo jantynotropizmu lub fioletu samcego:

Barwy pochodzenia strukturowego (czysto fizyczne) są u samców silniej wykształcone, oraz przesunięte jakościowo w kierunku fioletowego krańca widma, w porównaniu z barwami samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

III^e prawo erytropizmu lub czerwieni samezej:

Barwy żółto-czerwone o podścielisku lipochromowym lub rzadka pterynowem (purynowym), są u samców silniej wykształcone oraz przesunięte jakościowo ku czerwonemu krańcowi widma, w porównaniu z barwami samiczek tegoż gatunku, względnie odmiany.

IV^e prawo autonomii typów zróżnicowania płciowego barw:

W razie spotkania się kilku typów zróżnicowania płciowego barw w obrębie tegoż osobnika, każdy z tych typów, oparty o zgoła odmienne podścielisko materialne, zachowuje się zupełnie niezależnie, nie wywierając na inne żadnego wpływu, czy to w sensie dodatnim (wzmaganie) czy też odjemnym (hamowania).

V^e prawo leukotropizmu lub bieli samezej:

Barwy białe (białawe i żółtawe) o podścielisku leukopterynowem, są silniej wykształcone u samców niżli u samiczek danego gatunku, względnie odmiany.

VI^e prawo podstawowe ogólne:

Skoro seksualizacja ustroju ogarnia funkcję ubarwienia (funkcję chromatoboliczną), przejawia się to w znaczniejszem, w zakresie tej funkcji, wydatkowaniu energii u samców niż u samiczek, tak iż twory zmaskulinizowane tej czynności przedstawiają wyższą wartość energetyczną niżli twory zfeminizowane u tegoż gatunku, względnie odmiany.

Wreszcie, spotykane rzadka u owadów zjawisko kontrastu, to znaczy odbarwiania się wyrównawczego (=depigmentacji kompensacyjnej) zasadza się na tem, że melanizacja pewnych okolic ciała u samców powoduje zmniejszanie się, względnie zanik zupełny barw okolic innych, przeważnie pobliskich.