

LE CONTACT ENTRE *PYRGUS CARLINAE*  
ET *P. CIRSII* (LÉPID. HESPERIIDAE)  
DANS LA VALLÉE DE LA DURANCE

par

Michel GUILLAUMIN

Laboratoire de Zoologie de l'Université Paris VI  
et Laboratoire d'Evolution des Etres organisés,  
105, boulevard Raspail, Paris, 6<sup>e</sup>

Manuscrit reçu le 21 juin 1972

SOMMAIRE

INTRODUCTION .....	7
I. — CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES LOCALITÉS DE LA VALLÉE DE LA DURANCE .....	10
A) Distribution des deux espèces dans les Alpes .....	10
B) Les conditions bioclimatiques du Briançonnais .....	12
1) Données générales .....	12
2) Données locales .....	14
C) Caractéristiques écologiques des localités où volent les <i>Pyrgus</i> .....	16
1) Les étages de la végétation dans le Briançonnais .....	17
2) Les pelouses et les landes .....	17
a) Etage des basses montagnes .....	17
b) Etage montagnard .....	18
c) Etage subalpin .....	18
3) Caractéristiques pédologiques de la région .....	19
D) Liste descriptive des localités prospectées .....	21
II. — STRUCTURE DES POPULATIONS NATURELLES DE LA VALLÉE DE LA DURANCE .....	25
A) Variabilité intrapopulation .....	25
1) Populations à faciès <i>carlinae</i> .....	25
a) Population de l'Oriol .....	25
$\alpha$ ) Variabilité comparée des caractères les plus discriminants .....	25
$\beta$ ) Dispersion des individus par rapport au cadre de référence .....	26
b) Population de la Gardière .....	26
c) Population de la Vallée de Freyssinière, P9 et population de la Vallée des Ayes, P10 .....	29
2) Populations à faciès <i>cirsii</i> .....	29
a) Population de la Roche-de-Rame .....	29
$\alpha$ ) Variabilité des caractères les plus discriminants .....	29
$\beta$ ) Dispersion des individus par rapport au cadre de référence .....	29
b) Autres populations et petits échantillons de la zone de contact .....	30

B) Interprétation de la variabilité des populations à faciès <i>cirsii</i> .....	30
1) Définition des intermédiaires .....	30
a) L'analyse discriminatoire progressive et fractionnée .....	33
b) Les différentes catégories d'individus observées .....	34
c) Signification des formes intermédiaires .....	36
2) Composition de la population de la Roche-de-Rame .....	36
a) Fréquence des différentes catégories d'individus .....	36
b) Variation avec l'altitude .....	38
3) Composition des autres populations et petits échantillons .....	38
4) Répartition des différentes catégories d'individus dans la figure de projection des populations par la méthode du D <sup>2</sup> .....	43
C) Conclusion partielle .....	46
III. — LES FACTEURS LOCAUX D'ISOLEMENT ENTRE <i>P. carlinae</i> ET <i>P. cirsii</i> .....	47
A) Caractéristiques de l'habitat et du peuplement .....	47
1) <i>Pyrgus carlinae</i> .....	47
2) <i>Pyrgus cirsii</i> .....	48
B) Aptitude aux déplacements .....	49
C) Les obstacles naturels .....	50
1) Les bois denses (forêts de Pins) .....	50
2) Les verrous glaciaires .....	50
D) Les failles de l'isolement. Les voies de pénétration .....	52
DISCUSSION. CONCLUSION .....	53

## RÉSUMÉ

A la suite d'une étude biométrique détaillée de populations de référence des deux espèces *Pyrgus carlinae* et *P. cirsii*, qui a fait l'objet d'un travail séparé, le présent mémoire a pour objet d'interpréter la variabilité constatée dans les populations naturelles habitant la zone de contact entre les deux espèces.

La première partie est consacrée à l'étude des caractéristiques bioclimatiques de la zone de contact (Haute Vallée de la Durance, entre Mont-Dauphin et Briançon) d'une part, et, d'autre part, à une analyse des caractéristiques écologiques des diverses localités prospectées.

La seconde partie traite de la comparaison de la variabilité des caractères les plus discriminants dans chaque population, par rapport aux populations de référence; l'existence d'individus possédant une structure en mosaïque est ainsi mise en évidence.

Une analyse discriminante progressive et « fractionnée » permet de définir 12 catégories d'individus, dont trois peuvent être rapportées à l'une ou l'autre des formes typiques, les neuf autres constituant des formes intermédiaires, interprétées comme des hybrides de divers degrés.

Enfin, la comparaison des exigences écologiques et du comportement des papillons, l'analyse des rapports actuels entre les populations naturelles des deux espèces, nous conduisent à interpréter la variabilité des populations à faciès *cirsii* comme le résultat d'une hybridation de type introgressif, par « injection », actuelle ou passée, d'éléments génétiques de type *carlinae* dans le patrimoine héréditaire de *cirsii*. La situation réciproque n'est pas observée, ou ne l'est qu'à un degré beaucoup moindre.

## SUMMARY

A full biometrical study of typical populations of *Pyrgus carlinae* and *P. cirsii* was given in a previous work. We propose now to give an interpretation of the variability observed in the natural populations living in the contact areas between the two species.

In the first part of the present work, a study of the bioclimatological characteristics of the contact area (high valley of the River Durance, between Mont-Dauphin and Briançon), and an analysis of the ecological characteristics of several prospected localities are given.

In the second part of the same work, the variability of the most discriminative characters in every population is compared with the variability in the typical population. Thus the existence of individuals bearing a mosaic structure is proved.

Twelve classes of individuals are defined by a progressive discriminative analysis, repeated on every lot of variables. Three of them may be related to one or the other typical form. The nine remaining classes are intermediate forms, taken as hybrids in various stages.

At last, the comparison between the ecological needs and the behaviour of the butterflies, and the analysis of the present relations between the natural populations of the two species, leads us to the conclusion that the variability of the *cirsii* populations is issued from an hybridization of introgressive type, by past or present "injection" of genetical *carlinae* factors into the hereditary stock of *cirsii*.

When observed, the reciprocal situation was in a much lesser degree.

## INTRODUCTION

Dans le deuxième tome de la Faune entomologique d'Andalousie (1842), RAMBUR décrit *Pyrgus carlinae* et *P. cirsii* comme deux espèces distinctes; cependant la similitude de ces deux formes, tant dans leur aspect extérieur que dans la structure des genitalia mâles, avait conduit de nombreux auteurs à émettre des doutes quant à leur statut spécifique.

WARREN (1926) s'appuyant sur des différences minimales, mais relativement constantes, dans les genitalia mâles et les caractères externes, considère *carlinae* et *fritillum* Schiff (= *cirsii* Rbr.) comme de « bonnes espèces ».



VERITY (1940), se basant sur la non cohabitation des deux formes (vicariantes), conclut à la conspécificité de *carlinae* et de *cirsii* et les considère comme deux exerges d'une même espèce. Il est à noter que dans les « Variations géographiques et saisonnières » (1951), *carlinae* et *cirsii* sont traitées comme espèces distinctes. La carte de répartition des deux espèces publiées par PICARD (1950) montre que la première est une espèce de montagne, localisée à la chaîne alpine dont elle occupe les parties hautes, entre 1 500 et 2 500 m environ; la seconde est une espèce de plaine qui peut remonter les vallées alpines jusqu'à 1 500 m et parfois plus, altitude à partir de laquelle elle est remplacée par *carlinae*. *P. cirsii* s'étend largement sur toute l'Europe occidentale, sans toutefois pénétrer en Angleterre; vers le Nord, elle ne dépasse guère le 50° parallèle. On notera que, dans les hauts massifs montagneux (Pyrénées par exemple), *carlinae* n'existe pas et *cirsii* remonte à une altitude plus élevée, ce qui exclut l'hypothèse que *carlinae* ne soit qu'une modification du faciès *cirsii*, due à l'altitude.

PICARD (1950), estimant insuffisants les arguments avancés par VERITY, reprend le problème en supposant, très justement d'ailleurs, que la non cohabitation des deux formes peut être le résultat de différences dans leurs exigences écologiques et que ce seul caractère ne peut suffire à leur refuser le statut spécifique. Il pense donc trancher le problème en recherchant s'il existe des localités communes dans lesquelles les deux formes s'hybrideraient. L'étude des séries récoltées par STEMPFER vers 1948 à La Bessée (Hautes-Alpes) amène PICARD à conclure dans le sens de VERITY. Il remarque en effet, que, dans cette localité, les caractères externes montrent toute une gamme de transitions, « les individus intermédiaires étant tout aussi abondants que les individus à peu près typiques des deux formes ».

D'autre part, il remarque « une curieuse dominance des genitalia de type *carlinae* » et résume le mode de transition d'un type à l'autre de la façon suivante :

Caractères externes		Genitalia
<i>carlinae</i> typique		<i>carlinae</i> typique
intermédiaire		<i>carlinae</i> typique
	}	<i>carlinae</i>
<i>cirsii</i> typique		intermédiaire
		<i>cirsii</i>

J'ai repris ce même matériel avec l'intention d'en faire une étude biométrique et statistique. En fait, les 54 exemplaires de la série, rangés par PICARD en 30 *carlinae* et 24 *cirsii*, n'appartiennent pas exactement à la même localité; STEMPFER m'a confié lui-même qu'il avait réuni sous l'étiquette « La Bessée » des individus provenant d'un périmètre assez vaste autour de cette ville. L'hétérogénéité de l'échantillon ne permettait donc pas une étude statistique significative; mais la série a néanmoins fait l'objet d'une étude comparative avec des séries typiques (GUILLAUMIN, 1963).

Dans ce travail, j'ai précisé les caractéristiques moyennes et la variabilité des genitalia mâles dans les populations supposées pures. La comparaison des individus de La Bessée avec des lots de référence a permis, dans une certaine mesure, de définir des formes intermédiaires; elles se sont révélées moins abondantes que ne le supposait PICARD (14 p. cent environ) et la dominance des genitalia de type *carlinae* n'apparaissait pas aussi évidente.

L'existence sur la zone de contact d'individus intermédiaires, interprétés comme des hybrides, nous avait conduit à conclure, à la suite de VERITY et de PICARD, à la conspécificité de *carlinae* et *cirsii*. Cette conclusion fut bientôt mise en doute (GUILLAUMIN, 1964) et les deux espèces furent à nouveau séparées. R. de JONC (1972) se rallie à cette conception et regroupe les deux espèces en une super-espèce.

Un individu présentant une structure intermédiaire n'est pas forcément un hybride; il pourrait être un cas extrême de variation individuelle; mais le fait que des intermédiaires ne se rencontrent que dans la zone de contact est un argument en faveur de l'existence d'une zone d'hybridation. L'intérêt d'une analyse détaillée de cette question n'avait pas échappé à PICARD qui suggérait : « Il conviendrait donc de rechercher, en quelque sorte à mi-pente les éventuels contacts entre *carlinae* et *cirsii* ». C'est la tâche à laquelle je me suis consacré ces dernières années, en faisant une étude détaillée d'un point de cette zone de contact, dans la haute vallée de la Durance et en procédant à une analyse minutieuse des caractéristiques écologiques, morphologiques, biométriques, des populations naturelles.

Dans la suite de ce travail, nous parlerons des espèces elles-mêmes en les désignant par *P. carlinae* et *P. cirsii*. Les mots *carlinae*

et *cirsii* employés seuls désigneront plutôt le faciès et les caractéristiques morphologiques de l'espèce correspondante.

## I. — CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES LOCALITÉS DE LA VALLÉE DE LA DURANCE

### A) Distribution des deux espèces dans les Alpes

Les localités de *P. carlinae* et de *P. cirsii* dont la liste suit ont été relevées dans les travaux de WARREN (1926), VERITY (1947), EVANS (1949), PICARD (1950), KAUFFMANN (1951) (pour les collections suisses), dans les collections du Museum d'Histoire naturelle de Paris et du British Museum of Natural History et dans différentes collections particulières.

La répartition générale des deux espèces est donnée dans la figure 1.

	<i>carlinae</i>	<i>cirsii</i>
Alpes-Maritimes .....	St-Martin-de-Vésubie Menton	St-Martin-de-Vésubie St-Auban Caussols
Basses-Alpes .....	Digne Larche	Digne Entrevaux
Hautes-Alpes .....	La Bessée Vallouise Névache Presle Vallée du Fournel Mt-Brevent Bourg-St-Maurice Mt-Genèvre La Grave Champoléon	La Bessée Vallouise ? Névache ?? Presle Pelvoux Gap
Isère .....		Val Godemar Bourg d'Oisans Gresy-sur-Aix
Savoie .....	Mt-Revard	Annecy
Haute-Savoie .....	Pralognan Argentière	Mt-Salève

	<i>carlinae</i>	<i>cirsii</i>
Suisse .....	Glacier du Rhône Riffel Alp Simplon Zermatt Saas Fee Oberland Berissal Valtourmanche	Canton de Vaud Genève Apoine
Italie .....	Val d'Ieri Cognetal Courmayeur Avola Val d'Ossola	
Allemagne .....	Bonn ?? Lauterbrunnen	Nuremberg Purth Kreuznach Ulm
Autriche .....	Tyrol Vienne	

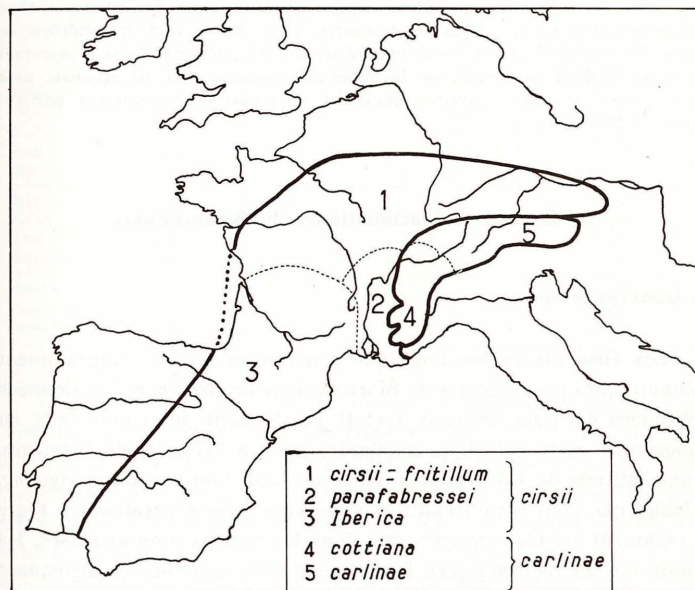


FIGURE 1

Carte de la répartition de *P. carlinae* et *P. cirsii* (modifiée d'après PICARD, 1950).



Les localités connues sont encore trop peu nombreuses et trop dispersées pour qu'on puisse tracer avec précision la démarcation entre les deux espèces. On peut cependant remarquer que les localités communes aux deux espèces sont fort rares et se réduisent à trois points :

St-Martin-de-Vésubie, Digne, et la Haute vallée de la Durance.

La présence de *cirsii* à Névache, déjà mise en doute par FIGARD, est fort peu probable. Il s'agit vraisemblablement d'une erreur de détermination.

Les localités de Presle et de Vallouise sont déjà bien éloignées du domaine de *cirsii* comme nous le verrons par la suite; dans le cas de Presle, il s'agit d'un individu isolé capturé par P. GINIBRE, un *cirsii* « authentique » « égaré » à quinze kilomètres de la limite de l'espèce. Les captures de 1972 (un mâle et une femelle) confirment cette interprétation; le mâle est un *carlinae* typique; la femelle possède des genitalia de type *carlinae* mais un faciès de type *cirsii*.

Il en est vraisemblablement de même pour le *cirsii* de Vallouise signalé par DE LESSE et pour ceux de Pelvoux (ALLARD), dans la mesure où la détermination des individus de cette dernière localité est exacte.

On remarquera que les trois « zones de contact » sont situées dans la partie la plus méridionale de la ligne de démarcation. Aucune localité commune n'est signalée de Savoie, Haute-Savoie ou Suisse. Nous avons vu que la même situation se retrouve avec *P. malvae* et *P. malvoides*. Ces deux observations sont à rapprocher. On se souvient que *Pieris napi* et *Pieris bryoniae* possèdent une zone d'infertilité dans les Alpes méridionales, alors qu'ils sont interstériles en Savoie. Dans ce dernier cas l'infertilité semble liée aux conditions climatiques (PETERSEN, 1955). Il est certain que les Alpes méridionales et le Briançonnais, avec leurs vallées largement ouvertes, jouissent de conditions climatiques particulièrement favorables.

## B) Conditions bioclimatiques du Briançonnais

### 1) Données générales.

Les éléments de bioclimatique générale m'ont été obligeamment communiqués par le Centre de Bioclimatique de Briançon. Les données présentées dans les tableaux I et II proviennent de relevés faits au Laboratoire météorologique du Centre situé à l'Hôpital de Briançon, à une altitude de 1 324 mètres. Elles ne sont donc, en toute rigueur, valables que pour cette localité et ne peuvent être généralisées à toute la région. Il est bien évident que, dans les régions montagneuses, les conditions microclimatiques locales sont très variables et dépendent de l'altitude, de l'orientation, du couvert végétal, etc.

TABLEAU I

Températures à Briançon. Moyennes sur trois années (1961, 1962, 1963).  
D'après les documents communiqués par le Centre de Bioclimatique de Briançon.

Mois	Moy. des Max. absolus	Moy. des Mini absolus	Moy. des Max. moyens	Moy. des Mini. moyens	Ecartés moyens	Jours de gelée
Janvier	7,4	-14,1	2,8	-6,90	9,70	30
Février	11,8	-12,9	4,9	-5,90	10,80	27,3
Mars	13,2	-11,1	7,6	-3,56	11,16	26,7
Avril	19,4	- 5,0	11,3	2,66	8,74	11,66
Mai	22,8	- 2,0	15,9	3,74	11,16	3,0
Jun	29,3	3,0	22,11	7,87	14,24	0,0
Juillet	28,4	4,36	24,02	9,22	14,80	0
Août	28,9	3,89	24,24	9,50	14,74	0
Septem.	27,13	2,03	20,84	7,87	12,97	0,3
Octobre	22,4	- 2,4	15,50	3,57	11,93	5
Novembre	13,2	- 7,4	7,02	-3,00	10,02	20
Décembre	13,4	-13,6	4,07	-5,31	9,38	27,3

TABLEAU II

Ensoleillement à Briançon. Moyennes sur trois années (1961, 1962, 1963).  
D'après les documents communiqués par le Centre de Bioclimatique de Briançon.

	Nombre de jours ensoleillés	Nombre de jours sans soleil	Total des jours ensoleillés	Ensoleillement mensuel en heures
Janvier	10,66	5,00	26,00	146,33
Février	13,66	3,66	24,33	158,00
Mars	16,00	3,66	27,33	213,36
Avril	8,66	4,00	26,00	198,33
Mai	5,66	1,00	30,00	263,13
Juin	3,33	0,66	29,33	247,00
Juillet	4,33	0	31,00	280,00
Août	11,66	0	31,00	285,96
Septembre	10,66	1,66	28,33	217,23
Octobre	14,33	2,00	29,00	196,17
Novembre	5,33	6,00	24,00	114,57
Décembre	12,00	3,33	27,66	151,53

Le tableau I regroupe les données thermiques. En plus de l'évolution de la température moyenne au cours de l'année, il donne la variation de l'amplitude de la thermopériode au cours du cycle nyctéméral (colonne 5). Il est curieux de remarquer que l'écart de température moyen entre le jour et la nuit est beaucoup plus fort pendant les mois d'été (près de 15°) que pendant les mois d'hiver (8°). La période favorable au développement de la plupart des Insectes, relativement courte, n'excède guère quatre mois.

Le second tableau résume les caractéristiques de l'ensoleillement (région la plus ensoleillée de France après la Côte l'Azur). Ce facteur est important puisqu'il conditionne l'activité de nombreuses espèces d'Insectes et tout particulièrement celle des Hespérides.

## 2) Données locales.

A ces données très générales, nous pouvons ajouter quelques observations personnelles relevées dans des localités en altitude.

Les mesures ont été faites avec un thermohygrographe; ne disposant que d'un seul appareil, il ne m'a malheureusement pas été possible de faire des enregistrements simultanés dans différentes localités. Elles ont été réalisées au cours des deuxième et troisième semaines d'Août 1965, pendant une période de beau temps stable. Les observations sont groupées dans le Tableau III. L'enregistreur est toujours abrité du rayonnement solaire direct, mais n'est pas toujours dans les conditions d'un abri météorologique classique.

Ce qui est important, d'ailleurs, dans le comportement des Insectes, ce n'est pas tellement la température « ambiante », mais

TABLEAU III

Relevés de la température et de l'hygrométrie dans trois localités du Briançonnais au cours des deuxième et troisième semaines du mois d'août 1965.

Localité	Altitude		Température				Hygrométrie		
			Heure	Maxi	Mini	Ecart	Heure	Maxi	Mini
Queyrières (Le village) Terrasse orientée Sud-Est	1250	1	7 h 30 11 h 30	26°	8°	18°	5 h 30 11 h	68	28
		2	7 h 11 h	30°	10°	20°	6 h 11 h	66	23
		3	8 h 13 h	16°	11°	5°	4 h 12 h	83	41
La Gardière Pente orientée Ouest Sud-Ouest abris de roches	1700	1	9 h 30 16 h 30	17°	14°	3°	13 h 18 h	90	58
		2	11 h 30 20 h	20°	12°5	7°5	6 h 19 h	84	42
L'Oriol Pente orientée au Sud	2200	1	8 h 30 16 h 30	18°	11°	7°	6 h 10 h 30	67	54
		2	8 h 30 16 h 30	18°	13°	5°	8 h 30 18 h 30	88	66

plutôt la température interne atteinte par leur organisme selon les différentes conditions dans lesquelles ils peuvent se trouver. On aura une idée des fluctuations thermiques que peut subir un Insecte au repos en comparant les températures d'équilibre prises par le réservoir d'un thermomètre à mercure placé dans différentes conditions (Tableau IV).

La température d'un Insecte en pleine activité (vol) est supérieure à la température ambiante du fait de l'accroissement du métabolisme.

L'activité des *Pyrgus* nécessite le rayonnement solaire direct. Des papillons placés dans une boîte en plastique transparent s'agitent tant qu'ils sont maintenus au soleil; placés à l'ombre (temp. moyenne 18°), ils se calment très rapidement et, au bout de 3 à 4 minutes, gisent sur le flanc, inertes. On peut alors les manipuler sans qu'ils bougent; replacés au soleil, l'agitation reprend dans les cinq secondes qui suivent.

Le facteur luminosité intervient aussi, car l'engourdissement est plus rapide, pour une température ambiante donnée, si l'obscurité est presque totale que si la luminosité ambiante est intense.

TABLEAU IV

Relevés de températures ambiantes locales (températures d'équilibre du réservoir d'un thermomètre à mercure, assimilées aux températures internes d'un insecte au repos placé dans les mêmes-conditions).

Conditions	Heure	Queyrières (1250 m)	La Gardière (1700 m)	L'Oriol (2200 m)
A l'ombre	6 h			6°5 à 1 m du sol
"	8 h		10° à 1 m du sol	
Au soleil	11 h	36° contre les pierres	30° sur gravier	22° à 1 m du sol
"	"	29° dans la cage d'élevage	25° à 20 cm du sol	
"	"		27° à la surface des végétaux	
A l'ombre	"		18° au sol (terre)	
"	"		19°5 au sol (roche)	
"	"		20° à 1 m du sol	



### C) Caractéristiques écologiques des localités où volent les *Pyrgus*

Les *Pyrgus* ont une répartition très hétérogène; ils sont en général groupés en populations plus ou moins importantes occupant un habitat le plus souvent assez bien délimité. Dans chaque habitat la densité est très variable et dépend à la fois de son étendue et de l'effectif de la population qui l'occupe. De telles populations comportent des mâles et des femelles, et la proportion relative des deux sexes varie au cours du temps. Au début de la période de vol (à partir du 15 juillet), on ne rencontre que des mâles; ceux-ci deviennent de plus en plus abondants jusqu'à la première semaine d'août. Puis les premières femelles commencent à apparaître; leur nombre augmente tandis que celui des mâles diminue. L'éclosion se poursuit jusqu'à la première semaine de Septembre; à cette époque, le nombre des mâles reste encore supérieur à celui des femelles.

On rencontre parfois ces papillons à l'état isolé, volant très vite, près du sol; il s'agit toujours, dans ces cas là, de mâles. Ces derniers sont capables de déplacements importants et peuvent se regrouper avec d'autres Hespérides et des Lycénides, autour d'endroits humides, loin de leur habitat normal. Il est curieux de constater que, dans de tels rassemblements, on trouve quelques Lycènes femelles, mais jamais de femelles de *Pyrgus* (il n'y en avait aucune parmi les 175 *carlinae* capturés autour de la même flaque à Cervières). Ces rassemblements peuvent se faire dans les endroits les plus variés, qui ne peuvent en aucun cas être considérés comme l'habitat normal de l'espèce.

Les localités décrites ci-dessous correspondent à des habitats normaux, dans lesquels on rencontre à la fois mâles et femelles et la plante nourricière; celles dans lesquelles ont été capturés de petits échantillons hétérogènes ou des individus isolés seront également analysées. Chaque localité est définie par son altitude, son orientation, la nature géologique du sol et la végétation qui le couvre. Pour le couvert végétal, nous avons adopté le découpage et la nomenclature

employés par CADEL et GILOT (1962, Document pour la carte de la végétation des Alpes, feuille de Briançon).

Les différentes localités étagées de 900 à 2 250 m se répartissent dans tous les étages de végétation, sauf dans l'étage alpin terminal.

#### 1) Les étages de la végétation dans le Briançonnais.

De bas en haut nous trouvons quatre grandes divisions :

— Etage des basses montagnes; jusqu'à 1 250 mètres, caractérisé par le Chêne pubescent et le Genévrier turifère.

— Etage montagnard; de 1 250 à 1 800 mètres, caractérisé par le Pin sylvestre.

— Etage sub-alpin; de 1 800 à 2 400 mètres, caractérisé par le Pin à crochet, le Pin cembro, le Mélèze et le Rhododendron.

— Etage alpin; au-dessus de 2 400 mètres, caractérisé par la pelouse alpine.

Il est à noter que les essences citées sont caractéristiques de la limite supérieure de l'étage, mais pas du tout de la limite inférieure. Chaque étage est divisé en séries qui ne correspondent pas à une subdivision altitudinale, mais plutôt à des associations végétales caractéristiques. Les séries, ou les sous-séries définies comportent chacune des formations boisées, des pelouses et des landes. Ce sont ces deux dernières qui constituent l'habitat préférentiel des *Pyrgus*; on ne les rencontre jamais dans les zones boisées denses, mais parfois à l'état sporadique dans les sous bois clairs de Mélèze.

#### 2) Les pelouses et les landes.

##### a) Etage des basses montagnes.

Les pelouses, les landes et les éboulis de cette zone montrent de grandes analogies avec celles du Montagnard sec (voir ci-dessous). On notera cependant l'abondance plus grande d'espèces xérophiles comme *Stippa pennata*, *Stippa capillata*, *Astragalus vesicarius*, etc.

b) *Etage montagnard.*

— Série normale du Pin sylvestre. Les pelouses et les landes sont caractérisées par les graminées *Festuca duriuscula* et *Koeleria vallesiaca* et présentent un faciès sec, avec nombreuses espèces xérophiles; la Lavande, *Lavandula verix*, peut y être abondante, mais sporadique. Dans les landes, les arbustes les plus fréquents sont le Genévrier commun et l'Épine vinette.

— Série supérieure du Pin sylvestre.

• Montagnard supérieur sec. La pelouse de cette série ressemble à la précédente, la Graminée la plus caractéristique reste *Festuca duriuscula*, relayée par *Arrhenaterum elatius* en terrain siliceux. Les relevés botaniques révèlent que *Potentilla verna* y est fréquente, voire abondante.

• Montagnard supérieur mésophile. Cette série caractérisée par la présence du Mélèze, montre un faciès plus ombrophile. Les espèces caractéristiques de cette pelouse sont *Arrhenaterum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Lacerpitium latifolium*.

c) *Etage subalpin.*

Deux types de pelouses se rencontrent dans cet étage :

— l'un de type sec, de la série du Pin à crochet subalpin, caractérisé par *Festuca duriuscula* ou *Brachipodium pinnatum* et *Bromus erectus*, accompagnées d'espèces xérophiles.

— l'autre, plus riche, de la série du Mélèze s'établit sur des sols frais. Il est caractérisé par *Trisetum flavescens* et *Polygonum bistorta*. Dans les landes de cette série, les arbustes sont *Juniperus nana* et *Rhododendron ferrugineum*. Les relevés botaniques de ces pelouses ne mentionnent aucune espèce de *Potentilla* comme caractéristique de l'association végétale, mais certaines espèces sont abondantes par plages.

3) *Caractéristiques pédologiques générales de la région.*

La grande variabilité des roches mères est à l'origine des sols très diversifiés qui peuvent se caractériser par trois composantes principales :

teneur en calcaire,  
teneur en silice,  
teneur en argile.

Une autre caractéristique des sols est leur profondeur. Par l'ensemble de ces quatre composantes, on peut définir toute une gamme de variations allant des sols riches en calcaire et très secs, généralement minces, aux sols riches en argile, profonds et frais. Le schéma suivant emprunté à CADEL et GILOT (fig. 2) indique les possibilités pédologiques des différentes roches mères.

Les formations glaciaires très répandues dans la région ont une composition très variable suivant leur origine lithologique.

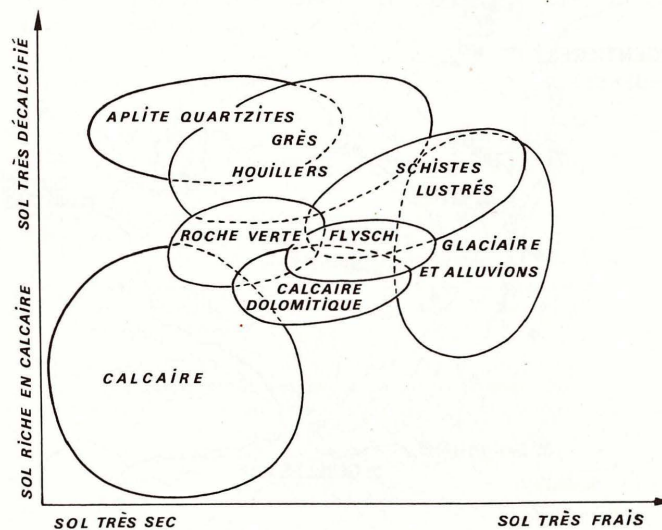


FIGURE 2

Caractéristiques pédologiques en fonction de la nature du substrat  
(Emprunté à CADEL et GILOT, 1965).



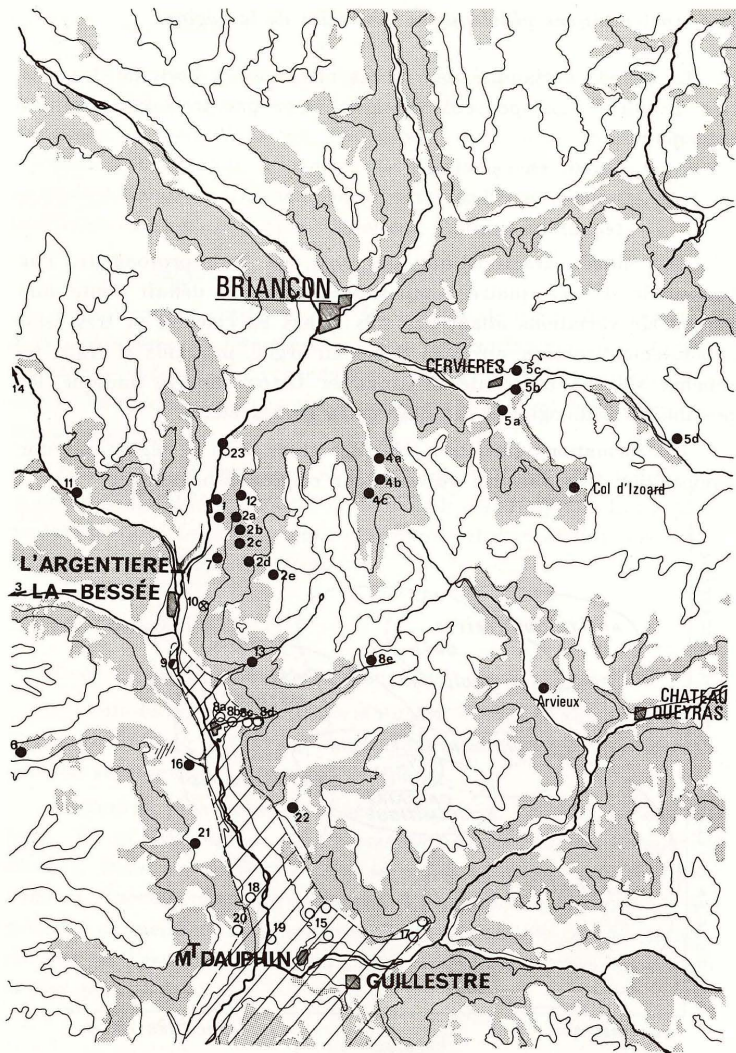


FIGURE 3

Carte générale de la haute vallée de la Durance indiquant les localités prospectées.  
Les localités 3 et 14 se trouvent en dehors des limites de la carte.  
La zone hachurée correspond à l'extension de *P. cirsi*.

#### D) Liste descriptive des localités prospectées

Le type d'échantillon capturé dans chacune des localités est indiqué en abrégé; Pop. : population (suivie de son numéro), P. éch. : petit échantillon. ind. isol. : individu isolé... La Figure 3 montre la répartition de ces localités dans la Haute Vallée de la Durance.

##### Loc. 1. Queyrières.

- 1 a. Pied du « Château ». 1 250 mètres, or. Est. Ind. isol.  
Éboulis rocheux, roches siliceuses, grès micacés, conglomérats.  
Végétation xérophile à *Stippa pennata*; zone de cultures à la limite entre l'étage des basses montagnes et le Montagnard.
- 1 b. Bords des chemins et cultures. 1 250 mètres, or. Sud-Ouest. Ind. isol.  
Sous-sol, terrain carbonifère à dominance siliceuse (schistes noirs, grès micacés, conglomérats).  
Végétation : cultures, et dans les parties abandonnées, faciès des pelouses xérophiles de l'étage montagnard.

##### Loc. 2. De Queyrières aux chalets de L'Oriol.

- 2 a. « La Fournière ». 1 500 mètres, or. Ouest, P. éch.  
Sous-sol carbonifère comme pour la localité précédente.  
Végétation : petite prairie en bordure d'un bois de pins (série normale du Pin sylvestre).
- 2 b. « Roche blanche de Celse ». 1 600 mètres, or. Ouest, P. éch.  
Terrain glaciaire : éboulis consolidés formés de débris des niveaux supérieurs (Trias moyen, calcaire dolomitique et jurassique, calcaire, marbre de Guillestre qui forme la falaise terminale).  
Végétation : prairies de fauche, pelouse de la série du Pin sylvestre en bordure de forêt.
- 2 c. « La Gardière », 1 700 mètres, or. Ouest. Pop. 7 (ca).  
Terrain glaciaire, présentant en partie les mêmes caractéristiques que dans la localité précédente, mais situé au pied d'un pointement du Trias inférieur (Werfernien), constitué de quartzites dont les éboulis participent au glaciaire local. Terrain plus frais.  
Végétation : ancienne prairie de fauche entourée de bois de Pins et de Mélèzes; pelouses d'aspect moins xérophiles que les précédentes.
- 2 d. « Le Clos du Casset ». 1 900 mètres, or. Ouest. Pop. 8 (ca).  
Mêmes caractéristiques pédologiques que la précédente, petite pelouse de la sous-série du Mélèze montagnard.



- 2 e. « La Fontaine de la Souche ». 2 000 mètres, or. Sud-Ouest. P. éch. (ca).  
Eboulis glaciaires consolidés, mélange de Trias siliceux et de Jurassique calcaire.  
Sous-bois de Mélèzes à strates herbacées importantes, riches en *Helianthemum*.
- 2 f. « L'Oriol ». 2 200 à 2 250 mètres, or. Sud-Ouest. Pop. 2, Pop. 3, Pop. 14 (ca).  
Terrain à dominante calcaire. La prairie est située sur du glaciaire formé à partir des calcaires dolomitiques du Trias moyen, des calcaires du Jurassique supérieur et de la base du Crétacé. Il faut noter au niveau des Chalets et un peu en contrebas un pointement de quartzite du Trias inférieur.  
Végétation : Vaste prairie subalpine associée au mélézéen.
- Loc. 3. *Vallée du Fournel*. 1 500 m, or. Est.  
Terrains glaciaires et alluvions du torrent.  
Prairies et végétation du bord des eaux.  
Dans cette localité qui semblait propice, aucun *Pyrgus* n'a été capturé ; mais elle n'a été visitée qu'une fois en début de saison, l'absence de *cartinae*, attendue dans cette localité, n'est pas significative.
- Loc. 4. *Les Ayes*.
- 4 a. « Le village ». 1 700 mètres, or. Nord-Est. Pop. 9 (ca).  
Prairie de fauche dans la série du mélèze montagnard.
- 4 b. Bord du torrent, 1 850 mètres, or. Nord-Sud.  
Lit de galets et d'alluvions du torrent.  
Végétation rase associée à la série du Mélèze montagnard.
- Loc. 5. *Cervières*.
- 5 a. Raccourci de la route du Col d'Izoard. 1 600 mètres. Or. Sud-Est. P. éch. (ca).  
Glaciaire et trias calcaréo-dolomitique.  
Prairie de fauche du Montagnard mésophile.
- 5 b. Ancienne route du Bourget. 1 600 mètres. Or. Ouest. P. éch. (ca).  
Eboulis glaciaires et triasiques.  
Végétation des « délaissés graveleux » à rattacher au Montagnard supérieur sec.
- 5 c. Haut de Cervières. 1 650 mètres. Or. Sud. P. éch. (ca).  
Schistes lustrés, roches vertes, trias.  
Pelouse à Lavande du Montagnard.
- 5 d. « Les Fonts ». 1 950 mètres. Or. Est-Ouest. Pop. 1 (ca).  
Eboulis glaciaires à base de schistes lustrés.  
Prairies de fauche du montagnard mésophile, transition à la prairie sub-alpine de la série du Mélèze.

- Loc. 6. *Vallée de Freyssinière*.  
Bords de chemins près des Violins. 1 350 mètres. Or. Sud-Ouest. Pop. 10 (ca).  
Grès du Champsaur, grès et schistes noirs.  
Prairie humide dans la série normale du Pin sylvestre.
- Loc. 7. *Ste-Marguerite*. 1 600 mètres. Or. Ouest. P. éch. (ca).  
Petite prairie analogue à celle de La Gardière (2.1700) en contrebas de laquelle elle est située.
- Loc. 8. *La Roche de Rame*.
- 8 a. « Les Izoards ». 1 000 mètres. Or. Ouest. P. éch. (ci, ca).  
Calcaires jurassiques.  
Bord de route dans des cultures.
- 8 b. De 1 100 à 1 400 mètres. Orientation générale : Ouest. Pop. 6, Pop. 13 (ci).  
Cette localité, très étendue, n'est pas vraiment homogène. On remarque, le long de la route qui monte au Lauzet, trois aires de condensation de la population de papillons : une vers 1 200 mètres, une autre entre 1 250 et 1 300 mètres et une à la limite inférieure de la forêt entre 1 350 et 1 400 mètres ; elles se répartissent dans deux types principaux d'habitats.  
De 1 100 à 1 300 mètres. Dans les zones les plus basses le sol est essentiellement calcaire, constitué d'éboulis à gros blocs où affleurent largement les calcaires jurassiques et les calcschistes néo-crétacés.  
Végétation xérophile, anciennes cultures abandonnées reconquises par la nature, landes à Lavande.  
De 1 300 à 1 400 mètres. Au-dessus, terrain glaciaire consolidé et affleurement du Trias moyen calcaire et dolomitique.  
Pelouses de la série du mélézéen montagnard.
- 8 c. « Le Cougnet ». 1 900 mètres. Or. Ouest. P. éch. (ca).  
Terrain glaciaire à composante calcaire prédominante (le Trias moyen et le Jurassique le surplombent).  
Prairie subalpine associée au mélézéen.
- Loc. 9. *L'Argentière*. Rive droite de la Durance. 960 mètres. Or. Est. P. éch. (ca, ci).  
Alluvions de la Durance, galets et sable.  
Végétation du type « bords des eaux » caractérisée par diverses espèces de Saules et le Peuplier noir.
- Loc. 10. *L'Argentière*. Rive gauche de la Durance. 1 000 - 1 100 mètres. Or. Ouest.  
Pentes raides dans le glaciaire et les éboulis à gros blocs, affleurements du Trias moyen calcaire.  
Lande très sèche de la série normale du Pin sylvestre caractérisée par une flore xérophile.  
Il est à noter que cette localité n'héberge ni *cartinae* ni *cirsii*, mais seulement *Pyrgus alveus*.



- Loc. 11. *Les Vigneaux*. Rive gauche de la Gyrone. 1 100 mètres. Or. Sud-Est. Ind. isol.  
Glaciaire et alluvions récentes.  
Végétation : cultures et formations de la série du chêne pubescent de l'étage des Basses Montagnes.
- Loc. 12. *Le Ravin de Queyrières*. 1 300 mètres. Or. Sud. P. éch. (ca).  
Trias quartzique et glaciaire.  
Prairie de fauche dans la série normale du Pin sylvestre.
- Loc. 13. *Ravin du torrent de l'Ascension*. 1 200 - 1 300 mètres. Or. Sud-Ouest. (ca, ci).  
Terrain calcaire triasique et calcschistes néo-crétaqués.  
Végétation xérophile, friches, landes à Lavande.
- Loc. 14. *Vallée de l'Ailefroide*.  
14 a. Pelvoux. 1 300 mètres. Or. Nord-Est. P. éch. (ca).  
Alluvions du bord du torrent.  
Végétation à *Salix* type « Bord des eaux ».  
14 b. Ailefroide. 1 700 mètres. Or. Est. P. éch. (ca).  
Terrain glaciaire.  
Sous-bois clairs du mélézéen montagnard supérieur mésophile.
- Loc. 15. *Eygliters*. 1 300 à 1 350 mètres. Or. Sud-Ouest. P. éch. (ci).  
Terrain glaciaire à dominante calcaire avec affleurement des calcschistes et flysch brun.  
Landes de la série du Chêne pubescent avec Genévrier turifer et touffes de Lavande.
- Loc. 16. *Paillon* (Rive droite de la Durance). 1 100 mètres. Or. Est. P. éch. (ca).  
Au niveau du verrou glaciaire fermant l'entrée de la Vallée de Freyssinière; dans les calcaires dolomitiques du Trias moyen.  
Cultures.
- Loc. 17. *Gros*. (Rive droite du Guil, face à Guillestre). 1 400 à 1 600 mètres. Or. Sud. Pop. 12 (ci).  
Flysch noir et calcschistes paléocènes. Plus haut, affleurement de dolomie et de gypse du Keupper. Eboulis glaciaires.  
1 400 mètres : Cultures et friches à Lavande.  
1 600 mètres : Prairies à *Carlinae acanthifolia* et cultures en bordure de bois de Pins.
- Loc. 18. *Les Eymards* (Bord du torrent de St-Thomas). 1 100 mètres. Or. Est. Pop. 11 (ci).  
Eboulis à gros blocs. Affleurement de calcaire jurassique.  
Anciennes cultures en friche, haies vives, faciès xérophile avec touffes de Lavande.

- Loc. 19. *Bord de la route de Réotier*, face à Mont-Dauphin. 900 mètres. Or. Est. Ind. isol.  
Alluvions de la Durance.  
Végétation des « délaissés graveleux », étage des Basses Montagnes.
- Loc. 20. *Table d'orientation du Truchet*. 1 300 - 1 400 mètres. Or. Est. P. éch. (ca).  
Glaciaire et flysch (flysch à helminthoïdes et flysch brun).  
Clairière en bordure de falaise dans les Mélèzes (sous série du Mélèze montagnard mésophile). Prairies avec touffes de Lavandes.
- Loc. 21. *Le Ponteil*. 1 300 mètres. Or. Est. P. éch. (ca).  
Glaciaire et calcaire jurassique.  
Culture.
- Loc. 22. *Villard St-Crépin*. 1 600 mètres. Or. Ouest. P. éch. (ca).  
Terrain calcaire du Trias moyen et de l'Infralias, glaciaire.  
Cultures, haies vives, bosquets de reboisement.
- Loc. 23. *Presle*. Les bords de la Durance. 1 100 m. Or. Sud. P. éch. (ca).  
Graviers et alluvions du lit de la rivière.  
Végétation du bord des eaux.

## II. — STRUCTURE DES POPULATIONS NATURELLES DE LA VALLÉE DE LA DURANCE

### A) Variabilité intrapopulations

Une première investigation a consisté à comparer la distribution des caractères les plus significatifs, pour la discrimination spécifique, dans les populations de la zone de contact à celle qu'ils présentent dans les populations de référence.

#### 1) Populations à faciès *carlinae*.

a) Population de l'Oriol (Queyrières 2 200), P2, P3, P14.

α) Variabilité comparée des caractères les plus discriminants. La fig. 4 montre que, pour chaque caractère, l'amplitude de variation

est identique à celle observée dans la population type P1. Cependant, pour la largeur du cœcum penis (LIP), la dispersion s'étale vers les valeurs fortes (accentuation de la tendance *carlinae* chez certains individus).

β) Dispersion des individus par rapport au cadre de référence.

L'étude de la variabilité intrapopulation, comparée à la variabilité interpopulation par la méthode du  $D^2$  de Mahalanobis, a fait l'objet d'un travail particulier (GUILLAUMIN et LEFÈVRE) dans lequel sont données les figures de projection des individus de toutes les populations étudiées, par rapport au cadre de référence.

La dispersion générale des individus dans le plan des deux premiers axes  $Z_1$  et  $Z_2$  s'inscrit dans les limites (seuil à 99,9 p. cent) de dispersion de P1. De rares individus se projettent légèrement en dehors.

La population P14, dont la taille moyenne est sensiblement la même que celle de P1, présente le même type de distribution groupée mais décalée. On peut faire les mêmes remarques générales pour la population du Clos du Casset P8 (Queyrières 2.1900).

b) Population de la Gardière, Queyrières (2.1700), P7.

Bien que les distributions des caractères les plus significatifs, pris individuellement, ne débordent pas du cadre de dispersion de P1 (fig. 5) indiquant une variabilité générale un peu plus grande, deux individus particuliers se détachent en direction des populations à tendance *cirsii* et nous verrons que l'analyse discriminante les classe comme intermédiaires. On ne peut manquer de relier ce fait à la constatation que P7 est, de toutes les populations à « tendance *carlinae* », celle qui présente les distances les plus faibles avec toutes les populations de tendance *cirsii*.

L'échantillon de Sainte-Marguerite (Localité 7, située un peu en contrebas de la Gardière) est beaucoup plus hétérogène, il possède des individus à tendance plus franchement *cirsii*. La présence de telles formes intermédiaires serait une indication de remontées d'éléments *cirsii*. Nous reviendrons sur ce point.

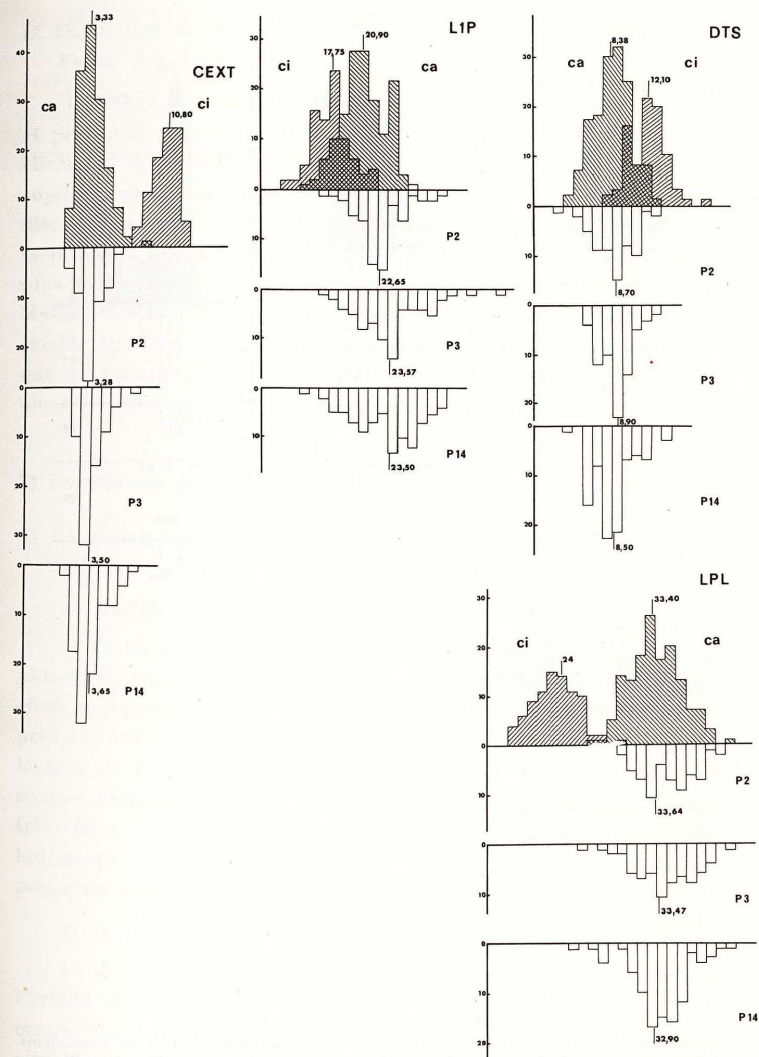


FIGURE 4  
 Comparaison de la distribution des caractères les plus discriminants dans les populations à faciès *carlinae* de « l'Oriol » : P2, P3, P14, et dans les populations de référence : P1 (ca) et P4 + P5 (ci).



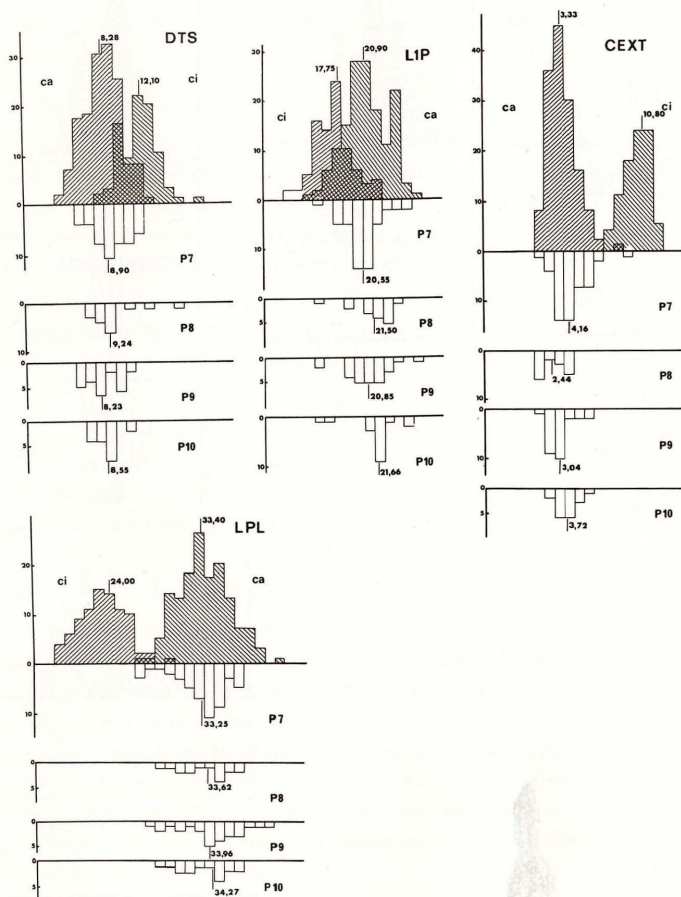


FIGURE 5

Comparaison de la distribution des caractères les plus discriminants dans les populations à faciès *carlinae* : P7, P8, P9 et P10 et dans les populations de référence : P1 (ca), P4 + P5 (ci).

c) Population de la Vallée de Freyssinière, P9 et Population de la Vallée des Ayes, P10.

Ces deux populations, situées pourtant très loin l'une de l'autre et provenant d'altitudes très différentes, sont très semblables entre elles et à la population de référence. Nous pourrions répéter à leur sujet ce que nous avons dit à propos de P2, P3 et P8. L'analyse discriminante ne révèle aucun individu à tendance intermédiaire, même dans la population de la Vallée de Freyssinière, qui n'est pas plus éloignée de la limite de *cirsii* que la population de Sainte-Marguerite. Elle se trouve même située à une altitude plus basse. Il semble qu'elle soit « protégée » des remontées de *cirsii*. Nous verrons que le verrou glaciaire qui barre l'entrée de cette vallée est un obstacle efficace.

2) Populations à « faciès *cirsii* ».

a) La population de la Roche de Rame, P6 et P13 (Loc.8, 1 000 - 1 400 m).

α) Variabilité des caractères les plus discriminants.

Dans les deux échantillons P6 et P13 de cette population, l'amplitude de variation de certains caractères couvre à la fois celle de *cirsii* et de *carlinae*; mais le mode, et aussi la moyenne, restent plus près de ceux de *cirsii* que de ceux de *carlinae* (Fig. 6). Mise à part la largeur de l'espace (ESP), dont la distribution peut être considérée comme bimodale, les autres caractères ont une distribution normale très étalée. Le nombre de dents (DTS) montre cependant une distribution qui se superpose presque exactement à celle de *cirsii*, avec même un débordement vers les valeurs élevées.

β) Dispersion des individus par rapport au cadre de référence.

La dispersion générale de la population n'est plus, comme nous l'avions vu jusqu'ici dans les autres populations, inscrite dans un cercle, mais elle présente, dans le plan Z1, Z2 la forme d'une ellipse allongée, dont le grand axe est nettement incliné sur Z1. Les ellipses de dispersion des deux échantillons P6 et P13 se superposent presque

exactement. Quelques individus viennent se projeter avec les *carlinae* typiques, mais une grande partie se regroupe avec les *cirsii*; le reste occupe une position intermédiaire, du moins le long du premier axe. Un tel type de dispersion met assez en évidence le caractère complexe de la structure de cette population, complexité qu'il convient de préciser et d'interpréter.

#### b) Autres populations et petits échantillons de la zone de contact.

Deux autres populations, celle de Gros, près Mont-Dauphin (P12), et celle des Eymards, torrent de Saint-Thomas (P11), montrent les mêmes caractéristiques que la population précédente, tant dans l'amplitude de variation des caractères pris isolément (Fig. 6) que dans la dispersion des projections; en particulier l'orientation du grand axe de l'ellipsoïde est sensiblement la même dans les quatre échantillons P6, P13, P11 et P12. L'ensemble des populations à « tendance *cirsii* » de la vallée de la Durance semble avoir une unité de structure bien particulière.

Les petits échantillons correspondent, soit à des individus de petites populations dispersées, soit à des individus « en transit », capturés en-dehors des biotopes occupés normalement par les populations. Leur composition, comme nous le verrons plus loin, est souvent très hétérogène.

### B) Interprétation de la variabilité des populations à « faciès *cirsii* »

#### 1) Définition des intermédiaires.

D'après ce que nous venons de voir, on pourrait s'attendre à trouver, dans ces populations, un mélange d'individus possédant les caractéristiques de chaque forme et des individus dont toutes les caractéristiques sont plus ou moins intermédiaires. S'il en est bien ainsi, on devrait trouver, à l'intérieur de ces populations, les mêmes corrélations entre ces caractères que dans les populations de référence. Le tableau V donne les valeurs de ces corrélations dans P1, P5, P6 et les corrélations interpopulation. Il se trouve que les quatre caractéristiques

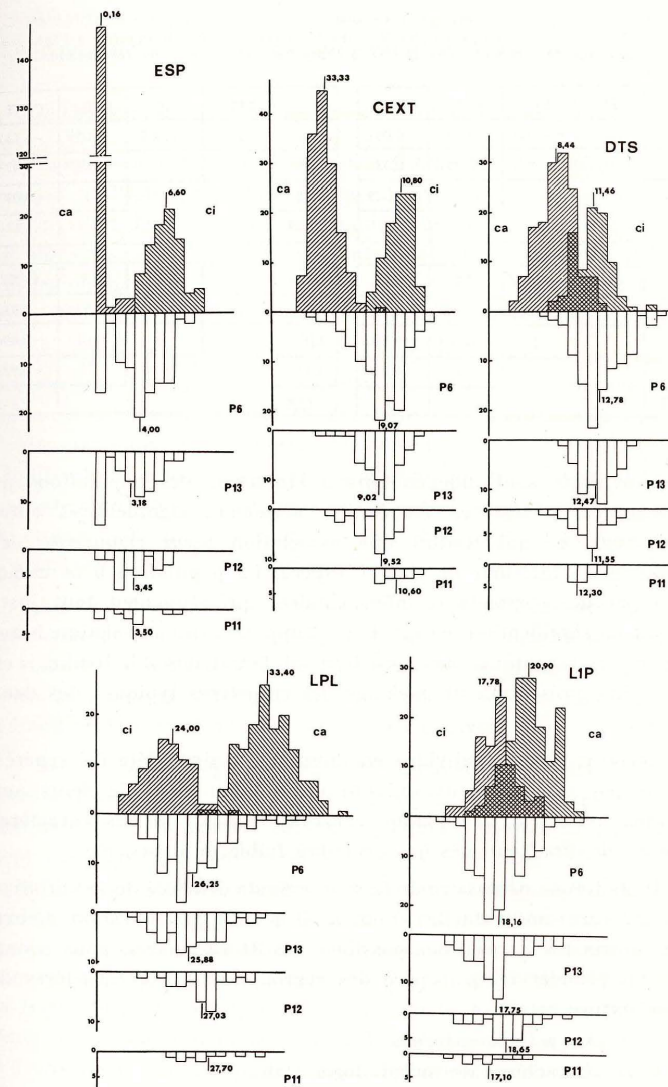


FIGURE 6

Comparaison de la distribution des caractères les plus discriminants dans les populations à faciès *cirsii* : P6, P11, P12, P13, et dans les populations de référence : P1 (ca) et P4 + P5 (ci).



TABLEAU V

Comparaison des intercorrélations entre les caractères les plus discriminants : à l'intérieur des populations de références (P1 et P5), à l'intérieur de P6, et entre les populations.

P 1	LPL	LIP	DTS	CEXT
LPL	1	-0,065	-0,093	-0,061
LIP		1	0,056	-0,038
DTS			1	-0,005
CEXT				1

P5	LPI	LIP	DTS	CEXT
LPL	1	0,065	-0,059	0,147
LIP		1	-0,125	0,073
DTS			1	0,037
CEXT				1

P 6	LPL	LIP	DTS	CEXT
LPL	1	0,44	-0,298	0,240
LIP		1	-0,263	-0,191
DTS			1	0,33
CEXT				1

InL.Po	LPL	LIP	DTS	CEXT
LPL	1	0,866	-0,936	-0,954
LIP		1	0,864	-0,894
DTS			1	0,923
CEXT				1

tères envisagés sont indépendants à l'intérieur des populations de référence, mais sont en corrélation nettement significatives entre populations, ce qui traduit une association assez rigoureuse des caractères à l'intérieur de chaque espèce. La population 6 se caractérise par des corrélations intermédiaires qui atteignent tout juste le seuil de signification, ce qui laisse supposer une association beaucoup moins rigoureuse des caractères et l'existence d'individus « en mosaïque » présentant un mélange des caractères typiques des deux espèces.

Certains types d'individus en mosaïque avaient déjà été repérés, comme par exemple ceux qui ont un nombre élevé de dents aux subunci, associé à une plaque centrale soudée; ou des caractères externes de *cirsii* associés à un nombre faible de dents, etc.

Il était donc nécessaire de faire une étude détaillée de la variation des structures individuelles. Comme il n'était pas question d'envisager toutes les associations possibles des 31 caractères, nous avons, dans un premier temps, opéré des regroupements de caractères de même nature :

Caractères externes

Caractères de morphologie alaire

Caractères de morphologie des genitalia.

Parmi ces derniers, l'un d'eux, la largeur de l'espace (ESP), en raison de son pouvoir discriminant particulier, a été traité séparément.

a) *L'analyse discriminante progressive et fractionnée.*

Calculée à l'aide du programme BMD 07M sur CDC 3600, cette analyse multiple, progressive, permet d'évaluer le taux de discrimination entre deux ou plusieurs populations en faisant intervenir un ou plusieurs caractères. L'ordre d'introduction des variables n'est pas arbitraire, mais décidé par une série de tests conduisant, pour chaque nouvelle variable introduite, au gain maximum de discrimination.

A chaque étape sont donnés : le taux de discrimination entre les populations, les fonctions discriminantes relatives à chaque population et la probabilité pour chaque individu d'appartenir à l'une ou l'autre des populations intervenant dans le calcul des fonctions discriminantes. Le même programme permet en outre, ayant défini en quelque sorte un cadre de référence à partir de populations données, de classer, par rapport à ce cadre, des individus d'autres populations n'ayant pas participé à sa définition.

Au lieu de baser la discrimination sur l'ensemble des trente et un caractères, nous avons répété l'analyse pour chacun des groupes de caractères définis ci-dessus, de manière à mettre en évidence certains types de structure en mosaïque. D'où le qualificatif de « fractionnée » employé pour ce genre d'analyse.

La première étape de l'analyse a consisté à tester la valeur discriminante de chacun de ces groupes de caractères dans les populations de référence. Si les caractères externes (ensemble des sept caractères particuliers et non l'indice de faciès global) et les caractères de genitalia (moins ESP) assurent une discrimination à 100 p. cent des individus de P1 et P5, les caractères alaires n'ont qu'un pouvoir discriminatoire médiocre. Le taux d'erreurs de classement est élevé, résultat auquel on pouvait s'attendre, étant donné la faible différence moyenne constatée par le  $d_h$  (GUILLAUMIN, 1972 a) dans les silhouettes, et la variabilité individuelle importante; nous n'avons donc pas retenu ce groupe de caractères dans la suite des comparaisons.

## b) Les différentes catégories d'individus observées.

La deuxième étape, effectuée avec le même programme d'analyse discriminante (BMD 07M), consiste à classer les individus des populations de la zone de contact en leur appliquant les fonctions discriminantes définies pour les populations de référence. Cela revient à calculer pour chaque individu la probabilité qu'il a d'appartenir à l'une ou à l'autre des populations de référence, c'est-à-dire d'être *carlinae* ou *cirsii*. Il est affecté à la population pour laquelle la probabilité d'appartenance est la plus élevée. Le classement est fait pour chaque groupe de caractères.

Pour un individu donné, quatre possibilités de classement, résumées dans le tableau ci-dessous, sont donc possibles.

	genitalia	caractères externes	
1	<i>carlinae</i>	<i>carlinae</i>	forme typique
2	<i>carlinae</i>	<i>cirsii</i>	} intermédiaires
3	<i>cirsii</i>	<i>carlinae</i>	
4	<i>cirsii</i>	<i>cirsii</i>	forme typique













Pour chacune de ces catégories, l'aspect de la largeur de l'espace (ESP) est ensuite envisagé. Trois modalités sont possibles.

Plaque centrale soudée	ESP = 0	<i>carlinae</i>
Plaque centrale libre espace étroit	$1 \leq \text{ESP} < 4$	<i>carlinae</i>
Plaque centrale nettement libre	ESP $\geq 4$	<i>cirsii</i>

On peut aussi définir 12 catégories d'individus, comme il est indiqué dans le tableau VI.

Deux de ces catégories sont très rares. L'une d'elles n'a même jamais été trouvée; il s'agit d'individus présentant l'association de genitalia de type *carlinae*, et une plaque centrale de la valve très nettement libre. Faut-il voir là l'indice d'une forte liaison génétique des caractères des genitalia? Il est à noter que l'association symétrique : genitalia de conformation générale *cirsii* avec une plaque centrale soudée est relativement fréquente.

TABLEAU VI  
Caractéristiques des douze catégories d'individus rencontrées dans les populations à faciès *cirsii* de la zone de contact.

Symbole graphique	Genitalia	Caractères externes	Esp	Nature
1 	Ca <sup>(1)</sup>	Ca	= 0	} <i>carlinae</i> typiques
2 	Ca	Ca	$\geq 1 < 4$	
3 	Ca	Ca	$\geq 4$	
4 	Ca	Ci <sup>(4)</sup>	= 0	} intermédiaires
5 	Ca	Ci	$\geq 1, < 4$	
6 	Ca	Ci	$\geq 4$	- n'a jamais été trouvée
7 	Ci	Ca	= 0	} intermédiaires
8 	Ci	Ca	$\geq 1, < 4$	
9 	Ci	Ca	$\geq 4$	- intermédiaires ou <i>cirsii</i>
10 	Ci	Ci	= 0	} intermédiaires nets
11 	Ci	Ci	$\geq 1, < 4$	
12 	Ci	Ci	$\geq 4$	- <i>cirsii</i> types

Ca : tendance *carlinae* du caractère;  
Ci : tendance *cirsii* du caractère.

Ces douze catégories ne traduisent évidemment pas toute la gamme de variabilité possible, puisqu'elles ne font intervenir que l'aspect mosaïque, c'est-à-dire les diverses associations des caractères, en principe typique, des deux formes.

Il serait possible d'envisager, pour chaque groupe de caractères, les valeurs moyennes intermédiaires entre les valeurs typiques. Ainsi, pour les caractères externes, les individus dont l'indice de faciès est 7 correspondent à des intermédiaires. On pourrait également envisager les mosaïques au second degré dans les caractères externes et dans les caractères des genitalia, mais on arrive très vite à un nombre prohibitif de catégories (avec trois caractères de genitalia, trois caractères externes, envisagés chacun sous deux modalités, et les trois modalités de la largeur de l'espace, on arrive à 192 catégories, soit plus qu'il n'y a d'individus dans les deux échantillons de la Roche de Rame). Cependant, ce sont des mosaïques de cet ordre que l'on



observe en réalité. Il faut avoir présent à l'esprit que toutes sont possibles, mais avec des probabilités d'apparition très variables.

Dans la suite de cette étude, nous nous limiterons aux douze catégories définies plus haut, tout en étant conscient de la perte d'information que cela entraîne et des erreurs de classement qui peuvent en découler.

c) *Signification des formes intermédiaires.*

Compte-tenu de l'homogénéité rencontrée à l'intérieur des populations de référence et de la localisation de ces formes intermédiaires, uniquement dans la zone de contact des deux espèces, on peut, avec le maximum de vraisemblance, les interpréter comme le résultat d'une hybridation locale. Parmi les très nombreuses catégories d'intermédiaires, certaines correspondent peut être à des hybrides de première génération (F1), mais étant donnée l'impossibilité d'obtenir des hybridations expérimentales, il n'a pas été possible de les identifier. Ne sachant rien des éventuelles relations de dominance ou d'épistasie pouvant exister entre les différents caractères ou leurs différentes modalités, aucune forme intermédiaire ne peut être suspectée, plus qu'une autre, d'être le résultat d'une hybridation directe.

La diversité des formes intermédiaires observées peut s'interpréter par la fertilité des hybrides, sinon entre eux, du moins avec les formes parentes. Elles pourraient être le résultat des divers croisements de F2, F3, et de tous les croisements en retour imaginables.

2) *Composition de la population de la Roche-de-Rame.*

a) *Fréquence des différentes catégories d'individus.*

Cette population apparaît donc comme mixte et hybride. Les proportions relatives des différentes catégories d'individus sont très différentes. La composition des deux échantillons de la population est résumée dans le tableau VII.

TABLEAU VII  
Composition des deux échantillons de la population de la Roche de Rame.

Catégories	1965	1967	Global	Nature
1	4	1	5	} <i>carlinae</i> typiques sub-sp. <i>cottiana</i>
2	4	0	4	
3	0	0	0	} intermédiaires à <i>carlinae</i>
4	2	3	5	
5	1	1	2	
6	0	0	0	} intermédiaires nets
7	4	1	5	
8	6	4	10	} intermédiaires à tendance <i>cirsii</i>
9	23	3	26	
10	5	10	15	
11	17	6	23	} intermédiaires nets
12	43	24	67	
Total	109	53	162	
Après regroupement				
<i>carlinae</i> typiques	8	1	9	
interm. à tendance <i>carlinae</i>	3	4	7	
intermédiaires nets	32	21	53	
interm. à tendance <i>cirsii</i>	23	3	26	
<i>cirsii</i> typiques	43	24	67	
	109	53	162	

Ce sont encore les caractéristiques des genitalia pour lesquelles les structures en mosaïque sont les plus évidentes, et qui définissent les intermédiaires les plus nets.

Si l'on définit le taux d'hybridation par le rapport du nombre d'hybrides au nombre total d'individus, il est d'environ 50 p. cent pour l'ensemble de la population; ce qui peut paraître relativement élevé.

L'association de genitalia de type *cirsii* à un faciès *carlinae* est beaucoup plus fréquente que l'association inverse, surtout dans l'échantillon de 1965; elle l'est moins dans celui de 1967. Les deux types sont à peu près à égalité dans la population 12. PICARD (1950)

avait, d'après l'échantillon de la Bessée, constaté une « dominance des genitalia *carlinae* » et, d'après les modalités qu'il propose pour le passage, à travers les formes intermédiaires, d'une espèce à l'autre, l'association genitalia *cirsii* faciès *carlinae* n'avait pas été observée; mais PICARD n'avait à sa disposition qu'un échantillon restreint et de plus non représentatif d'une population naturelle.

#### b) Variation avec l'altitude.

La localité de la Roche de Rame s'étend depuis la limite du village, 950 m, jusqu'à la bordure inférieure de la forêt, 1 400 m. La population montre des zones de densité plus forte sur des replats plus ou moins horizontaux, étagés le long de la pente; trois zones ont été plus particulièrement prospectées :

- une vers 1 000-1 100 m, occupée par des cultures;
- une seconde vers 1 200-1 250 m, couverte d'anciennes cultures maintenant en friches;
- enfin une troisième vers 1 300-1 400 m, constituée de prairies.

Il m'avait semblé, au cours des chasses, que les *carlinae* typiques (du moins par leurs caractères externes) étaient plus fréquents dans les zones les plus basses.

Il était intéressant d'analyser la répartition des différentes catégories dans les différents niveaux. Le tableau VIII indique la répartition altitudinale des échantillons P6 et P13.

Un seul individu *carlinae*, sur 8 observés dans P6, atteint 1 300 m. On remarquera aussi la raréfaction des genitalia de type *carlinae* dans les niveaux les plus élevés de la localité, et cela dans les deux échantillons. Cette constatation est à l'origine d'une hypothèse sur le mode d'interpénétration des deux espèces qui sera exposée plus loin.

#### 3) Composition des autres populations et petits échantillons.

La composition des populations de Gros (près Mont-Dauphin), P12, et des Eymards (torrent de St-Thomas), P11, est indiquée dans le tableau IX. La composition générale est hétérogène et comporte une proportion de formes intermédiaires (hybrides) voisine de 50 p. cent;

TABLEAU VIII  
Composition de la population de la Roche de Rame en fonction de l'altitude.

Cat.	1965			1967	
	1000-1100	1200-1250	1300-1400	1200-1250	1300-1400
1	1	2	1	1	-
2	1	3	-	-	-
3	-	-	-	-	-
4	1	1	-	3	-
5	-	1	-	1	-
6	-	-	-	-	-
7	-	2	2	-	1
8	-	5	1	-	-
9	2	13	8	1	2
10	-	4	1	9	1
11	1	12	4	4	2
12	4	31	8	21	3
	10	74	25	44	9

TABLEAU IX  
Comparaison de la composition des quatorze populations étudiées. La lettre R, en haut des deux premières colonnes, signale les populations de référence.

	R P1	R P5	P4	P2	P3	P14	P7	P8	P9	P10	P6	P13	P11	P12	
1	■	146	-	-	58	69	88	43	14	24	17	4	1	-	1
2	▲	7	-	-	-	-	5	-	1	2	1	4	-	-	1
3	⊠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	■	-	-	-	3	1	-	-	-	-	2	3	-	-	-
5	⊠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2	-
6	⊠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
7	■	-	-	-	-	2	1	2	1	-	4	1	-	-	1
8	■	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	4	-	-	3
9	⊠	-	-	4	-	1	-	2	-	-	23	3	-	-	1
10	⊠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	10	2	1	-
11	⊠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	6	1	7	-
12	⊠	-	35	47	-	-	-	-	-	-	43	24	5	11	-
Total		153	35	51	61	73	94	50	16	26	18	109	53	10	29
Après regroupement															
<i>carlinae</i> Typ.		153	-		58	69	93	43	15	26	18	8	1	-	2
Int. à tend. ca		-	-		3	1	-	0	-	-	-	3	4	2	3
Int. nets						2		2				32	21	3	12
Int. à tend. ci				4		1	1	2	1			23	3	0	1
<i>cirsii</i> Typ.		-	35	47	-	-	-	1	-	-	-	43	24	5	11



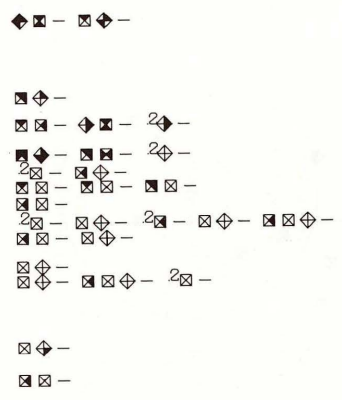
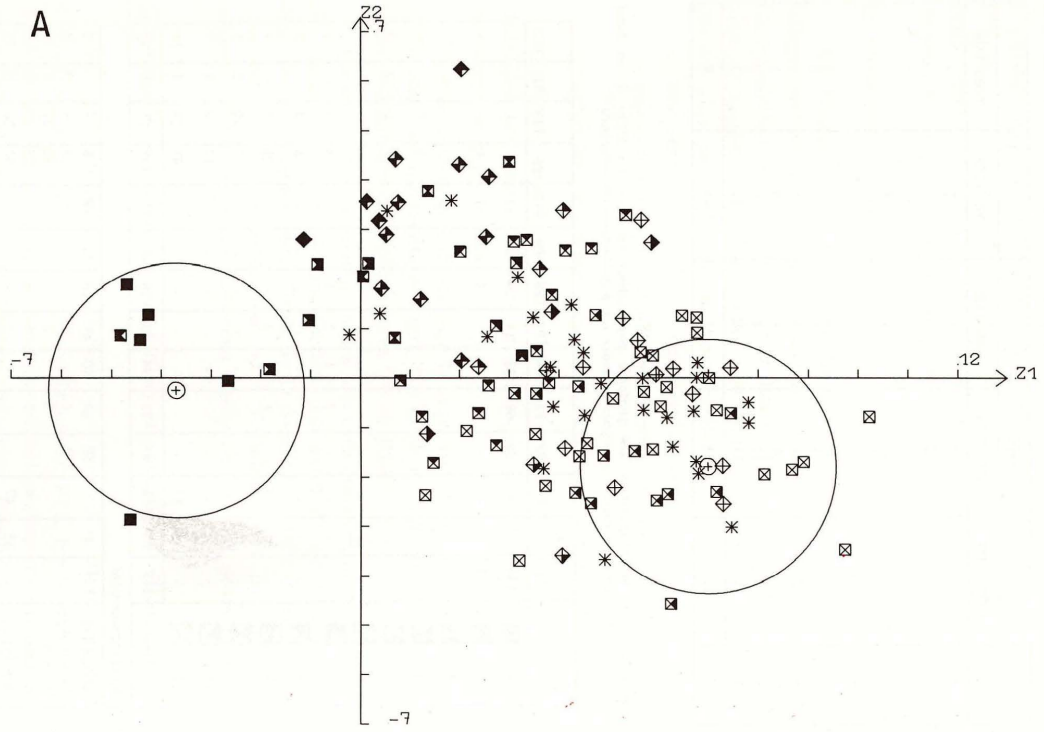


FIGURE 7 A  
 Répartition des 12 catégories d'individus dans la figure de projection par la méthode du D<sup>2</sup> (plan Z<sub>1</sub>, Z<sub>2</sub>) des populations de la Roche-de-Rame.  
 P6 (1965) est représentée par des carrés droits (la significatoïn des différents symboles est donnée dans le tableau VI).  
 P13 (1967) est représentée par le même système de symboles mais pivotés de 90° dans le sens des aiguilles d'une montre (carrés inclinés).  
 Les deux cercles représentent les limites de distribution au seuil à 95 p. cent des populations de référence P<sub>1</sub> (*carlinae*, à gauche) et P<sub>5</sub> (*cirsii* Alpes maritimes, à droite).  
 Les astérisques signalent les superpositions d'individus. Le détail de ces superpositions est donné ci-contre. L'analyse des superpositions est faite de haut en bas. Si plusieurs astérisques sont situées à un même niveau (ou sensiblement) ils sont détaillés de gauche à droite et leurs compositions sont alors séparées par un tiret.

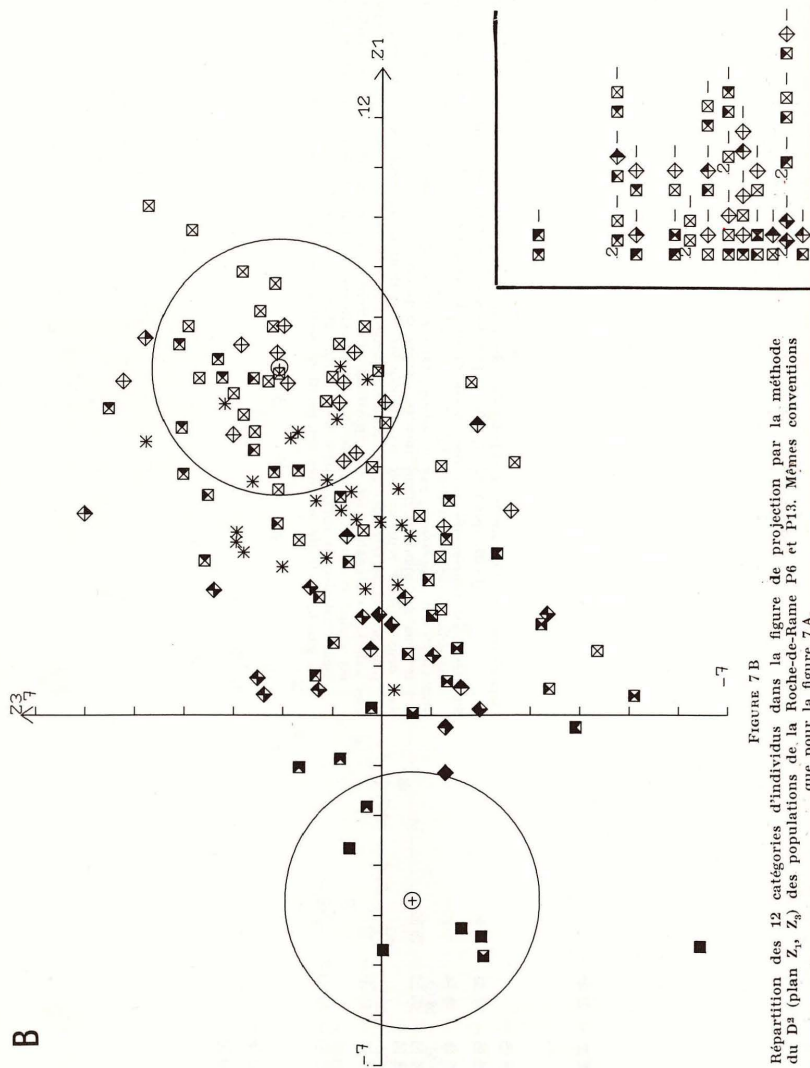


FIGURE 7 B  
Répartition des 12 catégories d'individus dans la figure de projection par la méthode du  $D^2$  (plan  $Z_1, Z_3$ ) des populations de la Roche-de-Rame P6 et P13. Mêmes conventions que pour la figure 7 A.

mais la tendance *cirsii* est plus accentuée (absence de *carlinae* typiques dans P11). Cependant, étant donné l'effectif relativement faible de ces échantillons, nous n'observons qu'une partie de la gamme de variation de la population.

La composition des petits échantillons est donnée dans le tableau X. Malgré leur faible effectif, ils présentent un grand intérêt. Même un exemplaire unique, surtout s'il appartient à une forme typique, ou presque, renseigne sur la présence de telle espèce dans telle localité (alors que l'absence est sans signification); il peut également fournir des renseignements précieux sur les modalités de déplacement d'une population à l'autre et sur les itinéraires suivis.

TABLEAU X

Composition des petits échantillons de diverses localités de la zone de contact. En face de chaque catégorie est indiqué : soit le numéro de l'individu (dans ce cas, il est en italique), soit le nombre d'individus observés.

	Loc 1	Loc 2 (1500)	Loc 2 (1600)	Loc 2 (2000)	Loc 7	Loc 9	Loc 13	Loc 15	Loc 16	Loc 19	Loc 20	Loc 21	Loc 22
1	-	723	-	4	4	3	3	-	1604	-	-	1953	-
2	-	725	-	-	1084	-	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	726	-	-	-	-	-	1602	-	-	-	-
4	-	724	-	-	1083	-	-	-	-	-	-	1594	-
					1085							1592	
5	-	-	-	-	-	-	-	1584	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	1077	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1596
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1591	-
10	728	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	1068	-	4	-	1597	1601	-	-

#### 4) Répartition des différentes catégories d'individus dans la figure de projection des populations par la méthode du $D^2$

Si l'on reporte sur la projection de chaque individu des populations P6, P11, P12, P13, le symbole correspondant à la catégorie dans laquelle il a été rangé par l'analyse discriminante fractionnée, on obtient les figures 7 et 8 (1).

(1) Les figures 7 et 8 ont été réalisées sur un traceur Benson au CIRCE, à Orsay. Je remercie vivement MM. SENTIS et WIMITZKY qui ont conçu le programme de tracé.



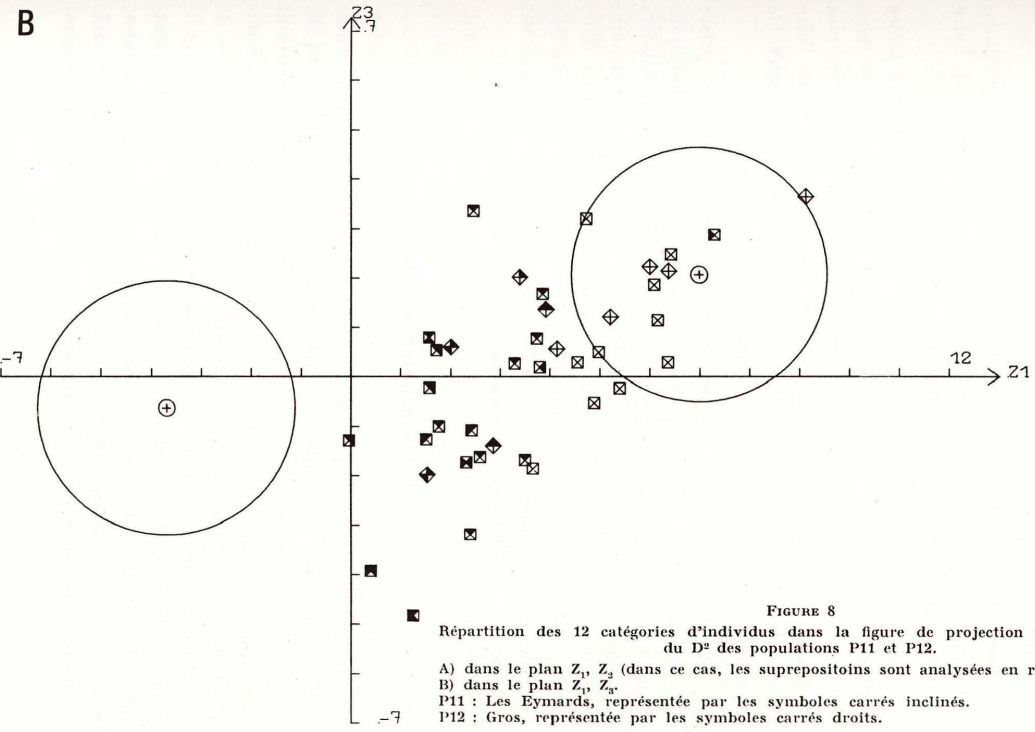
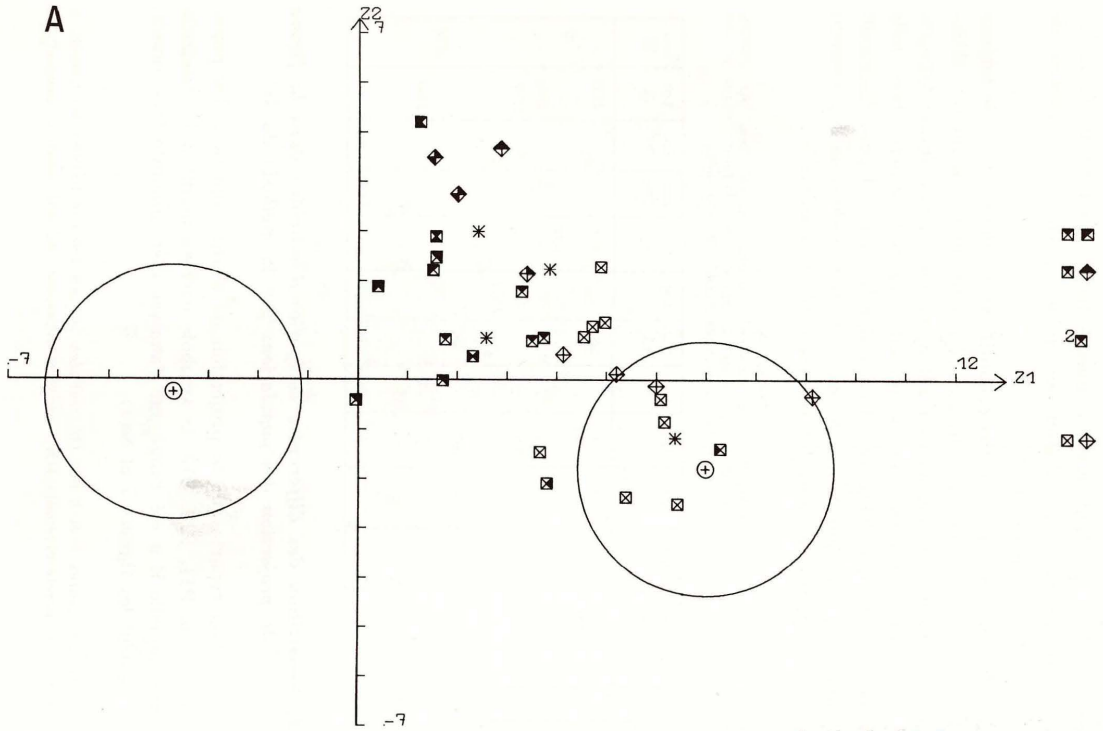


FIGURE 8  
 Répartition des 12 catégories d'individus dans la figure de projection par la méthode du  $D^2$  des populations P11 et P12.  
 A) dans le plan  $Z_1, Z_2$  (dans ce cas, les superpositifs sont analysés en regard, à droite).  
 B) dans le plan  $Z_1, Z_3$ .  
 P11 : Les Eymards, représentée par les symboles carrés inclinés.  
 P12 : Gros, représentée par les symboles carrés droits.

La répartition le long de l'axe Z1 se fait surtout en fonction de l'état soudé, ou non, de la plaque centrale de la valve et des caractéristiques des genitalia. Ce qui confirme (s'il en était encore besoin) l'importance de ce groupe de caractères dans la distinction spécifique.

Les individus possédant une structure en mosaïque des genitalia, indépendamment des caractères externes, se regroupent dans l'aire intermédiaire entre les populations de référence.

Les individus typiquement *cirsii* par les genitalia, mais à faciès *carlinae*, se projettent dans le domaine des *cirsii* typiques, ou dans son proche voisinage. Par contre les individus aux caractéristiques inverses (genitalia *carlinae*, faciès *cirsii*) se projettent dans l'aire intermédiaire. C'est sur ces constatations que nous avons opéré le regroupement des catégories d'individus en cinq classes.

Cependant, il ne faut pas perdre de vue que les variables prises en considération et leur mode de participation ne sont pas identiques dans les deux types d'analyse. Si certaines formes intermédiaires se projettent dans le domaine des *cirsii* typiques, cela tient peut-être au fait que l'indice de faciès a un poids relativement faible dans l'analyse par le D<sup>2</sup> et cela n'enlève pas à ces individus leur caractère hybride, dans la mesure où la même association en mosaïque est absente des populations typiques de *cirsii*.

### C) Conclusion partielle

Pour le Lépidoptériste qui chasse dans la zone de contact entre *carlinae* et *cirsii*, la première impression est, s'il ne se base que sur l'aspect général extérieur, que les populations des deux espèces sont relativement bien séparées. L'étude biométrique un peu détaillée des genitalia et des caractères externes met en lumière la différence de structure des deux types de populations. Il existe toujours des individus à caractéristiques intermédiaires, débordant le cadre de variabilité de chaque espèce et qui sont interprétés comme des hybrides; mais, si la proportion d'hybrides est pratiquement nulle ou très faible (au plus 5 %) dans les populations à faciès *carlinae*, elle est

toujours relativement élevée (52,8 % à 55,7 %) dans les populations à faciès *cirsii*. Nous chercherons à donner, dans les pages qui suivent, une interprétation de cette situation non symétrique.

### III. — LES FACTEURS LOCAUX D'ISOLEMENT ENTRE *P. CARLINAE* ET *P. CIRSI*

#### A) Caractéristiques de l'habitat et du peuplement

##### 1) *Pyrgus carlinae*.

L'habitat normal de *carlinae*, du moins dans la région prospectée, se situe essentiellement dans les prairies subalpines, associées au mélèzéen, qui occupent les fonds de vallées et les dépressions à partir de 2 000 m d'altitude. Les exemples les plus caractéristiques de tels biotopes sont représentés par l'Oriol de Queyrières, le haut du val de Fontfroide, le fond de la vallée de Ayes, la dépression de l'Alpavin, les Fonts de Cervières.

Les caractéristiques pédologiques de ces localités sont variées, mais dans la plupart des cas, ce sont celles d'un sol glaciaire à forte prédominance calcaire. Il ne faudrait pas en conclure que *carlinae* est inféodé au calcaire, car on le trouve aussi sur des sols plus acides comme les quartzites werfeniennes. Ces biotopes de haute altitude sont, en général, étendus et abritent des populations abondantes et assez denses. Je n'ai pas fait d'évaluation précise de l'effectif, mais on peut estimer que, dans une localité comme l'Oriol, il éclôt plusieurs milliers de papillons au cours de l'été.

On retrouve *carlinae* beaucoup plus bas en altitude, dans des localités beaucoup plus réduites en étendue, constituées surtout de petites prairies dans des clairières du bois de Mélèzes. Des exemples de ce type de localités sont fournis par la Gardière, le Clos du Casset. Des échanges entre ces populations et celles d'altitude peuvent se faire à travers le sous-bois clair de Mélèzes dans lequel la strate herbacée



est importante et où le soleil pénètre assez largement; c'est ainsi que l'on rencontre des individus des deux sexes mais très dispersés. Le sous-bois de Mélèzes n'est donc pas uniquement un lieu de passage, mais peut abriter une population très dispersée.

## 2) *Pyrgus cirsii*.

L'habitat normal de *P. cirsii* est plus difficile à définir dans la vallée de la Durance. A Fontainebleau, on le rencontre essentiellement sur le champ de tir et les pelouses qui le prolongent à l'Ouest. En Lozère, où il est très abondant, près de la Canourgue, on rencontre les mâles volant très vite au bord des routes ou posés sur le sable humide des bords du Tarn; le reste de la population avec les femelles se tient sur les landes plus arides et sur le causse. On notera au passage qu'à Fontainebleau le sol est formé essentiellement de sable à 95 % de silice et qu'en Lozère le sol est avant tout calcaire. *Cirsii* pas plus que *carlinae* ne se montre exigeant sur la nature du sol, et n'est pas spécialement inféodé aux terrains calcaires, contrairement à ce qui est parfois signalé dans la littérature. Le point commun à ces deux types d'habitat est leur relative aridité. Un sol très sableux est aussi sec qu'un sol calcaire (Fig. 2).

On peut admettre que la forêt de Fontainebleau et les Causses sont des habitats naturels sinon primitifs, du moins n'ayant été que relativement peu modifiés par l'action humaine. Dans cette partie de la vallée de la Durance, il en va autrement malgré la faible densité de population humaine, la perturbation des habitats naturels par l'homme, se fait sentir jusqu'à plus de 1 600 m d'altitude. Maintenant abandonnées, les cultures et les prairies de fauche occupaient toutes les surfaces disponibles en dessous de la forêt. Il n'y a pas cent ans, le seigle poussait à la Gardière (1 700 m). Actuellement, les cultures se cantonnent dans le fond de la vallée et sur les tout premiers contreforts; au-dessus, la nature a repris possession des aires abandonnées. Les zones qui ne sont pas soumises au reboisement sont envahies par des friches et des landes.

A la période du maximum d'extension des cultures, la population de *cirsii* devait être extrêmement réduite et limitée à quelques petits

îlots incultes. Les populations actuelles ne sont jamais très abondantes et ne dépassent certainement pas quelques centaines d'individus; à la rigueur, elles atteignent peut-être le millier, comme celle de la Roche de Rame ou de Gros. Elles se sont développées dans des habitats libérés depuis peu, et qui ne correspondent certainement pas à l'habitat primitif.

Contrairement à *carlinae* qui, dans chacune de ses localités, présente une répartition assez homogène (liée à l'homogénéité du biotope), *cirsii* présente une répartition groupée (répartition contagieuse) liée à l'hétérogénéité des biotopes dans la localité. Chaque ancienne parcelle a une flore différente des parcelles voisines, indépendamment des différences dans la nature pédologique du substrat. On observe donc des noyaux de condensation de la population sur des surfaces plus ou moins étendues et qui ont une signification différente des groupements, plus limités en surface, autour de sources de nourriture (touffes de lavande ou autre espace fleuri). Il est à noter que les rassemblements de mâles sur une surface humide, souvent loin de l'habitat naturel, ont encore une autre signification.

En résumé, *cirsii* est pratiquement absent du fond de la vallée où on ne rencontre que des mâles erratiques; il se cantonne sur les pentes, surtout celles du versant Est, jusqu'à la limite inférieure de la forêt. L'examen des vues aériennes de la région permet le repérage des localités favorables.

## B) Aptitude aux déplacements

Bien que ces Insectes paraissent très actifs en raison de leur vol rapide, ils ne semblent pas aptes à de grands déplacements. Les femelles sont toujours très sédentaires; les mâles par contre sont susceptibles de s'éloigner davantage (rassemblements). Ces déplacements importants semblent se faire plus volontiers en descendant les pentes plutôt qu'en les remontant. Malgré la vivacité de leur vol, les *Pyrgus* ne sont pas capables de s'élever très haut; lorsqu'ils sont dérangés, ils ne dépassent guère deux ou trois mètres en vol ascensionnel. Leur trajectoire est plus longue s'ils ont pris leur essor vers



l'aval plutôt que vers l'amont; en admettant même que chaque fois la direction d'envol se fasse au hasard, il en résulte une descente progressive de la pente.

D'autre part, comme nous l'avons déjà signalé dans l'exposé des conditions microclimatiques, les *Pyrgus* ne peuvent voler et avoir une activité quelconque, surtout en haute altitude, qu'au soleil. Cette particularité explique en grande partie leur inaptitude à franchir les bois denses.

### C) Les obstacles naturels

#### 1) Les bois denses (forêts de Pins).

On ne rencontre jamais de *Pyrgus* sous le couvert d'un bois épais ou le soleil ne pénètre pas (de nombreuses autres espèces de Rhopalocères sont dans le même cas). Ceux qui s'y aventurent sont ramenés à la lisière par phototropisme positif, ou alors, privés de l'énergie rayonnante, ils ne tardent pas à se poser et ne peuvent pas repartir. Donc, ne pouvant être traversées sous le couvert, ni être survolées, les forêts un peu denses constituent un obstacle pratiquement infranchissable pour ces Insectes. Comme elles constituent une ceinture pratiquement continue entre 1 600 et 1 900 m, elles agissent comme un facteur d'isolement efficace entre *carlinae* et *cirsii* dont les domaines se situent de part et d'autre (Fig. 9).

#### 2) Les verrous glaciaires.

La plupart des vallées affluentes à la vallée de la Durance sont barrées, à leur entrée, par un verrou entaillé par le cours d'eau d'une gorge étroite. C'est le cas de la vallée du Guil, de la vallée de Freyssinière, de la vallée de Fournel, de la haute vallée de la Durance, elle-même fermée par un verrou juste au-dessus de l'Argentière, et la vallée de la Vallouise. La vallée de Freyssinière débouche juste en face de Roche de Rame dans le versant Ouest. Sur le versant Est, *cirsii* remonte jusqu'à 1 400 m. On pourrait s'attendre à ce qu'il remonte la vallée de Freyssinière jusqu'à une altitude équivalente.

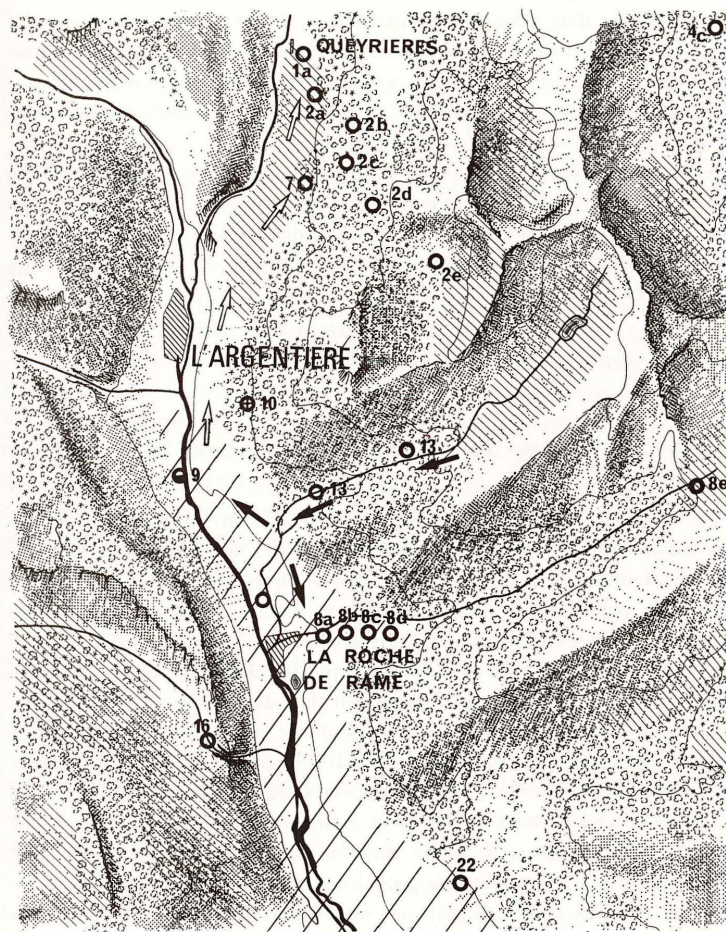


FIGURE 9

Carte de la région du contact montrant les rapports entre le domaine de *P. carlinae* et celui de *P. cirsii*; les obstacles naturels (forêts et verrous glaciaires) sont indiqués. Les flèches noires indiquent une voie de pénétration possible d'individus *carlinae* dans le domaine *cirsii* par le ravin de l'Ascension. Les flèches blanches indiquent les très rares remontées de *cirsii* au-delà du Verrou de L'Argentière-la-Bessée.

En hachures serrées, domaine de *P. carlinae*.

En hachures lâches, domaine de *P. cirsii*.



Or, dans toute cette vallée, on ne trouve que des *carlinae* typiques, même à son débouché, à une altitude de 1 200 m (Paillon, Loc. 16). De la même manière, on ne trouve pas de *cirsii*, ni dans la Vallouise, ni dans le Queyras, ni dans la vallée de Fournel et on ne le signale qu'à l'état exceptionnel au-delà du verrou de l'Argentière (Queyrières-Presles). On notera que la localité de Gros près Mont-Dauphin est déjà sur le versant sud de la vallée du Guil, qu'elle est à 1 500-1 600 m, et abrite *cirsii*; elle se trouve au niveau du verrou et au-dessus, mais elle est séparée de la partie amont de la vallée, qui abrite des *carlinae*, à des altitudes beaucoup plus basses, par une large forêt de Pins (carte de la figure 3).

Les verrous glaciaires se comportent donc comme des obstacles naturels contribuant à l'isolement des deux formes.

#### D) Les « failles » de l'isolement - Les voies de pénétration

D'après ce que nous venons de voir, les distributions respectives de *carlinae* et de *cirsii* se présentent comme il est figuré sur la carte de la figure 9. Or, l'exploration méthodique du fond de la vallée révèle la présence de *carlinae* typiques, juste en aval de l'Argentière (Loc. 9), sur les bords de la Durance, à une altitude de 950 m, en mélange avec des *cirsii* non moins typiques. Juste en face, débouche le torrent de l'Ascension, venant du lac du même nom, par une vallée assez large dont le fond caillouteux et aride fait une trouée droite dans toute la largeur de la forêt, trouée utilisée pour leur migration descendante par les *carlinae* venus de l'Alpavin. Les individus capturés le long de ce ravin (tous des mâles) sont rangés par les diverses analyses dans les *carlinae*. Le ravin de l'Ascension est donc une voie d'accès possible pour les *carlinae*. Il n'est pas impossible qu'une migration descendante de même nature (mais beaucoup plus rare) se fasse le long des verrous glaciaires (Freysinières), non pas par le défilé, toujours à l'ombre et trop frais, mais par descente « accidentelle » de la falaise.

Les émigrants *carlinae* se dispersent dans le fond de la vallée et peuvent gagner les premiers contreforts de la localité 8, mais,

limités dans leur mouvement ascendant, ils se tiennent dans les niveaux inférieurs, ce qui explique leur présence vers 1 000-1 100 m et leur rareté au-dessus.

Directement au-dessus de la localité 8, au-delà de la zone forestière, la vallée s'élargit, le Méléze apparaît, puis la prairie subalpine où l'on retrouve les *carlinae* typiques (au Cougnet, 1 950 m); mais l'absence de couloir dégagé empêche sa migration descendante directement sur la population de *cirsii*. Un tel fait n'est pas isolé. BERNARDI (communication personnelle) a constaté une situation analogue dans une vallée des Alpes-maritimes entre *Mellicta varia*, espèce d'altitude, et *Mellicta parthenoides*, espèce de plaine, qui peuvent s'hybrider lorsqu'elles se trouvent en contact. Dans toute une zone de cette vallée, les deux espèces étaient séparées par une bande boisée et se trouvaient à l'état pur de part et d'autre. Une trouée dans la forêt, vraisemblablement artificielle mais déjà ancienne, est empruntée par les *Mellicta parthenoides* et l'on trouve maintenant des hybrides dans le domaine de *varia*. C'est là encore un exemple d'introgression locale, consécutif à une perturbation des conditions écologiques. On notera que, dans ce cas, la migration de *parthenoides* est ascendante.

#### DISCUSSION — CONCLUSION

Les formes intermédiaires décrites dans les populations du contact ont été interprétées comme les divers degrés d'hybridation entre les deux espèces. Quelles en sont les modalités et le taux ? Faute d'éléments plus précis, nous en sommes réduits à des conjectures.

Les intermédiaires observés proviendraient d'une hybridation actuelle entre femelles *cirsii* et des mâles *carlinae*, venant régulièrement ou périodiquement « contaminer » la population. Un taux d'immigration faible, même constant et sur une longue période, n'entraîne pas forcément l'uniformisation de la population (MAYR, 1969).

Il est possible également d'envisager la structure de cette population comme l'état d'équilibre d'un pool génétique *cirsii* enrichi par



une introgression déjà lointaine d'éléments *carlinae*. Dans cette hypothèse, les individus *carlinae* typiques que l'on rencontre seraient des émigrants restant à tout point de vue étrangers à la population. Ce qui suppose l'existence actuelle d'une barrière à la reproduction entre les deux espèces.

La composition d'échantillons comme ceux de la localité 9 pourrait être en faveur de cette seconde hypothèse, mais il ne faut pas oublier qu'il s'agit là d'une population très dispersée et que la probabilité d'hybridation est fortement influencée par la densité générale de la population et aussi par les proportions relatives des deux types de mâles en compétition. On pourrait supposer que dans une population dense où les contacts entre individus sont fréquents, la probabilité de succès d'un mâle étranger est faible. En fait, chez la *Drosophile* (dans des populations expérimentales), PETIT (1958) a montré que le phénotype rare était avantagé. Mais ce qui est valable pour des populations expérimentales de mouches ne l'est pas forcément dans les populations naturelles de Lépidoptères. Dans la localité 9, la population est très dispersée. Elle est un peu plus dense dans la localité 8 et les probabilités d'hybridation sont peut-être plus fortes.

Il ne faut pas non plus perdre de vue que la population de la Roche de Rame (et les autres populations de *cirsii* aussi) est une population jeune à l'échelle de l'évolution et qu'elle s'est installée dans son habitat actuel depuis moins de 100 ans, peut être même moins de 50 ans (cinquante générations) et dans des conditions écologiques assez éloignées des conditions naturelles. Il a été montré (à propos d'autres groupes zoologiques) que des perturbations écologiques locales pouvaient entraîner la chute des barrières à la reproduction existant entre espèces voisines, et une hybridation naturelle plus ou moins poussée entre ces espèces.

Nous nous trouvons devant une situation qui rappelle à bien des égards celle observée chez un petit crustacé littoral, *Jaera albifrons* (BOCQUET, 1953; SOLIGNAC, 1969; BOCQUET et SOLIGNAC, 1969). La superespèce *J. albifrons* se compose de plusieurs espèces bien individualisées par les caractéristiques morphologiques et biométriques des mâles. Elles se rencontrent tout le long des côtes de l'Atlantique et de la Manche; en un point donné, on peut trouver plusieurs de ces

espèces, mais chacune occupe un niveau différent de la zone de balancement des marées. On n'avait jamais rencontré, à part quelques rares cas isolés, d'hybridation naturelle entre ces différentes formes, ce qui était une raison de les considérer comme des espèces distinctes malgré la possibilité d'hybridation expérimentale. Or, ces dernières années, SOLIGNAC a analysé une population mixte et hybride qu'il interprète comme une hybridation introgressive (terme proposé par ANDERSON) et qui serait due à une perturbation locale des conditions écologiques consécutive à l'action humaine : construction de digues; voir aussi le cas déjà cité des *Melicta*.

Il est possible effectivement d'interpréter la structure des populations de la vallée de la Durance comme une hybridation de type introgressif.

Il peut paraître délicat d'appliquer à des populations animales un processus décrit à propos de populations végétales. Les différences sont trop grandes entre les deux types d'organismes. A la mobilité des premiers s'oppose la fixité des seconds, contrebalancée, il est vrai, par le transport passif des pollens. D'autre part, l'accouplement et *a fortiori* l'hybridation, sont chez les animaux, sous la dépendance de tout un contexte psycho-physiologique inconnu chez les Végétaux mais chez ces derniers se développe tout un complexe d'incompatibilités à contrôle génétique qui limite aussi les potentialités d'hybridation. On peut tout au plus se borner à la comparaison de deux états statiques de populations et constater une analogie de structure désignée par un même terme, mais je crois qu'il faut se garder d'y inclure aussi les mécanismes.

L'étude biométrique détaillée des populations de *P. carlinae* et de *P. cirsii*, a révélé que, dans la Vallée de la Durance où ces deux formes viennent en contact, l'existence de populations comportant en moyenne 50 p. cent d'intermédiaires, interprétés comme des hybrides à divers degrés, résulte d'une hybridation introgressive actuelle ou antérieure. Malgré ce taux d'interfertilité naturelle non négligeable, mais compte-tenu des différences d'ordre morphologique et écologique et du degré d'isolement assez poussé entre les populations actuelles, nous considérerons *P. carlinae* et *P. cirsii* comme deux espèces distinctes occupant des territoires géographiques diffé-



rents mais contigus (parapatriques). Leur aptitude à s'hybrider (actuelle ou passée) prouve leur appartenance à un même ensemble monophylétique, et elles peuvent être réunies dans une même *super-espèce* au sens que MAYR (1942) a donné à ce terme.

## BIBLIOGRAPHIE

1949. ANDERSON (F.). — Introgressive hybridization. John Wiley and Son, New York.
1953. BOCQUET (Ch.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* Fabr. (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, 187-450.
1969. BOCQUET (Ch.) et SOLIGNAC (M.). — Etude des hybrides expérimentaux entre *Jaera (albifrons) albifrons* et *Jaera (albifrons) prae-hirsuta* (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, **110**, 435-452.
1963. CADEL (G.) et GILOT (J. Cl.). — In « Documents pour la carte de la végétation des Alpes ». Tome 1 : Feuille de Briançon, 91-139. Laboratoire de Biologie Végétale de Grenoble et du Lautaret.
1949. EVANS (B.W.H.). — A catalogue of the Hesperidae from Europe, Asia and Australia in the British Museum. London.
1963. GUILLAUMIN (M.). — Les hybrides naturels de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsi* Rbr. (Lep. Hesperidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **LXXXVIII**, 5-6, 600-603.
1964. GUILLAUMIN (M.). — Les espèces françaises du genre *Pyrgus* Rbr. avec clé de détermination d'après l'armure génitale des mâles. *Alexanor*, **III**, 7, 293-305.
1972. GUILLAUMIN (M.). — Analyse des différences de taille (T) et de forme ( $d_s$  de Sneath). Comparaison entre individus et entre caractéristiques moyennes de populations de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsi* Rbr. (Lep. Hesperidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, **113**, 465-488.
1972. JONG (R. de). — Systematic and geographic history of the genus *Pyrgus* in the palearctic region (Lep. Hesperidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **115**, 1-121.
1954. KAUFFMANN (G.). — Razze de *Pyrgus carlinae* Rbr. in Italia con Alcune note complementari sulla specie (Lepid. Hesperidae). *Boll. Soc. ent. Italia*, Genova, **84**, 137-142.
1942. MAYR (E.). — Systematics and the origin of species. Dover publications, New York.
1955. PETERSEN (B.). — Geographische variation von *Pieris (napi) bryoniae* durch bastardbildung mit *Pieris napi*. *Zool. Bidr.*, Uppsala, 30 pp.
1958. PETIT (Cl.). — Le déterminisme génétique et psychophysiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **3**, 248-329.
1950. PICARD (J.). — *Pyrgus carlinae* Rbr. et sa sous-espèce *cirsi* Rbr. *Lambillionea*, **5-6**, 53-58.
- 1837-1842. RAMBUR (P.). — Faune entomologique d'Andalousie. Arthur Bertrand Lib. édit., Paris.
1969. SOLIGNAC (M.). — Hybridation introgressive dans la population complexe de *Jaera albifrons* de Luc-sur-Mer. *Arch. Zool. exp. gén.*, **110**, 629-652.
1951. VERITY (R.). — Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes en France. Tome I. Le Charles Ed., Paris, 199 pp.
1926. WARREN (B.C.S.). — Monograph of the tribe Hesperidi (European species) (Lep. Hesp.). *Trans. ent. Soc., London*, **LXXIV**, 1-170, 6 pl. h.t.