

**ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DES POPULATIONS
DE
PYRGUS CARLINAE Rbr. ET DE PYRGUS CIRSIJ Rbr.
(LÉPID. HESPERIIDAE)**

**II. UTILISATION DU D^2 DE MAHALANOBIS DANS L'ANALYSE
ET LA CLASSIFICATION DES POPULATIONS NATURELLES**

M. GUILLAUMIN et J. LEFEBVRE

Laboratoire d'Evolution des Etres organisés,
105 bd Raspail, Paris, 75 006
Laboratoire de génétique factorielle du C.N.R.S.,
Jouy-en-Josas, 78 350

Manuscrit reçu le 12 septembre 1973

RÉSUMÉ

Dans ce travail, la statistique D^2 de MAHALANOBIS est appliquée au classement et à la comparaison de populations naturelles de deux espèces voisines de Lépidoptères Hespérides : *Pyrgus carlinae* et *P. cirsii*. La méthode est particulièrement bien adaptée à l'étude de la structure des populations hétérogènes d'une région de la zone de contact entre les deux espèces.

L'exposé comporte trois parties :

La première est consacrée à une présentation des techniques d'analyse numérique employées : calcul de la distance généralisée (D^2 de MAHALANOBIS), représentation graphique de la distribution des observations.

Dans la deuxième partie, un « cadre de référence » est défini, d'après la variabilité de populations considérées comme représentatives et typiques de chacune des deux espèces.

Dans la troisième partie, la variabilité des populations de la zone de contact est comparée à celle des populations de référence. Seules les populations

à faciès *cirsii* montrent une structure très hétérogène, laissant supposer l'existence d'une introgression unilatérale entre les deux espèces.

Une analyse plus poussée des axes de dispersion des projections des observations met en évidence une direction particulière commune aux individus et aux points moyens des populations à faciès *cirsii*, qui pourrait être interprétée comme la direction de la différenciation morphologique de l'espèce *P. cirsii* à partir d'une espèce ancestrale morphologiquement voisine de *P. carlinae*.

SUMMARY

In this paper, Mahalanobis D2 statistical method has been applied to classification and comparison between natural populations of two sibling species of Lepidoptera: *Pyrgus carlinae* and *Pyrgus cirsii*. This method is particularly valid to investigate the structure of heterogenous populations from a point of the contact area of the two species.

The numerical analysis methods used are exposed in the first part of the work: Mahalanobis D2 general distance calculation, graphical representation of the distribution of observations.

In the second part, a reference set has been drawn from the variability of populations representative and typical of each of the two species.

In the third part, the variability of populations from the contact area has been compared with the variability of the populations of reference. *P. cirsii* looking populations only show a very heterogeneous structure, that let us suppose that an unilateral introgression exists between the two species.

A principal components analysis of the dispersion of the populations' central points and of the individuals in each of them shows two particular directions; they were respectively interpreted as directions of morphological differentiation of *Pyrgus carlinae* and *Pyrgus cirsii* proceeding from an ancestral species close to *carlinae*.

INTRODUCTION

La distance généralisée de MAHALANOBIS (1936) connaît, depuis l'utilisation des gros ordinateurs, un champ d'application très vaste. L'interprétation graphique qui la complète (RAO, 1953) en fait un outil de classification précieux pour les travaux de systématique.

Très souvent, la statistique D^2 est traitée comme un test permettant de juger de la différence globale entre deux populations, pour un ensemble de caractères quantitatifs et même éventuellement qualitatifs

(HIERNAUX, 1965); elle est alors assimilée à un χ^2 dont elle suit la loi de variation. Cette manière de voir fait perdre une grande partie de l'information contenue dans ce test, surtout dans le cas des valeurs de D^2 relativement faibles (inférieures à 30). L'expérience et l'observation des tableaux de résultats montrent que les valeurs des D^2 sont le plus souvent significatives, et même hautement significatives, dès que le nombre d'observations par population est un peu élevé. En effet, les seuils de signification associés à chaque D^2 correspondent à l'intervalle de confiance des points moyens, lequel dépend de l'effectif. La distribution réelle des observations n'est pas directement apparente et l'essentiel de l'information se trouve masqué.

Si l'on envisage, non plus le carré de la distance généralisée, mais la distance elle-même $D = \sqrt{D^2}$, on montre (GUILLAUMIN, 1972) qu'il existe une relation précise entre la valeur de cette distance et le taux de recouvrement des distributions des deux populations, relation qui est indépendante du nombre de variables envisagées. La valeur de la distance renseigne donc directement sur le taux d'individus de chaque population identifiables et pouvant être classés « sans ambiguïté », information non négligeable dans un travail de systématique. C'est dans cette optique que nous avons utilisé la méthode du D^2 tout au long de ce travail.

Dans la première partie de ce mémoire, après un rappel du principe du D^2 de MAHALANOBIS, sont exposées : une méthode de projection directe permettant, avec une économie considérable de temps de calcul, d'obtenir une projection de toutes les observations et même d'en introduire de nouvelles dans la comparaison, et une méthode d'analyse progressive permettant un choix *a posteriori* des variables les plus discriminantes. La seconde partie est consacrée à une application de ces méthodes à des populations naturelles de Lépidoptères dans le but de comparer les variabilités intra- et interspécifiques et de préciser les relations taxonomiques entre ces différentes populations.

Les programmes d'exécution des calculs ont été mis au point au département de Génétique animale du C.N.R.Z. (LEFEBVRE, 1965; LEFEBVRE J., BOITARD M., WIMITZKI (M., 1969). Les calculs ont été effectués sur les ordinateurs IBM du C.N.R.S. au CIRCE à Orsay. Les Graphiques des figures 5 et 8 ont été réalisées sur un traceur Benson.

Le programme de tracé a été conçu et mis au point par MM. SENTIS et WIMITZKI (1).

I. PRINCIPE DE LA MÉTHODE

A. Calcul du D²

Deux observations définies chacune par n caractères peuvent être situées dans un espace à n dimensions. L'expression mathématique de la « Distance » qui sépare ces deux observations dans l'espace en question a été proposée par MAHALANOBIS (1927-1936).

Le carré de la distance généralisée de MAHALANOBIS (D^2) a pour expression :

$$D^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (\bar{x}_{ip1} - \bar{x}_{ip2}) (\bar{x}_{jp1} - \bar{x}_{jp2}) r^{ij}$$

où r^{ij} est le ij^{me} terme dans l'inverse de la matrice des corrélations moyennes intra-populations, les x étant des variables réduites.

Si l'on pose :

$$x_{ip1} - x_{ip2} = d_i$$

et

$$x_{jp1} - x_{jp2} = d_j$$

l'expression du D^2 devient :

$$D^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_i d_j r^{ij} \tag{1}$$

Si l'on fait un changement d'unité défini par

$$d'_i = d_i \sqrt{r^{ii}}$$

$$d'_j = d_j \sqrt{r^{jj}}$$

On peut écrire le D^2 sous la forme :

$$D^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_i \sqrt{r^{ii}} \cdot d_j \sqrt{r^{jj}} \frac{r^{ij}}{\sqrt{r^{ii} \cdot r^{jj}}}$$

L'expression

$$\frac{r^{ij}}{\sqrt{r^{ii} \cdot r^{jj}}}$$

(1) Les exigences matérielles de publication nous obligent à réduire le nombre des tableaux numériques. Les tableaux dont le numéro est suivi des lettres (H.T.), Hors-Texte, ne sont pas publiés ici, mais peuvent être communiqués aux lecteurs intéressés sur simple demande aux auteurs.

n'est autre que la corrélation partielle $r_{ij/1,2,\dots,n}$ entre les caractères i et j

En posant :

$$r_{ij/1,2,\dots,n} = \cos \theta_{ij}$$

on peut écrire :

$$D^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d'_i d'_j \cos \theta$$

On reconnaît l'expression de la distance en axes obliques. Le D^2 entre deux populations est donc la distance entre leurs points moyens dans un espace défini par un système d'axes obliques. La corrélation partielle entre deux caractères i et j , pouvant varier de -1 à $+1$, représente le cosinus de l'angle θ formé par les deux axes correspondants.

$$\cos \theta_{ij} = \frac{r^{ij}}{\sqrt{r^{ii} \cdot r^{jj}}}$$

L'utilisation directe de la formule (1) étant peu aisée, RAO a proposé un changement de variable qui transforme les variables corrélées d'origine en variables indépendantes (y), chaque nouvelle variable étant une combinaison linéaire des précédentes. Les observations peuvent être alors représentées dans un espace défini par un système d'axes orthogonaux et le calcul de distance se réduit à une somme de carrés.

$$D^2 = \sum_{i=1}^n (\bar{y}_{ip1} - \bar{y}_{ip2})^2$$

Le calcul des nouvelles variables y_i peut se faire à partir de la matrice moyenne de dispersion ou de celle des variances et covariances ou de celle des corrélations moyennes intrapopulation à laquelle est ajoutée, en second membre, la matrice des données centrées.

$$\begin{pmatrix} v_{11} & \dots & v_{1n} \\ v_{21} & \dots & v_{2n} \\ \dots & \dots & \dots \\ v_{n1} & \dots & v_{nn} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{11} x_{21} - x_{p1} \\ x_{12} x_{22} - x_{p2} \\ \dots & \dots & \dots \\ x_{1n} x_{2n} - x_{pn} \end{pmatrix} \begin{matrix} V \\ X' \end{matrix} \begin{matrix} (n, n) \\ (n, p) \end{matrix}$$

Par condensation pivotale, la matrice de dispersion est transformée en matrice triangulaire supérieure, tandis que les variables d'origine x_i sont transformées en variables non corrélées. Chaque ligne est ensuite divisée par la racine carrée de son pivot, de façon à ce que les nouvelles variables y_i soient réduites.

$$\begin{matrix} T & Y' \\ \begin{pmatrix} t_{11} & t_{12} & \dots & t_{1n} \\ 0 & t_{22} & \dots & t_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & t_{nn} & \dots \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} y'_{11} & \dots & y'_{p1} \\ \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots \\ y'_{n1} & \dots & y_{pn} \end{pmatrix} \end{matrix} \begin{matrix} (n, n) \\ (n, p) \end{matrix}$$

Si l'on part de la matrice des corrélations moyennes intrapopulations, il faut placer en second membre les variables centrées et réduites. Cette méthode permet de comparer entre elles les positions des points moyens de plusieurs populations. On peut ainsi déceler, dans un lot de p populations, des groupes à l'intérieur desquels les distances entre populations sont nettement inférieures aux distances séparant des groupes différents; il suffit pour cela de comparer les $p(p-1)/2$ valeurs de D^2 entre populations prises deux à deux.

B. Représentation graphique

A mesure que le nombre de populations à comparer s'accroît, l'application de la méthode devient de plus en plus difficile et il est alors plus aisé d'avoir recours à une méthode graphique. Pour cela on recherche les directions selon lesquelles les centres des populations se projettent avec le maximum de dispersion. Cela revient à rechercher de nouvelles variables (z), combinaisons linéaires des variables transformées, telles que leur variance soit maximum :

$$z_i = b_1 y_{i1} + b_2 y_{i2} + \dots + b_n y_{in}$$

Les coefficients des combinaisons linéaires sont les éléments des vecteurs propres, b , de la matrice de dispersion interpopulation A .

$$(A - \lambda I) b = 0$$

Dans les plans définis par les axes (z_1, z_2), (z_2, z_3), (z_1, z_3); il est alors facile de faire une représentation graphique de la dispersion des populations qui met d'emblée en évidence les regroupements éventuels et les positions relatives de ces groupes.

Dans l'espace des variables originales x_i les individus composant une population sont groupés autour du point moyen de la population en une hypersphères qui se projettent sur les plans z_1, z_2 ; z_2, z_3 et z_1, z_3 selon des cercles.

Tout comme pour une moyenne, on définit un intervalle de confiance, pour la position du centre d'une population sur un plan, on peut définir une zone de confiance représentée par un cercle dont le rayon est respectivement, aux seuils de 5 % et 1 %, de $1,96/\sqrt{N}$ et $2,66/\sqrt{N}$, puisque les variables z_i étant centrées réduites, l'unité sur chaque axe est l'écart-type moyen.

En outre, 95 % des points se projettent à l'intérieur d'un cercle de rayon égal à 1,96 et 99,9 % dans un cercle de rayon égal à 3,24.

C. Vecteurs de projection directe

La première partie du calcul du D^2 réalise simultanément deux transformations.

— d'une part la transformation de la matrice de dispersion en une matrice triangulaire supérieure T .

— et d'autre part la transformation des variables d'origines x en variables non corrélées y .

LEDERMANN (1965) a signalé, parmi les propriétés de la matrice T , la relation qui la lie aux variables x et y :

$$T^{-1} X' = Y \\ (n,n) (n,p) (n,p)$$

T^{-1} , inverse de T , est donc un opérateur qui permet de passer directement des variables d'origine aux variables transformées. On a alors la possibilité de calculer la matrice de projection directe P permettant d'obtenir les variables z sans passer par le calcul des variables y .

Soit :

$$Z' = P X' \\ (n,p) (n,n) (n,p)$$

En effet, Z s'obtient normalement par l'opération

$$B Y' = Z' \\ (n,n) (n,p) (n,p) \\ B T^{-1} X' = Z' \\ (n,n) (n,n) (n,p) (n,p)$$

d'où

$$P = B' T^{-1} \\ (n,n) (n,n) (n,n)$$

Nous possédons avec les vecteurs de projection directe une méthode de transformation et de projection qui peut être utilisée à deux fins :

- soit à détailler la projection en projetant tous les individus des populations qui ont servi à définir la matrice de dispersion de départ.
- soit à introduire de nouvelles observations qui n'ont pas participé à la définition de la projection. Cela revient à définir un cadre de référence à partir d'un certain nombre d'observations, puis à introduire et à situer dans ce cadre de nouvelles observations sans en changer les caractéristiques.

Une autre particularité très intéressante des vecteurs de projection directe réside dans le fait que, s'appliquant directement aux variables d'origine, leurs coefficients traduisent la part que prend chaque variable dans la dispersion générale. En fait, tels qu'ils sont définis plus hauts, ils dépendent de la métrique et de l'unité utilisée. Il est préférable d'envisager l'ensemble des vecteurs Q qui conduit à la même figure de projection mais à partir des variables d'origine exprimées en données centrées réduites, x_i . Dans ce cas les éléments des vecteurs Q expriment la participation des variables correspondantes dans la dispersion. Il est alors possible d'envisager une interprétation biologique de la dispersion, qui sera discutée à propos de l'exemple étudié ci-après.

D. Analyse progressive

Parmi les nombreuses variables qui caractérisent les observations, certaines prennent une part importante dans les différences entre populations, donc dans la grandeur même de D^2 ; d'autres, au contraire, ont une part insignifiante. Il n'est pas toujours aisé, quand le nombre des caractères est élevé, de discerner les variables les plus significatives et de faire un choix *a priori*. La méthode progressive permet de déceler les variables qui entraînent les augmentations les plus sensibles de la distance.

Il est tout à fait possible de sortir, sans aucun calcul supplémentaire, les valeurs de D^2 entre les populations à chaque étape de la condensation pivotale de la matrice de dispersion; elle ne fait entrer en compte que les variables déjà transformées. On obtient ainsi une série de Distances calculées à partir d'une, deux, trois variables, l'ordre d'introduction des variables étant celui dans lequel elles se trouvent dans la matrice de dispersion. Il est ensuite aisé d'établir la courbe de variation de la valeur de D^2 entre deux populations données, en fonction du nombre de variables, et de repérer les variables qui entraînent une progression nette de D^2 . On ne retiendra, pour des analyses ultérieures sur d'autres populations de même nature, que les variables qui déterminent un accroissement du D^2 correspondant à un pourcentage donné du D^2 calculé sur l'ensemble des caractères. Ce procédé n'est qu'une méthode approchée car l'augmentation de D^2 apportée par une variable dépend de celles qui ont été introduites auparavant. Mais, en essayant deux ou trois ordres différents d'introduction, on peut avoir une estimation de la valeur discriminante de chaque variable et, en éliminant les variables les moins discriminantes, gagner un temps appréciable dans le prélèvement des données ainsi que dans l'exécution des calculs.

II. CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES DES POPULATIONS DE RÉFÉRENCE

A. Matériel

P. carlinae et *P. cirsii* diffèrent par un certain nombre de caractères utilisés en systématique classique : ce sont des caractères de coloration, de maculation, et des caractères portant sur les genitalia. Aucun de ces caractères pris isolément n'est absolu; le chevauchement de leurs distributions est plus ou moins important, mais, pris dans leur ensemble, ils définissent pour chaque forme un faciès assez caractéristique.

L'objectif de l'analyse par le D^2 , entreprise ici, est donc, d'une part, de définir un cadre de référence à partir de populations pures de chaque forme, puis d'introduire dans ce cadre les populations de la zone de contact et de voir si elles sont formées d'un mélange de formes typiques ou composées uniquement d'intermédiaires, ou encore si elles forment des populations « hybrides » comprenant à la fois les trois catégories.

P. carlinae est représenté, à défaut d'une population de la localité du Type (Suisse), par une population provenant de Cervières (« les Fonts », 2 000 m) et appartenant à la forme géographique *cottiana* Kaufmann; (P1).

P. cirsii est représenté par deux populations, l'une de la forme nominale provenant de la localité du Type : Fontainebleau (P4) l'autre issue des Alpes-maritimes et caractéristique de la forme géographique *parafabressei* Verity (P5).

B. Caractères externes (maculation, coloration)

La distinction entre *carlinae* et *cirsii* d'après les seuls caractères externes est relativement facile; les auteurs s'accordent pour baser leur identification sur un ensemble de six caractères dont aucun, pris individuellement, n'est constant et absolu, mais dont l'ensemble définit pour chaque forme un faciès assez caractéristique.

1. Dimorphisme sexuel.

Il faut signaler tout de suite une particularité de *carlinae* absente chez *cirsii*. *P. carlinae* est la seule espèce de *Pyrgus* à présenter un dimorphisme sexuel net portant sur la maculation. Les femelles se distinguent des mâles par la réduction des taches blanches du dessus des ailes, en particulier des ailes antérieures. Elles se réduisent à des points minuscules et peuvent même parfois disparaître totalement. Le revers des ailes est identique dans les deux sexes. Chez *cirsii*, mâles et femelles ont le même faciès. Ce fait, déjà signalé par WARREN (1926), n'a pas retenu davantage l'attention des auteurs. C'est pourtant

là, semble-t-il, une différence spécifique importante, dont on doit tenir compte lors de la discussion du statut taxonomique réciproque des deux formes.

En raison du faible nombre de femelles dont nous disposons, l'étude des caractères externes, comme d'ailleurs toute l'étude biométrique, ne portera que sur les mâles.

2. Caractères distinctifs des mâles.

Les caractères utilisés pour distinguer les deux espèces portent, d'une part, sur le nombre, l'étendue et la répartition des espaces blancs au dessus des ailes et, d'autre part, sur la coloration de fond de l'aile postérieure : en outre intervient le signe du « rectangle allongé » de REVERDIN (Fig. 1).

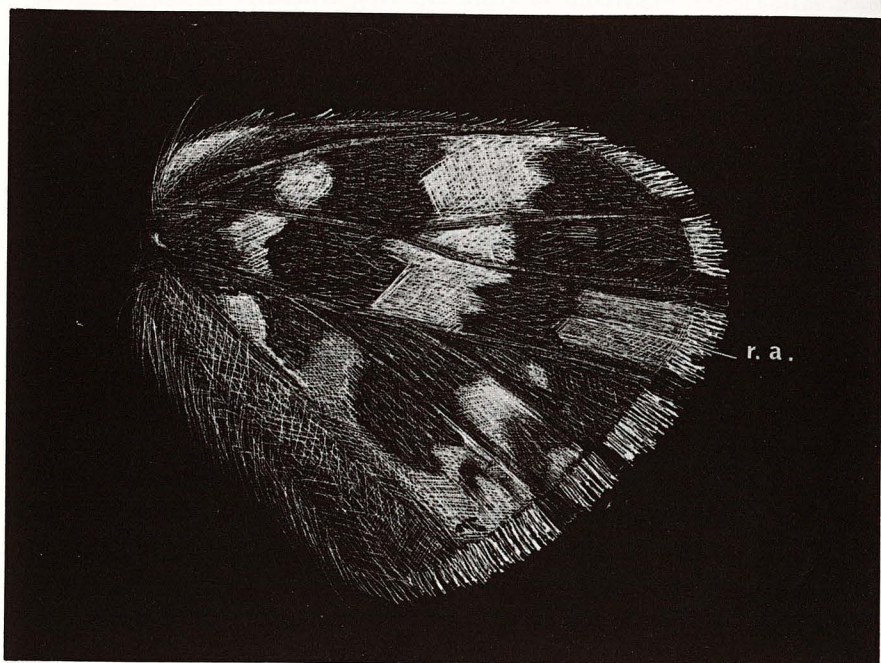


FIG. 1. — Revers de l'aile postérieure de *P. carlinae* montrant le signe du rectangle allongé; ce signe est absent chez *P. cirsi*.

Les caractéristiques distinctives des deux espèces peuvent se résumer ainsi (d'après WARREN).

	<i>carlinae</i>	<i>cirsi</i>
A.A.	1. Un seul point subcostal.	. Deux points subcostaux.
	2. Lunule discoïdale étroite à bord externe concave.	. Lunule discoïdale large à bords rectilignes.
	3. Espaces blancs peu étendus à bords plus ou moins réguliers.	. Espaces blancs nettement délimités, le plus souvent quadrangulaires.
A.P.d	4. Bande médiane estompée souvent même absente.	. Bande médiane bien marquée à bords plus nets, teinte crème rarement blanc pur.
	5. Série de taches blanches submarginales rarement apparente.	. Série submarginale le plus souvent assez nette.
A.P.r	6. Teinte de fond uniforme jaunâtre ou brun roux.	. Teinte de fond souvent bigarrée dans les bruns rouges assez chauds.
	7. Rectangle allongé de REVERDIN présent.	. Pas de rectangle allongé.
	8. Bord anal gris plus ou moins foncé.	. Bord anal souvent blanc.

A.A. : Aile antérieure ; A.P.d : Aile postérieure, dessus ; A.P.r : Aile postérieure, revers.

Nous avons repris en détail l'étude de six de ces caractères (1, 2, 3, 4, 6 et 7), dans le but, d'une part, de préciser la variabilité de chacun d'eux dans les populations naturelles, en particulier dans les populations de référence, d'autre part, ce premier point étant acquis, d'essayer de définir les individus intermédiaires et aussi d'être à même de les identifier dans les populations de la zone de contact. L'œil exercé d'un entomologiste repère assez facilement ces formes intermédiaires, qui se présentent soit comme une mosaïque de caractères propres à chacune des deux formes, soit par l'état intermédiaire de tous les caractères, ce qui est moins fréquent.

Dans un souci d'objectivité, pour faciliter les comparaisons, nous avons abordé cette étude sous l'angle statistique, ce qui nous a amené à quantifier certains de ces caractères qualitatifs, et à établir un système de notation dont le principe est le suivant.

Pour chaque caractère, l'amplitude totale de variation dans l'ensemble des deux espèces est divisé en un certain nombre de classes. Chaque classe correspondant à une modalité du caractère en question.

Liste des six caractères externes étudiés et de leurs modalités respectives.

Nombre de points subcostaux :

- 1 — 1 point
- 2 — 2 points

Aspect de la lunule discoïdale :

- 1 — étroite à bord concave
- 2 — étroite à bord rectiligne
- 3 — large à bord concave
- 4 — large à bord rectiligne

Forme des taches blanches de l'aile antérieure :

- 1 — « punctiformes » (petites et irrégulières)
- 2 — intermédiaires
- 3 — quadrangulaires bien développées à bords nets

Aspect de la bande médiane de l'aile postérieure :

- 1 — très floue (peu visible, même absente)
- 2 — floue
- 3 — nette (taches claires bien visibles à contour estompé)
- 4 — très nette (taches très claires à contour net)

Signe du rectangle allongé de REVERDIN :

- 1 — présent
- 2 — absent

Coloration de fond du revers de l'aile postérieure :

- 1 — gris
- 2 — jaune
- 3 — brun
- 4 — rouge

3. Quantification des caractères externes.

La méthode revient à définir un système de notation des caractères qualitatifs tel qu'il assure le maximum de discrimination entre les deux espèces.

Chaque modalité d'un caractère est affectée d'une note. Dans le cas d'un caractère dont les deux modalités sont « présence » « absence » on notera par exemple présence = 1, absence = 0 (ou inversement).

Dans d'autres cas, la note attribuée à chaque modalité peut être arbitraire, mais elle a toujours été choisie de manière à assurer le maximum de discrimination.

Pour le système de notation de l'intensité de la bande médiane à l'aile postérieure, par exemple, les fréquences relatives des quatre modalités de ce caractère ont été établies dans les deux populations de référence (1). Les fréquences relatives varient exactement en sens inverse dans les deux populations et la progression est très régulière. Si ces quatre modalités sont notées 0, 1, 2, 3, il ne reste plus qu'à définir à laquelle des deux extrêmes on affectera la valeur 0. Il se trouve que pour le premier caractère (nombre de points subcostaux), qui est en fait quantitatif, la valeur 1 est plus fréquente chez *carlinae* et la valeur 2 plus fréquente chez *cirsii*. On a conservé pour tous les autres caractères le même sens de variation en attribuant la note la plus faible à la modalité dont la fréquence est plus grande chez *carlinae* et la note la plus forte à la modalité dont la fréquence est la plus forte chez *cirsii*. Dans le cas de la bande médiane, nous avons donc coté 0 la modalité « très floue » (*carlinae*) et 3 la modalité « très nette » (*cirsii*).

Tout individu sera donc caractérisé par un ensemble de six notes que l'on peut condenser, en en faisant simplement la somme, en une note globale, un « indice de faciès » en quelque sorte, dont l'amplitude de variation s'étend de 1 à 14. La valeur de l'indice de faciès est faible pour les *carlinae* typiques (1 à 9), et forte pour les individus *cirsii* typiques (8 à 13) (Tableau I).

TABLEAU I
Variations de l'indice de faciès dans les populations de référence.

	Moyenne	Amplitude de variation
<i>carlinae</i> (P1)	3,33	1 à 9
<i>cirsii</i> (P4)	10,74	8 à 13
<i>cirsii</i> (P5)	10,86	8 à 13

Un autre système de notation, légèrement différent, a été adopté dans certaines analyses multivariates (analyse factorielle des correspondances).

Certains caractères, comme la forme de la lunule discoïdale, sont en fait une combinaison de caractères élémentaires et il peut être

(1) Tableau I, H.T.

intéressant de les dissocier. Ainsi les quatre modalités de la forme de la lunule sont les combinaisons deux à deux des deux modalités des caractères élémentaires : largeur et courbure. La même méthode a été employée pour la coloration de fond des ailes postérieures en considérant la présence ou l'absence de l'une de ces quatre nuances qui s'excluent mutuellement (1).

C. Les Genitalia des mâles

1. Les données classiques.

WARREN (1926) a fait une étude comparée très minutieuse des genitalia de *carlinae* et de *cirsii*, dans laquelle il reprend et critique les observations antérieures. Ses conclusions, sur le plan descriptif, restent parfaitement valables. Nous en donnons ci-dessous les points essentiels en tenant compte toutefois des remarques de KAUFFMANN (1954) à propos de la sous-espèce *cottiana*.

La morphologie générale des genitalia est très voisine dans les deux espèces qui sont les seules, au sein du genre *Pyrgus*, à présenter la particularité suivante : le pénis porte un anneau de petites épines à la limite du tiers distal (Fig. 2). Ce caractère commun témoigne de la forte parenté des deux espèces. Les différences sont nombreuses, mais minimales et peu constantes. Deux d'entre elles sont assez nettes pour servir de critère de détermination.

a) Le nombre de dents des subunci (apophyses latérales du gnathos) est pour chaque subuncus :

- inférieur ou égal à 6 chez *carlinae*
- supérieur ou égal à 6 chez *cirsii*

On peut également constater une légère différence dans la forme de l'apophyse :

- rétrécie à l'extrémité avec dents parallèles et de taille inégale chez *carlinae*.
- large à l'extrémité avec dents subégales et plus ou moins divergentes chez *cirsii*.

Ce dernier point est beaucoup trop variable pour être d'une quelconque utilité pratique.

(1) Un tableau II (H. T.) donne les deux systèmes de notations utilisés : le système analytique utilisé dans certains types d'analyses et le système synthétique à partir duquel est calculé l'indice de faciès.

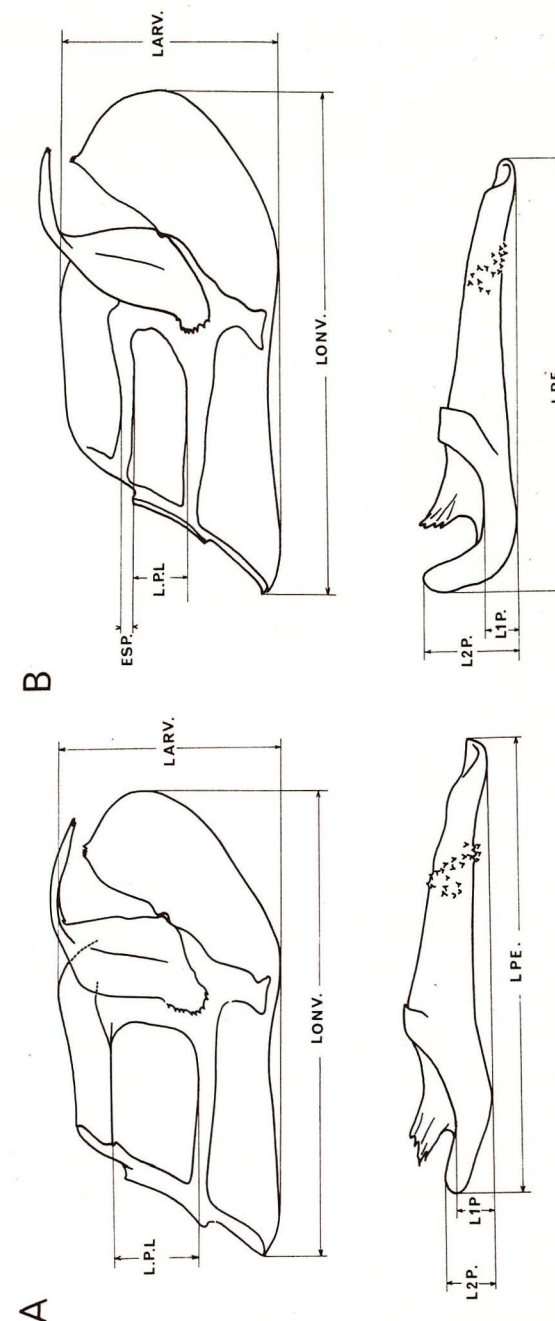


FIG. 2. — Éléments des genitalia mâles intervenant dans l'analyse biométrique. A : *P. carlinae*; B : *P. cirsii*

b) *La plaque centrale de la valve* (plaque subharpale) :

- cette plaque est soudée au bord dorsal de la valve (harpe) chez *carlinae*.
- elle est libre chez *cirsii*.

Selon WARREN, ce caractère ne souffre aucune exception; toutefois, KAUFFMANN (1954) signale que dans la race *cottiana*, la soudure de la plaque est moins complète. En effet, certains individus présentent un amincissement du sclérite du niveau de la soudure; la plaque peut même être séparée du bord dorsal, mais jamais aussi largement que chez *cirsii*.

Rappelons que CHAPMANN (1918) avait également trouvé dans les proportions du pénis des différences que WARREN (1926) considère comme minimales, sinon inexistantes.

2. Comparaison biométrique des genitalia.

En plus du nombre de dents des subunci, caractère quantitatif par lui-même, un certain nombre de mesures ont été faites, en particulier sur la valve et le pénis. Les éléments mesurés sont, sur la valve, sa longueur et sa largeur, la largeur de la plaque centrale, et la largeur de l'espace qui la sépare du bord dorsal; sur le pénis, la longueur totale, la largeur du coecum pénis et la largeur totale (Fig. 2).

a) Nombre de dents des subunci.

Dans une étude préliminaire (GUILLAUMIN, 1963), il avait été montré qu'il était préférable d'envisager le nombre total de dents aux deux subunci plutôt que le nombre pour chaque élément.

Le dénombrement de ces dents a parfois soulevé quelques difficultés. En effet, en plus des dents « normales », il peut exister de petites épines, de taille nettement inférieure à celle des dents, et qui n'ont pas été comptées; mais il arrive dans certains cas que la distinction entre épines et dents soit délicate. D'autre part, on rencontre très souvent, surtout chez *cirsii*, des dents « anormales » dont la pointe est nettement bifurquée, voire trifurquée. En général, l'ensemble est compté comme une seule dent, mais là encore la décision est parfois délicate.

La variabilité à l'intérieur des populations naturelles est assez grande et le chevauchement des populations de référence de *carlinae*

TABLEAU II

Variation du nombre de dents des subunci dans les populations de référence (P.R.) et dans les localités des Types (L.T.).

	Moyenne	Amplitude de variation
<i>carlinae</i>		
P1 : Les Fonts de Cervières (P.R.) n = 153	8,44	4 à 13
<i>cirsii</i>		
P4 : Fontainebleau (P.R.) (L.T.) n = 51	10,92	8 à 15
P5 : Alpes maritimes (P.R.) n = 35	12,25	8 à 18
<i>carlinae</i>		
Zermatt (L.J.) n = 13	8,14	5 à 10
Valtournanche n = 31	9,35	6 à 12

et *cirsii* est assez important. Le nombre d'épines, surtout dans les valeurs moyennes, n'est donc pas très caractéristique de l'une ou l'autre espèce (Tableau II).

b) *La plaque centrale de la valve.*

Dans le cas de soudure complète, l'espace entre la plaque et le bord dorsal est évidemment nul. Chez *carlinae*, la plaque est plus large que chez *cirsii*; dans cette espèce, la séparation de la plaque du bord dorsal n'apparaît pas comme un déplacement en bloc de la

TABLEAU III

Variation de largeur de la plaque centrale de la valve et de l'espace la séparant du bord dorsal dans les populations de référence.

	Largeur de la plaque (LPL)	largeur de l'espace (ESP)
<i>carlinae</i>		
P1 Cervières	$\bar{x} = 33,46$ $\sigma = 2,60$	$\bar{x} = 0,16$ $\sigma = 0,55$
<i>cirsii</i>		
P4 Fontainebleau	$\bar{x} = 22,96$ $\sigma = 2,27$	$\bar{x} = 6,43$ $\sigma = 1,54$
P5 Alpes maritimes	$\bar{x} = 25,00$ $\sigma = 2,27$	$\bar{x} = 6,85$ $\sigma = 31,85$

plaque, mais plutôt comme une conséquence de sa réduction en largeur (Tableau III) (1).

c) *Le pénis.*

Indépendamment de toute mesure, il apparaît que, dans l'ensemble, le pénis semble plus courbé chez *cirsii* que chez *carlinae*, surtout dans sa partie proximale (*coecum penis*).

Les mesures ont été choisies de manière à pouvoir calculer un indice de courbure du pénis égal à la différence des largeurs L_2 et L_1 ramené à la longueur totale du pénis et défini par la relation

$$I_{c_p} = \frac{100 (L_2 - L_1)}{L_p}$$

Le coefficient 100 est simplement destiné à ramener sa valeur au-dessus de l'unité, pour faciliter les comparaisons.

Les différences de longueur ne sont pratiquement pas significatives; par contre, les différences de largeur le sont hautement, surtout pour L_1P (Tableau IV).

La valeur de l'indice de courbure est nettement plus forte dans les deux populations de *cirsii*; les différences sont significatives, mais l'étalement des valeurs individuelles est tel que le chevauchement

TABLEAU IV
Variation de la longueur, de la largeur, et de l'indice de courbure du pénis dans les populations de référence.
Valeurs exprimées en $1/100^e$ de millimètre.

	Largeur L_1P	Largeur L_2P	Longueur LPE	Indice de courbure
<i>carlinae</i>				
P1	20,90	31,05	207,59	4,896
Cervières	$\sigma = 2,14$	$\sigma = 6,60$	$\sigma = 7,12$	$\sigma = 3,21$
<i>cirsii</i>				
P4	17,84	36,10	202,64	8,97
Fontainebleau	$\sigma = 1,76$	$\sigma = 5,61$	$\sigma = 5,61$	$\sigma = 2,88$
P5	17,70	39,17	203,40	10,44
Alpes maritimes	$\sigma = 2,21$	$\sigma = 6,84$	$\sigma = 6,47$	$\sigma = 3,06$

(1) Un tableau VIII (H.T.), regroupant les données générales sur l'ensemble des populations de *cirsii*, montre que la somme de la largeur de la plaque et de celle de l'espace est voisine de la largeur de la plaque de *carlinae*.

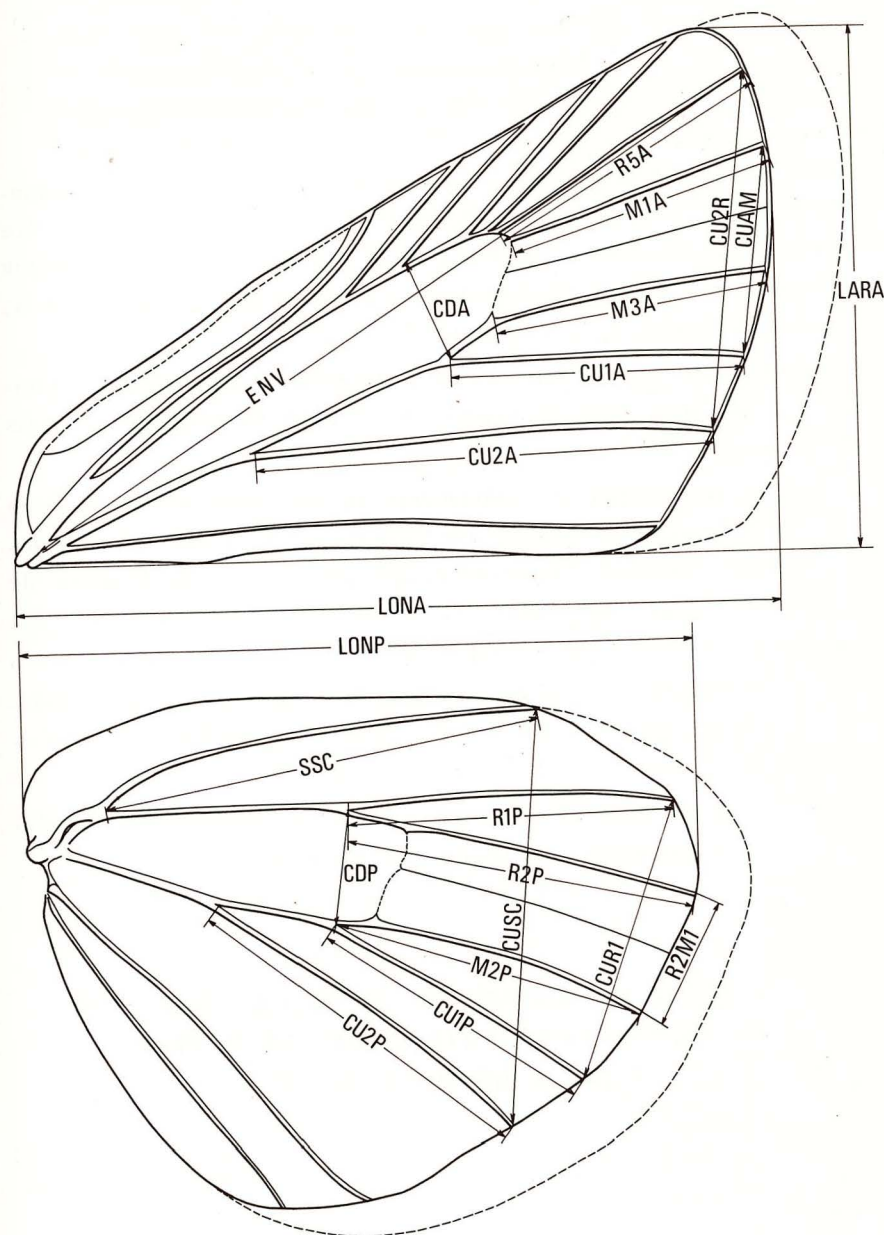


FIG. 3. — Diagramme montrant les éléments alaires mesurés. La signification des lettres est donnée dans le texte, dans la liste des caractères utilisés au paragraphe suivant.

est important et la valeur discriminante de ce caractère n'est pas très élevée.

D. Les mesures alaires

Les mesures alaires prises, pour la comparaison de la conformation et de la taille générale (GUILLAUMIN, 1972 a) ne peuvent être utilisées sous cette forme dans une étude par le D^2 . En effet, chaque élément alaire avait été défini par les coordonnées de ses extrémités; ici il faut envisager sa longueur réelle.

Les éléments alaires intervenant dans cette analyse sont au nombre de 22 : 12 pour l'aile antérieure et 10 pour l'aile postérieure; ils sont représentés sur la figure 3,

Les ailes antérieures et postérieures droites sont montées entre lame et lamelle, dans du beaume du Canada, ce qui a pour effet de les éclaircir et de faciliter l'observation des points repérés. L'image de l'aile agrandie vingt fois à l'aide d'un projecteur de profil est calquée; les mesures sont faites sur le calque au demi millimètre près (1).

Nous ne discuterons pas ici en détail de la précision et de la fidélité des mesures qui se sont révélées, dans ces conditions, satisfaisantes..

Les caractéristiques de forme et de taille des populations de référence ont été exposées dans le travail cité ci-dessus.

III. ÉTUDE DE LA DISPERSION ET DE LA STRUCTURE DES POPULATIONS NATURELLES DE PYRGUS PAR LA MÉTHODE DU D^2

L'analyse fait intervenir 31 caractères dont la liste est donnée ci-dessous.

(1) Les résultats de ces mesures pour les 14 populations étudiées sont groupées dans le tableau III (H.T.).

LISTE DES VARIABLES UTILISÉES

<i>Variables relatives aux ailes</i>		Symbole
1	Demi envergure	ENV.
2	Longueur de l'aile antérieure	LONA.
3	Largeur de l'aile antérieure	LARA.
4	Longueur de la 5 ^e radiale	R5A
5	Longueur de la 1 ^{ère} médiane	M1A
6	Longueur de la 3 ^e médiane	M3A
7	Longueur de la 1 ^{ère} cubitale CU_{1a}	CU1A
8	Longueur de la 2 ^e cubitale CU_{1b}	CU2A
9	Longueur de l'aile postérieure	LONP.
10	Longueur de la sous costale	SSC.
11	Longueur de la 1 ^{ère} radiale	R1P.
12	Longueur de la 2 ^e radiale	R2P.
13	Longueur de la 2 ^e médiane	M2P.
14	Longueur de la 1 ^{ère} cubitale CU_{1a}	CU1P.
15	Longueur de la 2 ^e cubitale CU_{1b}	CU2P.
16	Largeur de la cellule discoïdale antérieure	CDA.
17	Distance des extrémités de CU1A et M1A	CUAM.
18	Distance des extrémités de CU1A et M1A	CU2R.
19	Largeur de la cellule discoïdale postérieure	CDP.
20	Distance des extrémités de R2P et M1P	R2M1.
21	Distance des extrémités de CU1P et R1P	CUR1.
22	Distance des extrémités de CU2P et SSC	CUSC.
<i>Variables relatives aux genitalia</i>		
23	Longueur totale de la valve	LONV.
24	Largeur de la valve	LARV.
25	Largeur de la plaque centrale	LPL.
26	Largeur de l'espace entre la plaque centrale et le bord dorsal	ESP.
27	Longueur totale du pénis	LPE.
28	Largeur du <i>coecum penis</i>	L1P.
29	Largeur totale du pénis	L2P.
30	Nombre de dents des subunci	DTS.
<i>Caractères externes</i>		
31	Indice de faciès (synthèse de 6 caractères externes)	CEXT.

Le calcul des distances a été fait à partir de la matrice des intercorrélations moyennes intrapopulations dans P_1 et P_5 (1). En partant

(1) Tableau V, H.T.

de la matrice des intercorrélations moyennes entre P_1 et P_4 , on arrive à des distances et une dispersion de populations comparables, mais nous avons gardé comme référence P_1 et P_5 , car c'est entre des populations de ce type que se fait le contact dans la vallée de la Durance.

Les populations de référence étant seulement au nombre de deux, il n'était évidemment pas possible de définir à partir d'elles seules une matrice de dispersion interpopulation; cette dernière a été établie sur l'ensemble de 14 populations étudiées. Cela implique que nous admettons l'homogénéité des variances intrapopulations.

A. Distance interpopulations

Toutes les valeurs de la distance généralisée, D^2 , entre les populations prises deux à deux, ont été calculées ainsi que, pour chacune d'elles, la valeur du test F et le nombre de degrés de liberté correspondant permettant d'en apprécier le degré de signification (2).

Cependant il nous a semblé préférable d'envisager la distance linéaire proprement dite : $D = \sqrt{D^2}$, qui donne accès à une information complémentaire sur le taux de chevauchement mutuel des deux populations (3).

Du tableau VIII (H.T.) nous avons extrait les distances entre les populations typiques des deux formes (dont les deux populations de référence).

	<i>cirsii</i> P 4	<i>cirsii</i> P 5
<i>carlinae</i> P 1	11,61	12,71
<i>cirsii</i> P 4		3,86

Les distances entre la population de *carlinae* et les populations de *cirsii* sont nettement supérieures à la distance 6,50 suffisante pour séparer à 100 p. cent des populations standard : on ne doit s'attendre

(2) Le tableau VI, H.T. regroupe les valeurs de D^2 et le tableau VII, H.T. les valeurs du test F correspondant, accompagnées chacune de son nombre de degrés de liberté.

(3) Les valeurs de la distance inter-populations sont rassemblées dans le tableau VIII, H.T.. Le tableau IX, H.T. donne les valeurs du seuil de signification et de l'intervalle de confiance correspondant.

à aucun recouvrement des distributions. Par contre, les deux populations de *cirsii* sont beaucoup plus proches et leur distribution montre un chevauchement tel que seulement 65 à 70 p. cent des individus (population standard) sont identifiables.

La discrimination obtenue ainsi est inférieure à 100 p. cent, elle n'autorise pas, sur ce seul critère, une distinction subsppécifique entre les deux populations; il ne faut cependant pas oublier que la diagnose de *parafabressei* par VERITY est basée sur des critères de coloration, qui n'interviennent que très indirectement ici, et sur des critères de taille qui ont peu d'importance dans ce type d'analyse (les variables étant centrées réduites); ces éléments de différence renforcent un peu ceux obtenus par le D^2 , mais sans conduire à une distinction très nette des deux formes géographiques de *cirsii*.

Dispersion des points moyens des populations.

Les projections des centres des 14 populations sur le plan des deux premiers axes (Fig. 4 A) se répartissent en trois groupes; l'un de huit populations groupées autour de P_1 , un autre formé par les deux populations de *cirsii* P_4 et P_5 , et enfin un groupe en position intermédiaire mais plus proche de *cirsii*, formé de populations de la Vallée de la Durance. Le même type de groupement se retrouve dans le plan des premier et troisième axes (Fig. 4 B).

B. Dispersion des individus dans les populations de référence

La dispersion des individus de chacune des populations de référence autour de leur moyenne est représentée par les deux graphiques de la figure 5. Les points représentatifs des individus de chaque population se regroupent autour de leur moyenne en nuages circulaires qui ne s'étendent pas au-delà des limites attendues; ils sont presque tous inclus dans des cercles de $2,575 \sigma$ de rayon.

L'aspect du groupement est le même dans les deux plans envisagés, les cercles ayant pour centre les points moyens, dans l'espace z_1, z_2, z_3 , et on a donc là une bonne technique de normalisation des variables transformées même si, dans les variables d'origine, cer-

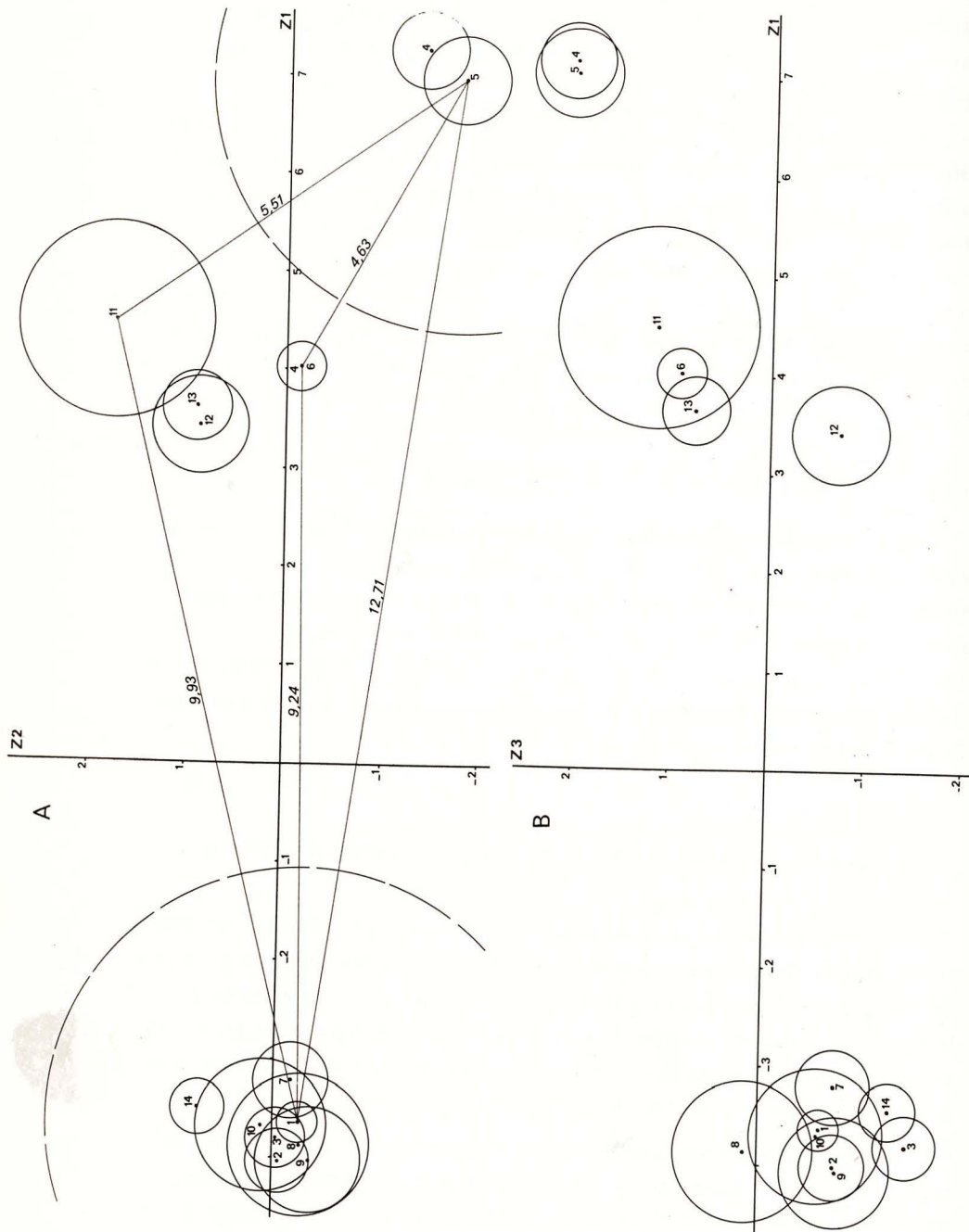


Fig. 4. — Projection des centres des 14 populations étudiées : le cercle entourant chaque population p et de rayon $1/\sqrt{N}$ représente la limite de l'intervalle de confiance du point moyen au seuil à 99 p. cent.

A) Sur le plan des deux premiers axes z_1, z_2 ;
B) Sur le plan des premier et troisième axes z_1, z_3 .

taines s'écartent quelque peu de la normalité comme la « largeur de l'espace » (ESP.).

On remarque que le groupement est plus serré pour la population de *carlinae* que pour celle de *cirsii*; cela provient du fait, que l'unité de normalisation des variables étant l'écart-type moyen (la variabilité des *cirsii* étant à très peu près la même que celle des *carlinae*), les différences de dispersion sur la projection traduisent les petits écarts de variabilité.

1. Interprétation de la dispersion d'après les vecteurs de projection directe.

Les projections de tous les points individuels ont été obtenues par la méthode des projections directes à partir des données d'origines centrées et réduites. Si x_i est un vecteur observation et exprimé en données centrées réduites par rapport au point moyen général, le produit

$$q'_1 \quad x_i = z_{i1}$$

$$(1, n) \quad (n, 1) \quad (1, 1)$$

donne l'abscisse de la $i^{\text{ème}}$ observation sur le premier axe de dispersion défini par q_1 .

Dans le tableau V les éléments des trois premiers vecteurs de projection directe, q_1 ont été reclassés par ordre de valeur décroissante; en face de chaque élément sont indiqués le numéro et le symbole de la variable correspondante. Dans le premier vecteur, les coefficients positifs les plus élevés concernent les variables ESP (26), DTS (30), EXT (31), qui correspondent aux caractères les plus utilisés en systématique classique pour distinguer les deux espèces. Parmi les coefficients négatifs ressort celui de la variable LPL (25), qui s'oppose nettement à ESP (26), ce qui est très logique puisque ces deux variables sont liées par une forte corrélation négative ($-0,514$).

Mais d'autres variables ont des coefficients relativement élevés CUIP (14), et CUR1 (21) (positifs) et LONP (9) et LONV (23) (négatifs); d'autres caractères distinctifs spécifiques moins évidents sont donc ainsi révélés. *P. carlinae* se distinguerait de *P. cirsii* par sa première nervure cubitale postérieure plus courte; plus courte également

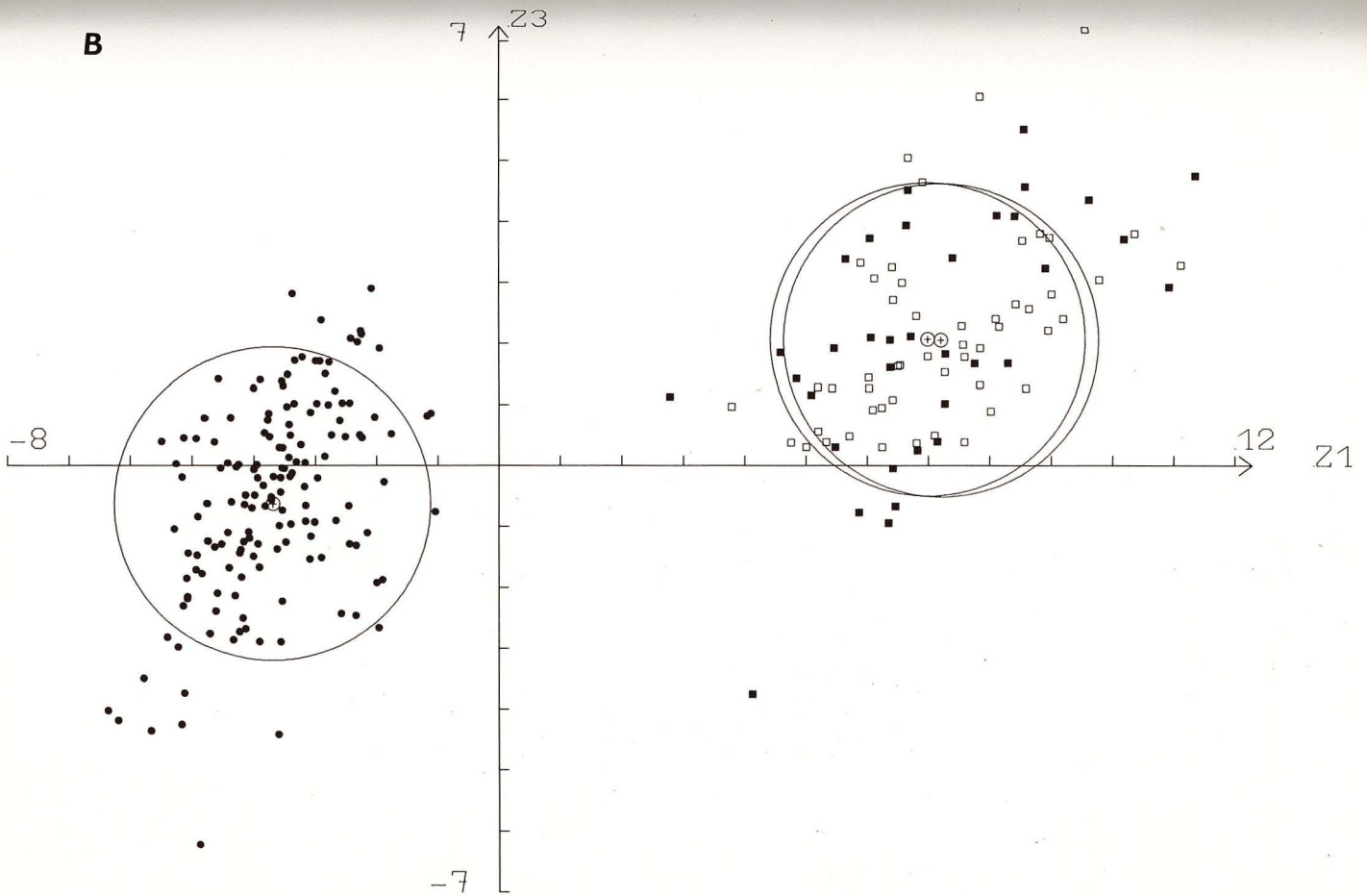
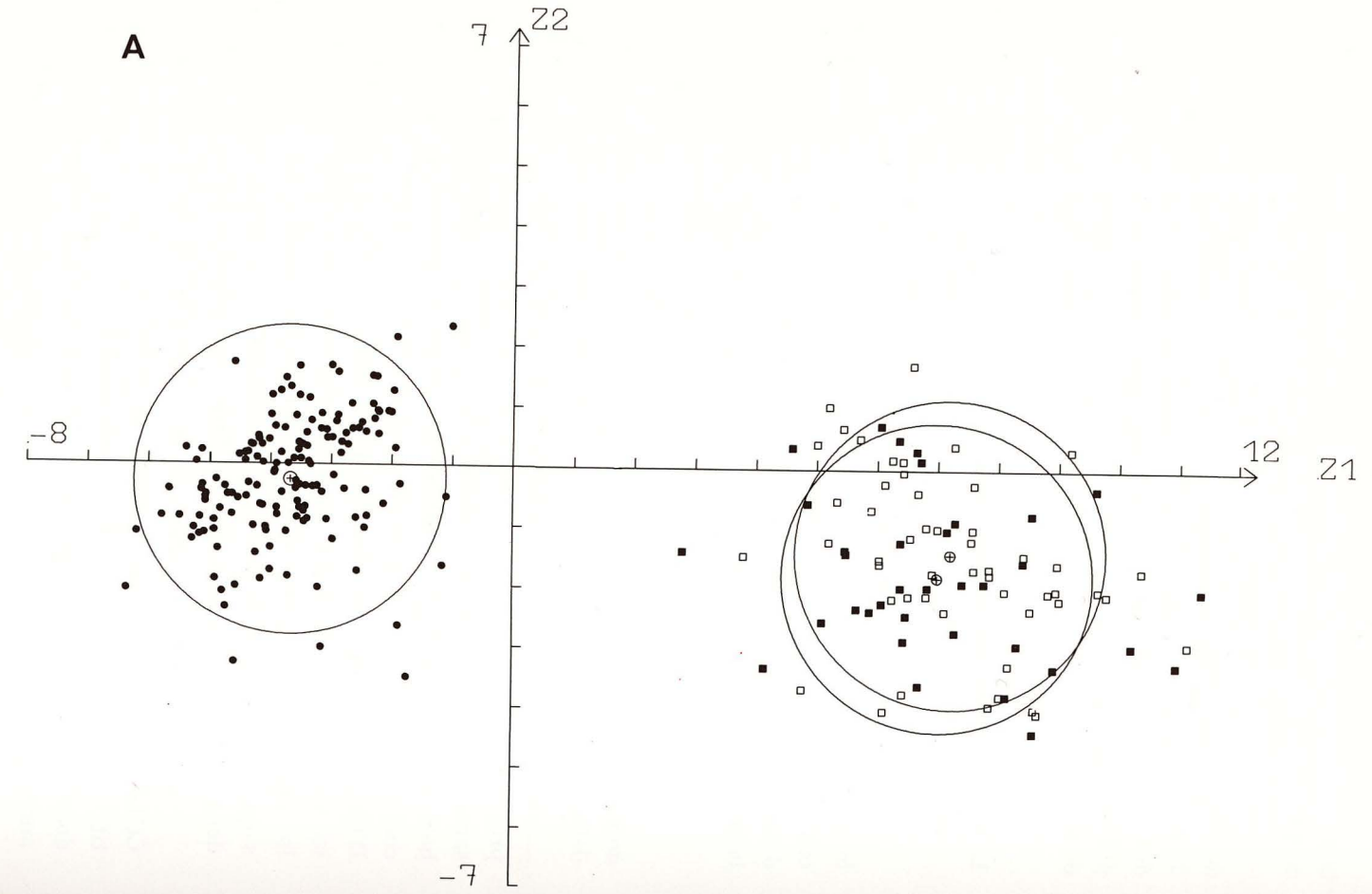


FIG. 5. — Dispersion des individus des populations de référence; dans le plan z_1, z_2 (A) et dans le plan z_1, z_3 (B). L'unité, sur chaque axe, est l'écart-type moyen intrapopulation; les grands cercles indiquent les limites théoriques de dispersion de chaque population au seuil à 95 p. cent ($r = 2,575 \sigma$). P 1 : *carlinae*, cercles noirs; P 4 : *cirsii*, Fontainebleau, carrés blancs; P 5 : *cirsii*, Alpes-Maritimes, carrés noirs.

TABLEAU V

Vecteurs de Projection, les coefficients sont ordonnés par ordre de valeurs décroissantes.

	1 ^{er} Vecteur	2 ^{ème} Vecteur	3 ^{ème} Vecteur
1	0,660 26 ESP	0,786 21 CuR1	1,300 21 CuR1
2	0,620 30 DTS	0,506 12 R2P	0,797 14 Cu1P
3	0,483 31 CEXT	0,468 31 CEXT	0,791 30 DTS
4	0,372 14 Cu1P	0,465 15 Cu2P	0,702 12 R2P
5	0,330 21 CuR1	0,464 28 LIP	0,435 1 ENV
6	0,153 12 R2P	0,281 13 M2P	0,434 29 L2P
7	0,078 15 Cu2P	0,227 25 LPL	0,358 10 SSC
8	0,075 11 R1P	0,261 16 CDA	0,344 26 ESP
9	0,062 1 ENV	0,181 30 DTS	0,205 5 M1A
10	0,061 29 L2P	0,177 10 SSC	0,168 27 LPE
11	0,043 5 M1A	0,134 4 R5A	0,068 22 CuSC
12	0,030 16 CDA	0,125 14 Cu1P	0,060 25 LPL
13	0,003 18 Cu2R	0,115 29 L2P	- 0,007 15 Cu2P
14	- 0,002 10 SSC	0,087 1 ENV	- 0,048 16 CDA
15	- 0,022 8 Cu2A	0,078 6 M3A	- 0,049 23 LONV
16	- 0,031 4 R5A	0,064 2 LONA	- 0,057 7 Cu1A
17	- 0,032 24 LARV	0,063 19 CDP	- 0,117 24 LARV
18	- 0,033 3 LARA	0,033 17 CUAM	- 0,161 3 LARA
19	- 0,051 22 CUSC	- 0,169 24 LARV	- 0,205 9 LOMP
20	- 0,063 2 LONA	- 0,177 18 Cu2R	- 0,233 5 M1A
21	- 0,073 7 CU1A	- 0,179 8 Cu2A	- 0,259 19 CDP
22	- 0,089 19 CDP	- 0,198 3 LARA	- 0,279 31 CEXT
23	- 0,094 27 LPE	- 0,217 7 Cu1A	- 0,284 22 R2M1
24	- 0,100 20 R2M1	- 0,250 20 R2M1	- 0,316 11 R1P
25	- 0,131 28 LIP	- 0,305 22 CuSC	- 0,335 18 Cu2R
26	- 0,145 6 M3A	- 0,322 11 R1P	- 0,416 17 CuAM
27	- 0,174 17 CUAM	- 0,329 5 M1A	- 0,457 13 M2P
28	- 0,188 13 M2P	- 0,383 9 LOMP	- 0,623 8 Cu2A
29	- 0,224 23 LONV	- 0,384 23 LONV	- 0,625 2 LONA
30	- 0,230 9 LOMP	- 0,391 27 LPE	- 0,646 4 R5A
31	- 0,372 25 LPL	- 0,452 26 ESP	- 0,660 28 L1P

la distance entre l'extrémité de cette première cubitale et l'extrémité de la première radiale postérieure; par contre *carlinae* montre une valve génitale légèrement plus grande et une aile postérieure légèrement plus longue. Ce dernier point a déjà été mis en évidence par une méthode toute différente basée sur l'analyse des différences de formes (GUILLAUMIN, 1972). Si l'on considère, comme nous l'avons déjà proposé, le premier axe comme l'axe de discrimination spécifique, les dix variables les plus efficaces dans cette discrimination sont, dans l'ordre et d'après les premiers vecteurs

ESP (26), DTS (30), CEXT (31), LPL (25), Cu1P (14),

CUR1 (21), LOMP (9), LONV (23), M2P (13), CUAM (17)

Le second vecteur traduit la variabilité intraspécifique et en particulier la variabilité à l'intérieur de *cirsii*. Son interprétation sera discutée en détail plus loin.

Il est intéressant de comparer ce choix de variables avec celui auquel on est conduit par la méthode de l'analyse progressive.

2. Analyse progressive. Choix a posteriori des variables les plus discriminantes.

Lorsque le nombre de variables est élevé, il n'est pas toujours aisé, au simple examen du tableau des moyennes, de faire un choix *a priori*. Il est possible, dans un premier temps, d'avoir une vue synoptique des écarts et de leur sens en traçant le profil de variation des populations par rapport à leur moyenne générale. La comparaison des profils de P1 et P5 (Fig. 6) montre que les tracés relatifs aux variables alaires sont pratiquement symétriques par rapport à la moyenne générale; les moyennes de P5 sont toutes supérieures à la moyenne, celles de P1 toutes inférieures.

Par contre, les courbes relatives aux genitalia et caractères externes ont un tracé nettement en opposition et l'on peut s'attendre à une meilleure discrimination par les caractères des genitalia que par les caractères alaires.

En appliquant la méthode d'analyse progressive exposée au paragraphe I D, on assiste à une croissance progressive du D^2 illustrée graphiquement dans la figure 7.

Les dix variables responsables des plus forts accroissements sont, dans l'ordre d'efficacité décroissante : ESP (26), CEXT (31); DTS (30); LPL (25); M2P (13); LPE (27); CUR1 (21); L1P (28); M3A (6); CUAM (17).

Sept d'entre elles s'étaient révélées par les vecteurs de projection directe; deux autres (M3A, L1P) viennent respectivement en 2^e et 13^e positions dans le premier vecteur et L1P prend une part importante dans le 2^e vecteur.

On remarquera que les deux méthodes font ressortir l'importance des variables relatives aux genitalia et aux caractères externes. Les coefficients des vecteurs donnent cependant plus de poids aux éléments responsables des différences de conformation alaire.

Il faut remarquer aussi que, dans le D^2 progressif, nous n'avons pas pris en considération la première variable qui exprime une dif-

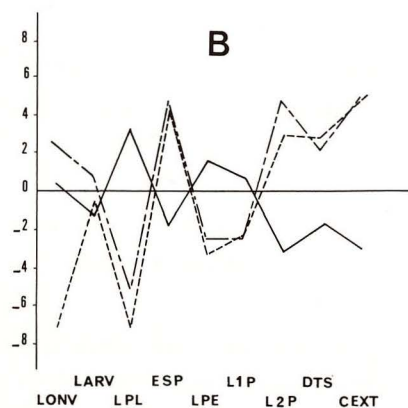
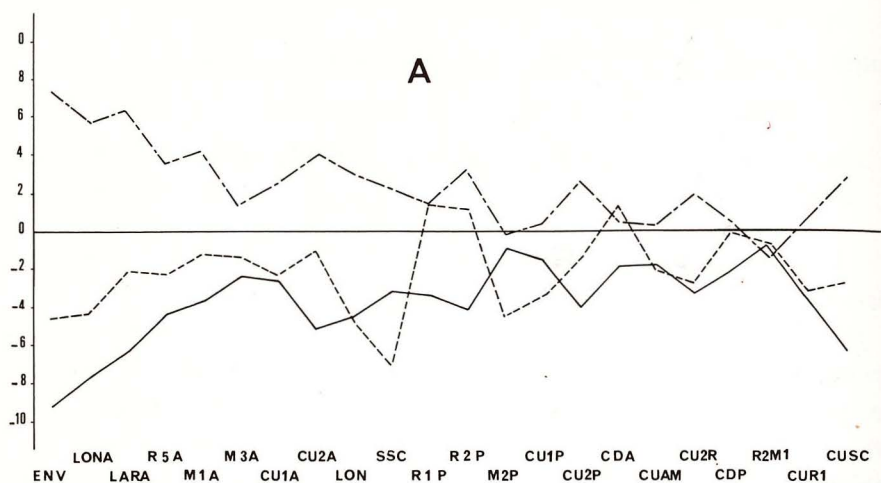


FIG. 6. — Profil comparé des populations de référence par rapport à la moyenne des 14 populations. P1 : *carlinae* Cervières en trait plein, P4 : *cirsii*, Fontainebleau en pointillé; P5 : *cirsii* (*parafabressei*) Alpes-Maritimes en tirets.

A) Mesures alaires; B) genitalia et caractères externes.

Pour la signification des variables se reporter à la liste donnée dans le texte. En ordonnées sont portées les valeurs des écarts centrés réduits de chaque caractère par rapport à la moyenne dans les 14 populations étudiées (axe des abscisses).

férence générale de taille et viendrait dans l'ordre d'efficacité en 5^e position.

En définitive, 14 variables permettent une discrimination presque aussi efficace que les 31 envisagées, ce sont : ENV, M3A, CUAM, LOMP, R2P, M2P, CUR1, LONV, LPL, ESP, LPE, L1P, DTS, CEXT.

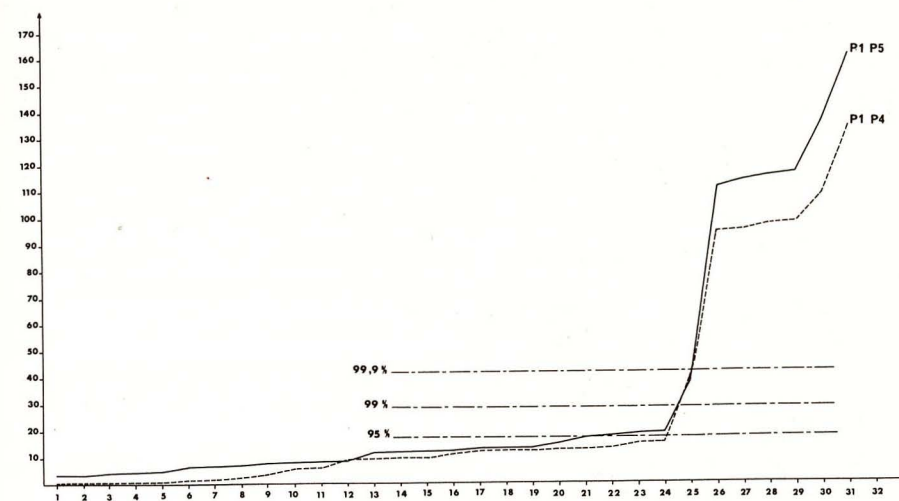


FIG. 7. — Variation de la valeur du D^2 (carré de la distance) en fonction du nombre et de la nature des variables introduites au cours de l'analyse progressive. Entre P1 et P5 (trait plein), entre P1 et P4 (trait pointillé).

C. Les populations de la zone de contact

Ces populations proviennent toutes de la haute vallée de la Durance, entre Montdauphin et Cervières.

P2	Queyrières	Loc. 2 (2 200 m) 1964
P3	Queyrières	Loc. 2 (2 200 m) 1965
P14	Queyrières	Loc. 2 (2 200 m) 1967
P7	Queyrières	Loc. 2 (1 700 m)
P8	Queyrières	Loc. 2 (1 900 m)
P9	Vallée de Freyssinières	Loc. 6 (1 350 m)
P10	Vallée des Ayes	Loc. 4 (1 700 m)
P6	La Roche de Rame	Loc. 8 (1 000 - 1 400 m) 1965
P13	La Roche de Rame	Loc. 8 (1 000 - 1 400 m) 1967
P11	Les Eymards	Loc. 18 (1 100 m)
P12	Gros près Montdauphin	Loc. 17 (1 400 - 1 600 m)

1. Distance aux populations de référence.

L'examen superficiel des séries capturées dans la zone de contact conduit à classer les populations de cette région en deux catégories : les unes à « faciès *carlinae* ». Les autres à « faciès *cirsii* ».

Après regroupement des populations, le tableau général des distances interpopulations peut être condensé de la façon suivante (Tableau VI) :

TABLEAU VI

Regroupement des distances interpopulations détaillées dans le tableau VII, H.T.

	<i>carlinae</i> Référence et zone de contact (8 populations)	<i>cirsii</i> Référence (2 populations)	<i>cirsii</i> zone de contact (4 populations)
<i>carlinae</i> référence et zone de contact	D = 1,80 à 3,95	D = 8,80 à 10,50	D = 6,65 à 8,10
<i>cirsii</i> référence		D = 3,77	D = 4,10 à 5,50
<i>cirsii</i> zone de contact			D = 2,70 à 3,25

On constate l'existence d'un ensemble homogène de populations à faciès *carlinae*, comportant aussi bien la population de référence que des populations très proches du « contact » *carlinae* - *cirsii*. Les distances à l'intérieur de ce groupe ne dépassent pas 3,95 et sont en moyenne de l'ordre de 2,5, ce qui correspond à un recouvrement de 80 à 85 %.

Dans les populations à faciès *cirsii*, on constate une séparation en deux groupes : d'une part, les populations de référence, et, d'autre part, les populations de la vallée de la Durance proches du « contact », qui occupent une position intermédiaire entre les *carlinae* et les *cirsii* typiques, tout en étant plus proches de ces derniers (Fig. 4). L'ensemble *cirsii* est nettement séparé de l'ensemble *carlinae*; la distance entre les populations les plus proches de ces deux ensembles (D = 6,65) est suffisante pour qu'elles soient entièrement distinctes.

Entre les deux groupes de *cirsii*, la distance moyenne est de l'ordre de 5, correspondant à un chevauchement théorique de 4 % seulement; mais nous verrons qu'en pratique il est beaucoup plus important.

2. Dispersion des individus.

La projection de tous les individus des populations met en évidence les particularités des distributions des populations de la zone

de contact. L'homogénéité des populations à faciès *carlinae* (P2, P3, P14, P7, P8, P9, P10), dont tous les individus se projettent dans les limites de dispersion de la population de référence P1, contraste avec l'hétérogénéité des populations à faciès *cirsii* (P6, P11, P12 et P13).

Les nuages représentatifs des populations de la Roche de Rame P6 et P13 (Fig. 8) ne sont plus sphériques (ou hypersphériques dans l'espace à n dimensions). Ceci est dû en partie à ce que, dans le modèle d'analyse utilisé, on ne tient pas compte de la variabilité interne de ces populations et que l'on cherche au contraire à la situer par rapport au cadre de référence des populations typiques.

On aurait pu s'attendre à ce que la déformation de la distribution consiste en un allongement de nuage, « tendu » entre les populations de référence et que l'on pourrait interpréter comme une « population hybride » avec toutes les transitions d'une forme à l'autre.

En fait, à part quelques individus qui viennent se classer avec les *carlinae* typiques, la distribution est un ellipsoïde allongé dont le grand axe a une orientation oblique par rapport à l'axe de discrimination spécifique; la même orientation de la distribution se retrouve dans les quatre populations *cirsii* de la vallée de la Durance (1); elle n'est donc pas fortuite, ou liée à des conditions particulières d'échantillonnage, mais correspond à une réalité dont il nous appartient de trouver la signification.

3. Orientation générale et signification des axes majeurs de dispersion.

Nous avons cherché à comparer la direction principale de dispersion des individus de la Roche de Rame avec celles des axes majeurs de dispersion des points moyens des populations de *carlinae* et *cirsii*, d'une part, et avec celle des axes de chacune des populations, d'autre part. Une première investigation des directions dans les plans z_1, z_2 et z_1, z_3 par la méthode de SOKAL et ROHLF (1969) avait révélé une divergence assez nette entre les distributions des points moyens de *carlinae* et de *cirsii*.

(1) Le tableau IX, H.T. donne les cosinus directeurs de l'axe majeur de dispersion de chacune des 14 populations étudiées.

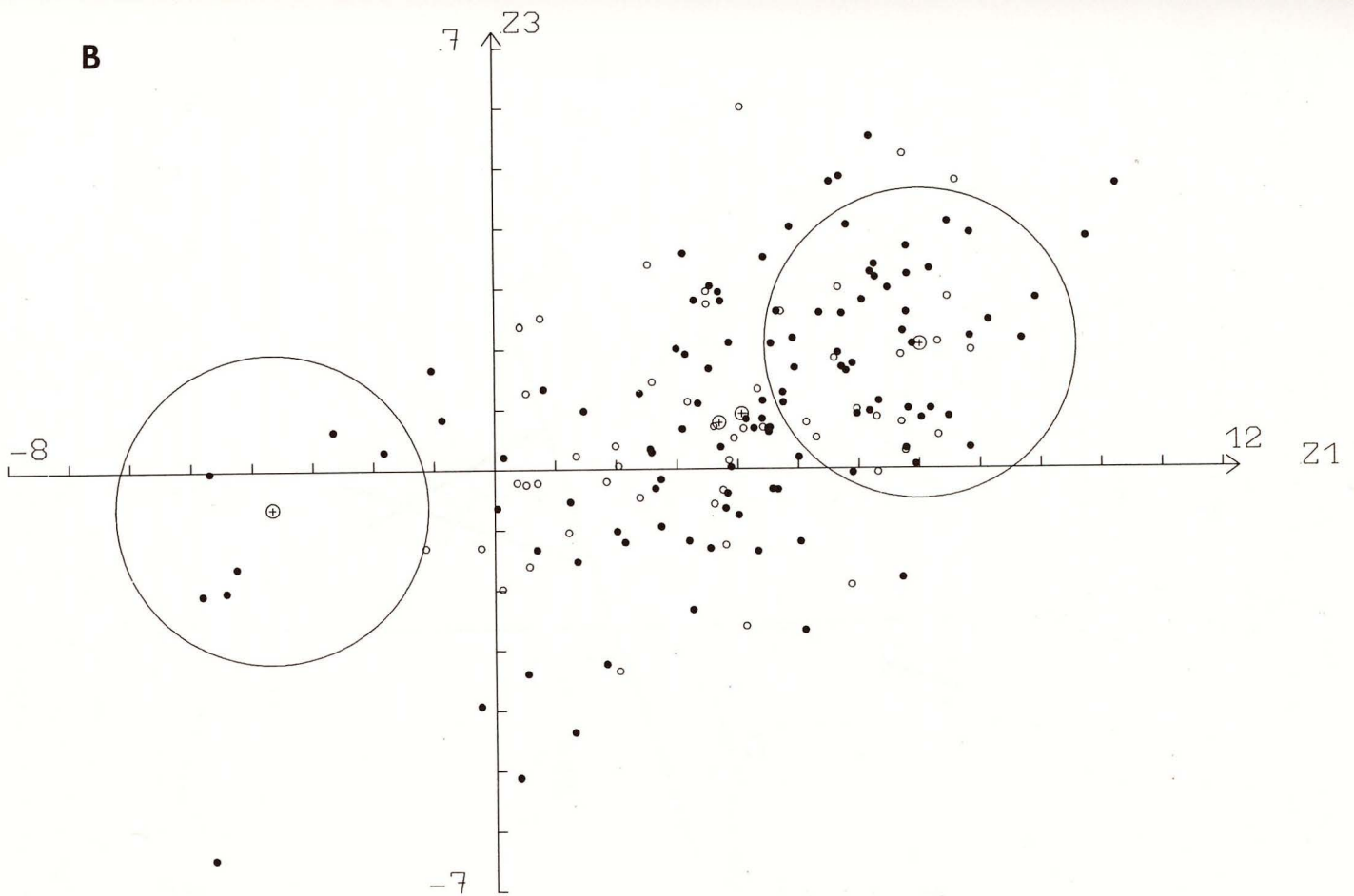
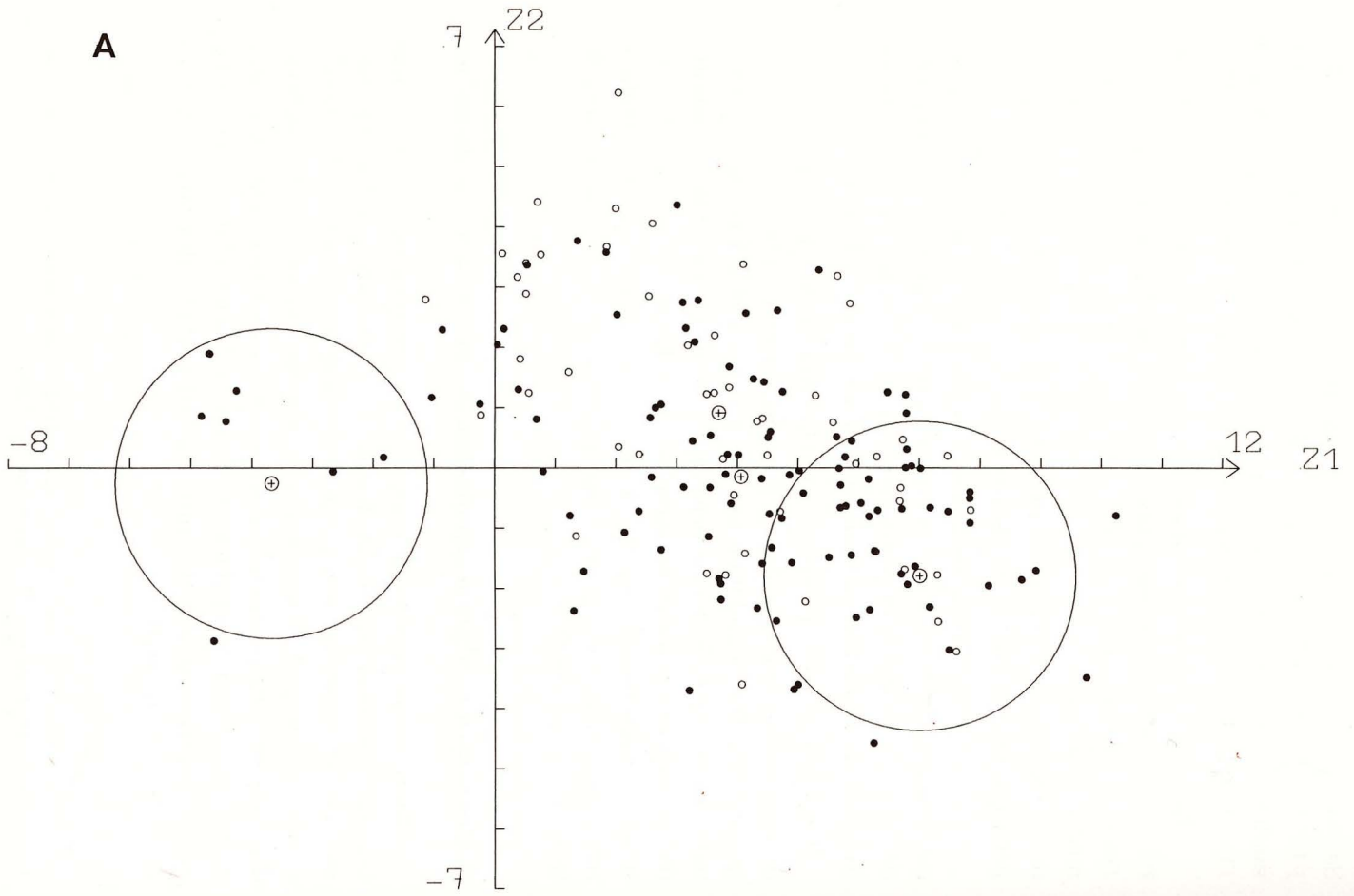


FIG. 8. — Dispersion des individus des populations à faciès *cirsii* de la Roche de Rame, dans le plan z_1, z_2 (A) et dans le plan z_1, z_3 (B). P6 (1965) cercles noirs; P13 (1967) cercles blancs.

Nous avons donc entrepris une étude systématique des axes majeurs de dispersion, d'une part, des individus de chaque population et, d'autre part, des points moyens des groupes de populations dans l'espace z_1, z_2, z_3 . Cette analyse s'est révélée fructueuse à bien des égards.

a) Les axes majeurs de dispersion des populations à faciès *carlinae*, d'une part, et des populations à faciès *cirsii*, d'autre part, sont nettement divergents (Fig. 9); ils font entre eux un angle

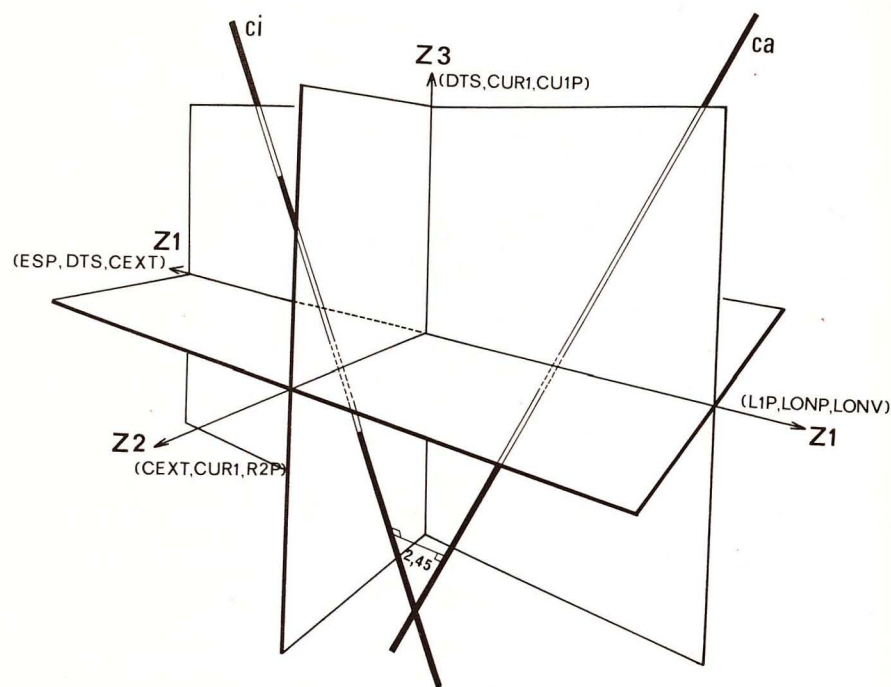


Fig. 9. — Position relative des axes majeurs de dispersion des points moyens des populations de *cartinae* et de *cirsii* dans l'espace z_1, z_2, z_3 .

$\theta^\circ \neq 62^\circ$ ($\cos \theta = 0,472$). Nous reviendrons plus tard sur la signification que l'on peut donner à ces axes.

b) Bien que les populations de références se projettent sur chacun des trois premiers axes avec une variance voisine de l'unité, les nuages de dispersion dans l'espace à trois dimensions ne sont pas

vraiment sphériques, mais sont des ellipsoïdes dont les axes sont dans le même rapport que le nombre 8,6, 5,4 et 4,4 (1).

c) Les axes majeurs de dispersion des populations à faciès *carlinae* forment un faisceau plus ou moins parallèle dont la direction est nettement différente de celle de l'axe de dispersion des points moyens de ces mêmes populations et aussi de celle de l'axe majeur de la population de référence P1 (2). Comme dans le cas de cette dernière, les distributions ne sont pas sphériques, mais elles sont semblables entre elles et à la distribution de P1.

d) La population de référence de *cirsii* P5 se disperse suivant un ellipsoïde ayant à peu près les mêmes proportions et la même orientation que celui de P1. Par contre P4 est un peu plus sphérique et son orientation se rapproche de celle de l'axe des points moyens de *cirsii*.

Les populations de la vallée de la Durance ont toutes une distribution très étirée; leur variance selon z_1 atteint jusqu'à 9 fois la variance moyenne intra-population. La première composante absorbe près des trois-quarts de la variabilité; sa direction est pratiquement parallèle à l'axe de dispersion des populations de *cirsii*. Cette coïncidence entre la dispersion des individus des populations de la zone de contact et la dispersion des points moyens des populations de faciès *cirsii* est assez remarquable (Fig. 10).

Peut-on interpréter ces différentes directions, ces différentes tendances en termes biologiques et évolutifs ?

L'axe majeur de dispersion des points moyens dans 14 populations fait un angle de moins de 10° avec l'axe z_1 (3). L'un ou l'autre peuvent être assimilés à l'axe de différenciation morphologique actuel entre les deux espèces.

Les deux axes majeurs de dispersion des points moyens de *carlinae* et *cirsii* sont distants de 2,45 unités (l'unité étant, rappelons-le l'écart-type moyen intra-populations). Leur « punctum proximum »

(1) Le tableau X, H.T. donne les caractéristiques de la dispersion des individus de chaque population suivant les trois premiers axes majeurs.

(2) Tableau XI, H.T.,

(3) Tableau XII, H.T.

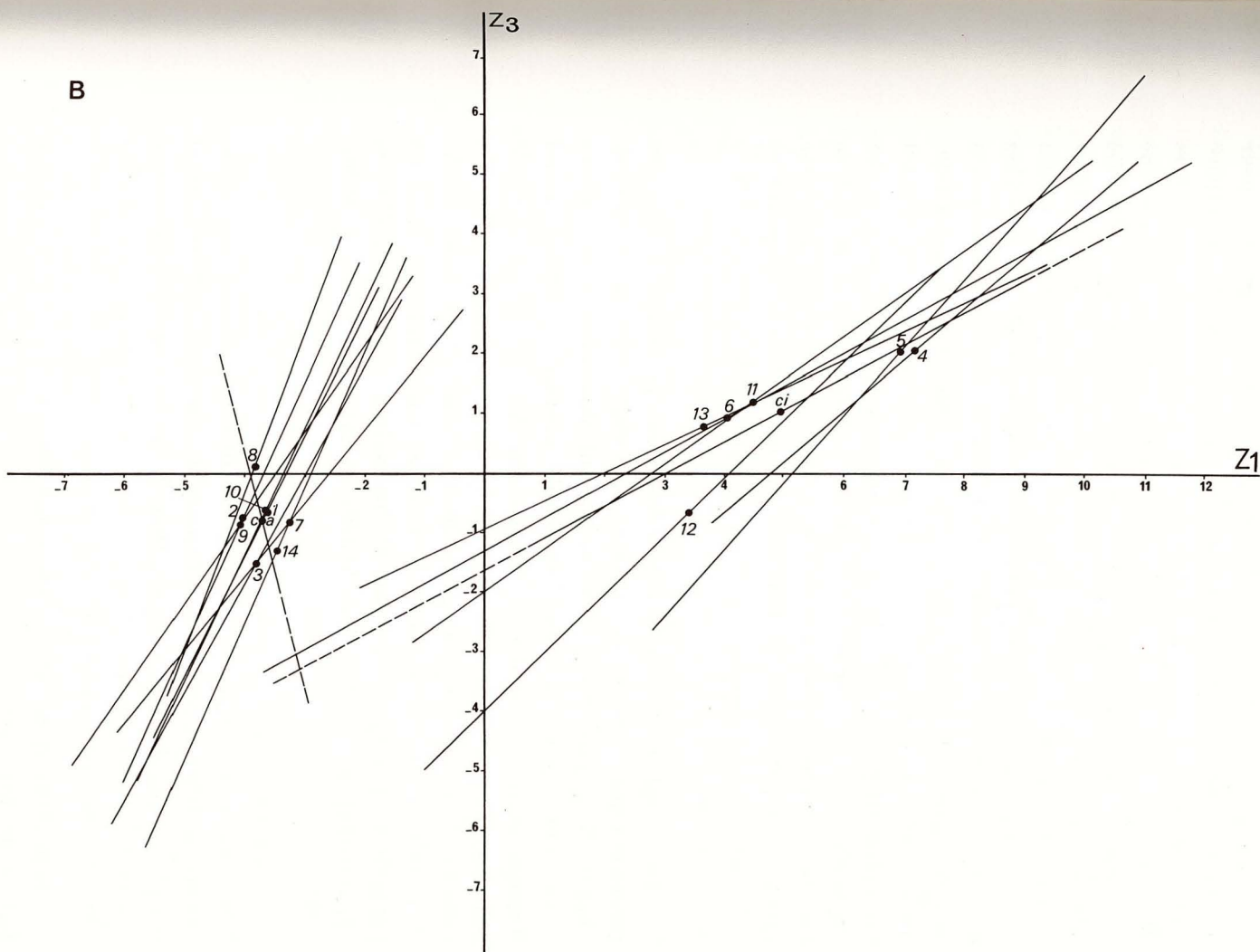
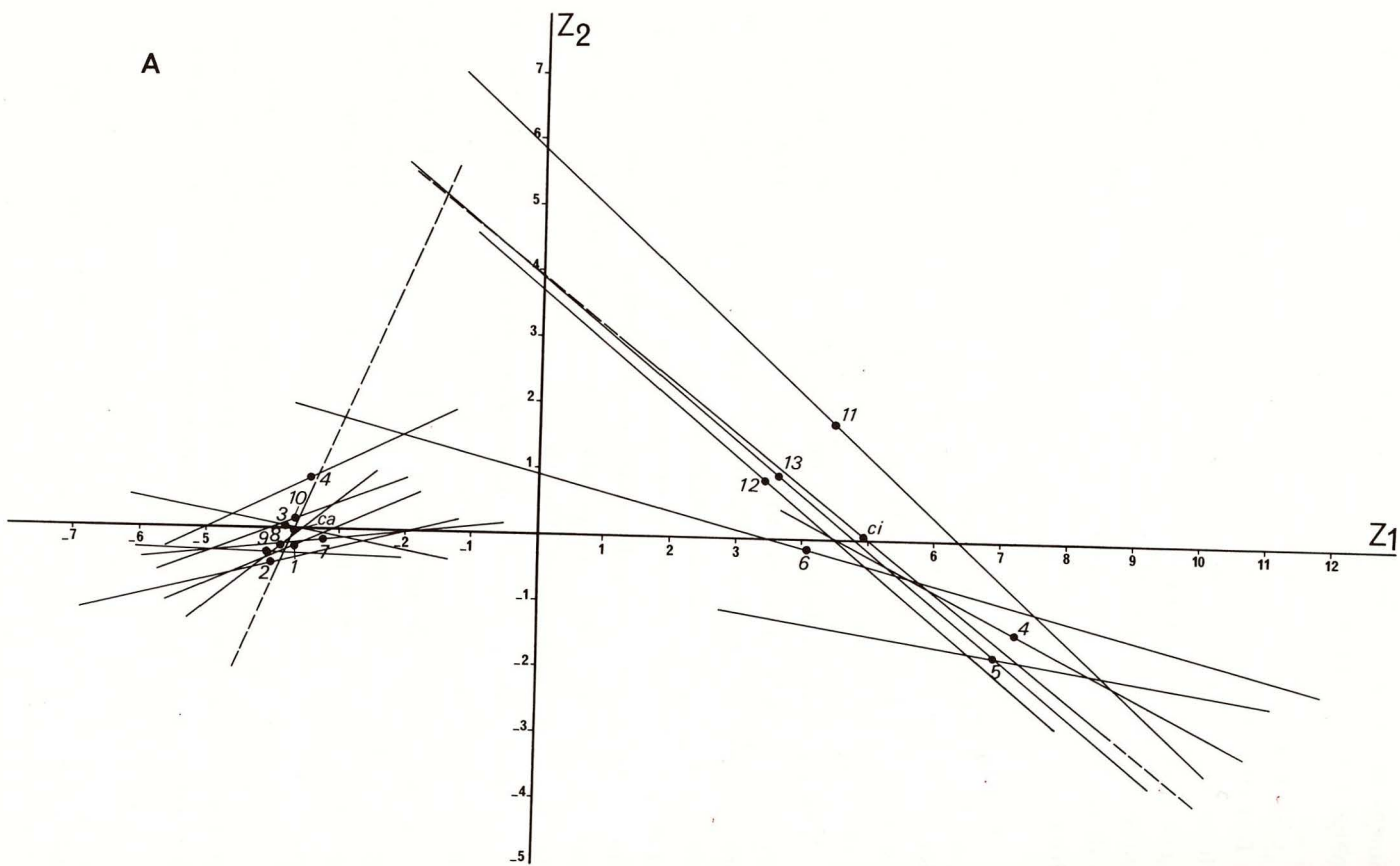


Fig. 10. — Position des axes majeurs de dispersion des individus des populations à faciès *cirsi* et à faciès *carlinae* de la zone de contact. A : dans le plan z_1, z_2 ; B : dans le plan z_1, z_3 .

se situe dans le quadrant ($z_1 < 0$; $z_2 > 0$; $z_3 < 0$) correspondant pour un individu aux caractéristiques suivantes : plaque soudée ou espace très étroit, nombre de dents faible, caractères externes intermédiaires etc... De tels individus existent réellement et certains individus de la Roche de Rame se projettent près de cette portion de l'espace. De tels individus correspondent à certaines catégories d'hybrides assez proches de *carlinae*, comme nous le montrerons dans un travail actuellement sous presse. Le long de l'axe de dispersion des individus de la Roche de Rame, on trouve donc toutes les étapes de la variation morphologique entre une forme voisine de *carlinae* et les *cirsii* typiques, voire des « super *cirsii* ». Si l'on constate que cet axe est pratiquement parallèle à celui de la dispersion des points moyens des populations de type *cirsii*, il est tentant de voir dans ce dernier la direction évolutive de la lignée *cirsii*, à partir d'une forme ancestrale proche du type *carlinae*, et dans l'axe de distribution des populations de *carlinae* la direction évolutive de la lignée *carlinae*, à partir de la même souche.

Le fait que certains individus « hybrides » actuels présentent des caractéristiques voisines de la forme ancestrale n'a rien d'étonnant. Chez les Bovins par exemple, on ne connaît plus actuellement que les races domestiques, la forme ancestrale sauvage : l'aurochs ayant disparu, depuis peu d'ailleurs. On est parvenu par des croisements judicieux assistés d'une sélection bien orientée, à réunir, chez un individu, les caractéristiques génétiques lui donnant un faciès proche de celui de l'aurochs ancestral. Il n'est pas impensable que, dans les populations naturelles soumises à un certain degré d'hybridation, apparaissent des combinaisons génétiques rappelant la forme ancestrale.

Connaissant par ce biais les caractéristiques de l'espèce ancestrales, on peut envisager d'évaluer la distance qui la sépare des espèces actuelles et partant de comparer les vitesses de différenciation morphologique des deux lignées. Dans le cas présent, à partir d'une souche voisine de *carlinae*, la lignée *cirsii* s'est différenciée beaucoup plus vite que la lignée *carlinae* (GUILLAUMIN, 1973).

Cependant, il faut être prudent dans les conclusions à tirer de ces figures de dispersion.

En effet, si l'on peut attribuer un certain crédit à la direction de l'axe évolutif de *cirsii*, il n'en est pas de même de la direction évolutive de *carlinae*. Les populations impliquées ici proviennent en fait toutes de la même région et ne représentent pas toute la gamme de variation morphologique de l'espèce. L'introduction de quelques populations de Suisse (où vit la forme nominale) donnerait à l'axe évolutif de l'espèce une direction plus précise et à la forme ancestrale des caractéristiques plus définies.

Nous pouvons cependant retenir de ces constatations que l'analyse de la structure des populations naturelles par la méthode du D^2 de MAHALANOBIS, suivie d'une analyse en composante principale des distributions, peut être un outil efficace pour la connaissance de l'histoire évolutive d'un groupe d'espèces. Ces résultats demanderaient à être vérifiés sur d'autres exemples.

e) Une autre déduction peut être tirée de l'examen des directions de dispersion. La direction générale de dispersion des individus des populations de *carlinae* est nettement différente de la direction évolutive de l'espèce alors que, chez *cirsii*, la dispersion des individus des populations de la zone de contact suit étroitement la direction évolutive de l'espèce; ceci pourrait se traduire, dans ce dernier cas, bien trop schématiquement peut-être, par la phrase : « les divers degrés d'hybridations récapitulent les étapes évolutives ». Cette dualité de comportement des populations de la zone de contact traduit le fait que l'hybridation est unilatérale et ne se manifeste que dans les populations à faciès *cirsii* « contaminées » par des éléments *carlinae*. Les modalités d'hybridation dans les populations de la zone de contact sont analysées dans un autre mémoire (GUILLAUMIN, 1973 a).

CONCLUSION

Basée sur les concepts de la Systématique traditionnelle et suivant les principes de la Systématique évolutive, cette étude, utilisant les méthodes élaborées d'analyse numérique, cherche à préciser les modalités de différenciation morphologique à l'intérieur d'un groupe d'espèces.

Elle s'appuie sur les concepts de la Systématique traditionnelle dans la mesure où les catégories taxonomiques étudiées et comparées sont définies « *a priori* » et non à partir des résultats de l'analyse numérique.

Le statut spécifique adopté pour *P. carlinae* et *P. cirsii* est fondé sur des considérations d'ordre morphologique, écologique, éthologique, qui ne sont pas développés ici mais ont été discutées dans un autre mémoire (GUILLAUMIN, 1974). Parmi les caractères envisagés dans cette étude, ceux qui ont servi à définir les Types ou ceux qui sont cités comme « bons caractères » par les systématiciens classiques se sont révélés les plus efficaces du point de vue discriminatoire dans les analyses numériques.

Elle suit les principes de la Systématique évolutive en ce sens que son but est de classer et d'analyser des populations naturelles par rapport à un cadre de référence dont les éléments ne sont plus uniquement les Types, mais, pour chaque espèce, une population naturelle de la localité du Type; le cadre de référence est défini en tenant compte de la variabilité intraspécifique et interspécifique.

La technique du D^2 de MAHALANOBIS semble particulièrement bien adaptée à ce genre d'investigation; en particulier la projection détaillée des individus des populations permet le repérage des populations hétérogènes ou intermédiaires, de préciser les « tendances » de la dispersion et les variables (ou caractères) qui en sont responsables.

C'est ainsi que les populations à faciès *cirsii* de la vallée de la Durance se sont révélées très hétérogènes et comportent une forte proportion d'individus à caractéristiques intermédiaires qui ont été interprétés comme des hybrides à divers degrés. Contre toute attente, la dispersion de ces populations n'assure pas la jonction entre les formes typiques des deux espèces « parentes », mais montre une orientation particulière interprétée comme la direction évolutive de l'espèce *P. cirsii*. L'analyse de la structure des populations naturelles par la méthode D^2 de MAHALANOBIS et de l'analyse en composante principale des dispersions des populations peut apporter des éclaircissements sur les modalités de différenciation morphologiques de deux espèces voisines.

BIBLIOGRAPHIE

1918. CHAPMAN (T.A.). — The Genus *Hesperia*. *Entomologist's Record*, London, 30, 1-8 et 24-28.
1949. EVANS (B.W.H.). — A catalogue of the Hesperidae from Europe Asia and Australia in the British Museum. London.
- 1963b. GUILLAUMIN (M.). — Les hybrides naturels de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, LXXXVIII, 600-603.
1968. GUILLAUMIN (M.). — Méthode d'étude du revêtement écailleux et de la coloration des ailes chez les Lépidoptères. *Alexandria*, V, 269-275.
- 1972a. GUILLAUMIN (M.). — Analyse des différences de taille (T) et de forme (d_h de Sneath). Comparaison entre individus et entre caractéristiques moyennes de populations de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, 465-488.
- 1972b. GUILLAUMIN (M.). — Etude biométrique des populations naturelles de *P. carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperidae). I. Estimation du taux de chevauchement des distributions statistiques de deux populations en relation avec la notion de distance taxonomique. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, 579-606.
- 1973a. GUILLAUMIN (M.). — Le contact entre *Pyrgus carlinae* et *Pyrgus cirsii* Rbr dans la haute vallée de la Durance. *Arch. Zool. exp. gén.*, 114, pp. 5-57.
- 1973b. GUILLAUMIN (M.). — Essai de reconstitution du schéma évolutif de la super espèce *Pyrgus carlinae* (Lep. Hesperidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 114, pp. 667-681.
1974. GUILLAUMIN (M.). — Contribution à l'étude des mécanismes de spéciation dans deux groupes d'Espèces du genre *Pyrgus* Hbn (Lep. Hesperidae), par l'analyse biométrique et écologique des populations naturelles (art de synthèse). *Arch. Zool. Exp. gén.*, 115, pp. 9-75.
1964. HIERNAUX (J.). — La mesure de la différence morphologique entre deux populations pour un ensemble de variables. *Anthropologie*, 68, 559-567.
1965. HIERNAUX (J.). — Une nouvelle mesure de la distance anthropologique entre populations utilisant simultanément des fréquences géniques, des pourcentages de traits descriptifs et des moyennes métriques. *C.R. Acad. Sc.*, 260, 1748-1750.
1972. JONG (R. de). — Systematic and geographic history of the genus *Pyrgus* in the palearctic region (Lep. Hesperidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 115, 1-121.
- 1954a. KAUFFMANN (G.). — Razze de *Pyrgus carlinae* Rbr. in Italia con Alcune note complementari sulla specie (Lepid. Hesperidae). *Boll. Soc. ent. Italia*, 84, 137-142.

1965. LEDERMANN (S.). — Analyse multivariate et applications. *Cours de 3^e cycle*, Faculté des Sciences, Paris.
1965. LEFEBVRE (J.). — Etude à l'aide de mensurations de la conformation et de la croissance des Bovins normands. *Thèse de Doctorat d'Etat*, Faculté des Sciences, Caen.
1969. LEFEBVRE (J.), BITARD (M.) et WIMITZKY (M.). — STAPB Programmes de calculs statistiques multidimensionnels. *Publ. Département de Génétique animale*, Jouy-en-Josas.
1927. MAHALANOBIS P.C.). — Analysis of race mixture in Bengale. *J. Asiat. Soc. Bengal*, 23, 301-333.
1937. MAHALANOBIS (P.C.). — On the general distance in statistics. *Proc. nat. Inst. Sc. India*, 12, 49.
- 1950a. 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.
1952. RAO (C.R.). — Advanced statistical methods in biometric research. John Wiley and Son, New York.
1969. SOKAL (R.R.) et ROHLF (E.J.). *Biometry*. 1 vol. texte, 1 vol. tables, W.F. Freeman and C^o.
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 Hesperiiidi (European species) (Lep. Hesp.). *Trans ent. Soc., London*, LXXIV, 1-170, 6 pl.
1936. WARREN B.C.S.). — Monograph of the genus *Erebia*. London. I-VII et 1-407, 104 pl.

**ESPÈCES NOUVELLES
DE COPÉPODES HARPACTICOÏDES (CRUSTACEA)
DES
SÉDIMENTS PROFONDS DE LA DORSALE DE WALVIS**

par

Alain DINET

Station marine d'Endoume - Marseille - France.

Manuscrit reçu le 7 janvier 1974

RÉSUMÉ

Description de six espèces nouvelles et d'un nouveau genre de Copépodes Harpacticoïdes récoltés dans les sédiments profonds du Sud-Ouest Africain, appartenant aux familles Tisbidae (*Peresime abyssalis* n. g., n. sp., *Tachidiopsis laubieri* n. sp., *T. parasimilis* n. sp., *Zosime reyssi* n. sp.) et Ancorabolidae (*Echinocletodes bodini* n. sp., *E. walvisi* n. sp.).

SUMMARY

Description of six new species and a new genus of Copepoda Harpacticoida collected in deep-sea sediments off South-West Africa, belonging to the families Tisbidae (*Peresime abyssalis* n. g., n. sp., *Tachidiopsis laubieri* n. sp., *T. parasimilis* n. sp., *Zosime reyssi* n. sp.) and Ancorabolidae (*Echinocletodes bodini* n. sp., *E. walvisi* n. sp.).