

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES MÉCANISMES DE SPÉCIATION
DANS DEUX GROUPES D'ESPÈCES
DU GENRE *PYRGUS* Hbn.
(LÉPIDOPTÈRES HESPERIIDAE)
PAR L'ANALYSE BIOMÉTRIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DES POPULATIONS NATURELLES

par

Michel GUILLAUMIN

Laboratoire d'Evolution des Etres organisés
105, boulevard Raspail, Paris 6^e

Manuscrit reçu le 15 janvier 1973.

J'évoque ici avec émotion le souvenir du Professeur Georges TEISSIER, Membre de l'Institut, qui m'a manifesté sa bienveillance en me proposant un poste d'assistant dans son Laboratoire. Il m'a suggéré le sujet des recherches dont je présente aujourd'hui le résultat. Pendant de nombreuses années, il a su me communiquer une partie de son enthousiasme pour les problèmes que pose l'Evolution. Ses suggestions, ses critiques et ses conseils éclairés m'ont été précieux.

Il restera pour moi l'image du Maître.

Qu'il me soit permis de dédier ce travail à sa Mémoire.

Cette publication constitue la partie principale d'une thèse soutenue le 15 mars 1973 à l'Université de Paris VI en vue de l'obtention du Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles.

RÉSUMÉ

Ce mémoire est consacré à une comparaison des observations sur les mécanismes d'isolement et d'hybridation naturelle dans deux couples d'espèces de Lépidoptères du genre *Pyrgus* : *malvae-malvoides* et *carlinae-cirsii*. La confrontation avec des cas analogues ou voisins, observés chez les Lépidoptères et d'autres groupes zoologiques amène une discussion générale sur les critères de distinction spécifique et la nature des « discontinuités » séparant les espèces.

SUMMARY

The mechanisms of isolation and natural hybridization in the couples of species of Lepidoptera of the genus *Pyrgus* (*malvae-malvoides* and *carlinae-cirsii*) were observed and compared.

The comparison with similar cases observed in Lepidoptera and other zoological groups leads us to discuss the points of specific discrimination and the nature of the discontinuities that distinguish the species.

INTRODUCTION

Bien qu'ils soient peu spectaculaires et même très discrets dans la nature, les *Pyrgus* présentent cependant des problèmes d'ordre évolutif d'un intérêt certain qui ont attiré, depuis longtemps déjà, l'attention des Lépidoptéristes.

Le nombre des espèces françaises du genre varie de onze à treize, suivant que *malvoides* est considéré comme une sous-espèce de *malvae* et *cirsii* comme une sous-espèce de *carlinae* ou au contraire que chacune d'elles est considérée comme une « bonne espèce ».

G. BERNARDI m'avait proposé de reprendre l'étude des rapports entre *malvae* et *malvoides* (principalement dans leur zone de contact du Massif Central, signalée par PICARD, 1948) dans l'optique de la systématique évolutive, en basant le travail sur une analyse des populations naturelles, d'un point de vue biogéographique, écologique, morphologique, biométrique, et en le complétant par une étude génétique, à partir de croisements expérimentaux en laboratoire. Ainsi envisagé,

ce travail était une extension à des espèces terrestres des méthodes utilisées avec succès chez un petit Crustacé intertidal, *Jaera albifrons* (= *marina*) (Bocquet, 1953).

De très sérieuses difficultés d'élevage interdisant toute expérience de croisement nous ont obligé à renoncer à l'étude génétique et à nous orienter vers une « dissection fine » des populations naturelles établies aux points de contact entre *malvae* et *malvoides* d'une part, et entre *carlinae* et *cirsii* d'autre part, dans la Haute Vallée de la Durance, où une zone d'hybridation avait également été signalée par PICARD (1950).

Le statut taxonomique relatif de *malvoides* vis-à-vis de *malvae* et de *cirsii* vis-à-vis de *carlinae* a changé de nombreuses fois.

— *malvae-malvoides* : *P. malvoides*, décrit comme bonne espèce par ELWES et EDWARDS (1897), est ramené au rang de sous-espèce par VERITY (1934); attitude conservée par PICARD (1948-1950), EVANS (1949) et KAUFFMANN (1951, 1954-55).

PRÖSE (1955) en fait un cas intermédiaire entre l'espèce et la sous-espèce et considère *malvae* et *malvoides* comme deux *semi-species* (au sens de LOCKOVIC, 1953). Adoptant les arguments relatifs à l'existence d'une hybridation naturelle, nous adoptons le point de vue de PICARD (GUILLAUMIN, 1962), cependant que, indépendamment, SICHEL (1962) faisait du « groupe *malvae* » (comportant les entités : *malvae*, *malvoides*, *melotis* et *ponticus*) une super-espèce au sens de MAYR (1940), élevant ainsi chaque entité composante au rang d'espèce. Après l'étude des facteurs d'isolement et des modalités d'hybridation naturelle, nous nous sommes finalement ralliés à cette opinion (GUILLAUMIN, 1971); la même attitude est adoptée par R. DE JONG (1972).

— *carlinae-cirsii* : ces deux formes ont suscité moins de polémiques; décrites simultanément par RAMBUR (1842) comme espèces distinctes, elles ont cependant, d'après PICARD (1950) fait l'objet des hésitations des anciens auteurs. WARREN (1926) leur conserve leur statut spécifique; c'est encore VERITY (1940) qui les décline et en fait deux « exerges » (ensemble de sous-espèces vicariantes); l'espèce nominale étant *carlinae* (on notera que l'antériorité de *carlinae* sur *cirsii* est purement d'ordre typographique, *carlinae* étant décrit à la page 314 et *cirsii* à la page 315 du deuxième tome de la Faune entomologique d'Andalousie I).

EVANS considère *cirsii* comme une sous-espèce de *carlinae*, opinion à laquelle PICARD (1950) se rallie, mais avec l'argument supplémentaire de l'existence d'une hybridation naturelle entre les deux formes dans les Alpes. Après examen du matériel (provenant du Briançonnais) déposé au Muséum d'Histoire naturelle, nous adoptons une attitude prudente en indiquant qu'il s'agissait « d'un cas intermédiaire entre la sous-espèce et l'espèce » (GUILLAUMIN, 1963). Bientôt cependant, nous adoptons, implicitement, le statut spécifique (GUILLAUMIN, 1964) et finalement, pour des raisons qui seront développées ci-dessous, nous estimons que *car-*

linae et *cirsii* constituent une super-espèce au sens de MAYR et, de ce fait, sont des espèces distinctes. R. DE JONG (1972) arrive de son côté à la même conclusion.

Ce raccourci historique des vicissitudes taxinomiques d'entités suffisamment différentes morphologiquement pour mériter un nom particulier, met l'accent sur les difficultés qu'on éprouve à cerner, d'une part, les critères de l'espèce, d'autre part, ceux de la sous-espèce.

Les divergences de conclusion qui opposent les auteurs à propos d'un cas particulier proviennent du fait que, le plus souvent, ils ne se réfèrent pas aux mêmes concepts de l'espèce et ne font pas appel aux mêmes critères pour la définir.

Nous avons repris l'étude de ces deux cas dans une optique un peu particulière, en insistant plus spécialement sur les conditions propres à la zone de contact. L'absence d'hybrides expérimentaux comme terme de comparaison nous a conduit à rechercher une méthode de détection des intermédiaires, basée sur l'analyse de la variabilité inter- et intra-spécifique. Notre attention s'est portée également sur les facteurs d'isolement reproducteur locaux, extrinsèques ou intrinsèques, permettant d'interpréter le taux d'intermédiaires observés.

Pour deux raisons essentielles, le couple *carlinae-cirsii* a fait l'objet d'une étude beaucoup plus approfondie que le couple *malvae-malvoides*.

1) La période de vol de *carlinae* et de *cirsii* dans le Briançonnais coïncide avec les vacances universitaires, ce qui m'a permis de faire des séjours prolongés sur le terrain; le couple *malvae - malvoides* est, à cet égard, moins favorable, la période de vol, en Auvergne, se situant fin mai - début juin.

2) Les populations relativement abondantes de *carlinae* et de *cirsii* ont permis d'obtenir des échantillons suffisamment importants pour permettre une étude biométrique et statistique significative; ceci n'était pas le cas des populations très clairsemées de *malvae* et de *malvoides*, pour lesquelles seuls quelques indices morphométriques ont été calculés. Le développement de certaines méthodes d'analyse multivariée (en particulier la distance généralisée D^2 de MAHALANOBIS, l'analyse en composantes principales et l'analyse discriminante) per-

met non seulement de définir avec précision les formes intermédiaires, mais dans une certaine mesure, de retracer les modalités de différenciation morphologique entre deux lignées, comme nous avons pu le faire pour *carlinae* et *cirsii*.

Le présent mémoire est surtout consacré à une discussion générale des observations rassemblées sur les deux exemples analysés et à leur comparaison avec des cas analogues ou voisins étudiés chez d'autres espèces de Lépidoptères ou ressortissant d'autres groupes (Mammifères, Oiseaux). Nous tenterons de préciser la nature des « discontinuités » pour lesquelles s'est réalisée la distinction spécifique entre les composantes de chacun des couples d'espèces.

I. RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

La distribution d'une espèce est limitée par un certain nombre de facteurs tels que, par exemple, la répartition de ses ressources alimentaires (plante hôte, pour une espèce phytophage), les exigences écologiques de l'espèce (en particulier sa sensibilité aux conditions bioclimatiques), etc. L'action conjuguée de ces différents facteurs conduit à assigner à chaque espèce une aire de répartition assez bien définie en général.

A. Distribution des plantes hôtes

Certaines espèces de Lépidoptères, comme toutes les espèces végétariennes monophages, sont étroitement inféodées à leur plante hôte, la distribution de l'une étant calquée sur la distribution de l'autre. Ce n'est pas le cas de *P. malvae* ou *malvoides* qui se nourrit de diverses espèces de Rosacées herbacées (RHEFOUS, KAUFFMANN). Bien que présentant une spécificité alimentaire plus stricte, *P. carlinae* et *P. cirsii* ne sont pas limités, semble-t-il, par la répartition de *Potentilla verna*, dont la distribution est plus étendue que celle de ces deux espèces de papillons.

B. Les facteurs bioclimatiques

La ligne de démarcation entre *malvae* et *malvoides* coupe la France suivant une direction Est-Ouest et coïncide assez bien avec l'isotherme annuel de 12°.

— *malvae*, situé au nord de cette ligne (température moyenne annuelle inférieure à 12°), est une espèce monovoltine (une seule génération par an).

— *malvoides*, habitant au sud de la limite (moyenne annuelle supérieure à 12°) est normalement bivoltine en plaine; mais elle est monovoltine dans les massifs montagneux (Massif central, Alpes et Pyrénées) à partir d'une certaine altitude.

En se référant, non plus à l'isotherme annuel (moyennes corrigées et ramenées au niveau de la mer), mais aux isothermes des moyennes vraies des mois le plus chaud et le plus froid, on constate (GUILLAUMIN, 1971) que, du moins en France, *malvoides* présente une seule génération dans les régions où la température moyenne d'été est inférieure à 20° et celle d'hiver inférieure à 3°, et deux générations dans les zones à hiver doux (moyenne supérieure à 3°) et à été chaud (moyenne supérieure à 20°). On observe donc cette situation qui peut paraître paradoxale : dans les massifs montagneux, au niveau de la zone de contact, c'est l'espèce méridionale, adaptée à un climat doux, qui occupe les régions de haute altitude à climat rigoureux, alors que l'on pouvait s'attendre en toute logique à y trouver l'espèce nordique.

Il serait intéressant d'étudier les modalités de passage de la zone de populations bivoltines, comme celles du Languedoc par exemple, à celles des monts de Cantal, à travers les Cévennes, où se trouvent les populations monovoltines; il est probable que, pour des localités d'altitude intermédiaire, il y ait, suivant les années, soit une, soit deux générations en fonction des températures moyennes des mois de printemps, si le déterminisme d'entrée en diapause est à contrôle thermique. Il faut remarquer cependant qu'il existe une différence d'ordre biologique importante entre les deux espèces.

Chez *malvae*, l'entrée en diapause est obligatoire, quelle que soit la température à laquelle se sont développées les chenilles, puisque

même en Grèce du nord, il ne semble pas y avoir de deuxième génération (PICARD). De même, les tentatives d'élevage en laboratoire, à une température moyenne pratiquement constante de 26°, ont toujours donné des chrysalides qui sont toutes entrées en diapause. Par contre, chez *malvoides*, l'entrée en diapause serait facultative et dépendrait des conditions extérieures jouant au cours du développement. Cette différence pourrait être d'ordre génétique, comme celles observées chez le ver à soie (FUKUDA, 1951).

Dans le groupe *carlinae-cirsii*, les deux espèces sont monovoltines; *P. carlinae* est une forme de montagne limitée aux Alpes, où elle occupe une bande altitudinale comprise entre 1 000 et 2 500 m; *cirsii* est une forme de plaine et de basses collines (PICARD, 1950). On pourrait penser que le facteur limitant est également d'ordre climatique et surtout thermique, *carlinae* étant adapté à des températures plus froides et surtout à des écarts annuels plus forts. Ce n'est certainement pas le seul facteur qui entre en jeu; en effet, *cirsii* peut remonter très haut dans les Pyrénées, en particulier en Andorre, (PICARD, 1950) et aussi dans les Alpes, où l'on trouve des populations de *cirsii* à plus de 1 600 m (près de Montdauphin) tandis que, non loin, des populations de *carlinae* se rencontrent vers 1 100 m (entrée de la Vallée de Freyssinière). Il semble qu'en plus des conditions bioclimatiques interviennent dans les Alpes des éléments de concurrence inter-spécifique, malgré les différences écologiques observables entre les espèces. Nous verrons aussi que la présence d'obstacles naturels contribue pour une bonne part à limiter l'extension des populations.

C. Stabilité des limites entre espèces

PICARD a synthétisé les données biogéographiques relatives aux deux super-espèces, en publiant les cartes de répartition de *malvae* et *malvoides* (1948) et de *carlinae* et *cirsii* (1950). L'ensemble des données dont il disposait ne lui permettait pas de cerner les contours avec assez de précision pour qu'il soit possible de déceler des modifications qui auraient pu survenir dans les répartitions au cours de ces vingt dernières années.

Nous avons cependant déjà attiré l'attention (GUILLAUMIN, 1971) sur la différence de composition de deux échantillons de Chatelguyon, capturés respectivement par PLATEAUX et DESCIMON à quelque vingt ans d'intervalle (1944-1966). Le petit nombre d'individus de ces échantillons n'autorise pas une conclusion ferme, mais il semble que dans cette localité il y ait eu pratiquement remplacement de *malvoides* par *malvae*. L'impression des Lépidoptéristes locaux, qui m'a été retransmise par M. FAIN (communication personnelle), est que l'on assiste ces dernières années à une progression des espèces de plaine sur les pentes des Monts Dôme et des Monts Dore. Ce phénomène s'observe chez de nombreuses espèces; en particulier le très recherché *Lycaena helle* (= *amphidamas*) est actuellement capturé dans des localités des Monts Dore où manifestement on ne le trouvait pas auparavant.

Ces variations sont-elles à sens unique ou représentent-elles une phase de fluctuations plus ou moins rythmiques, étalées sur de longues périodes, et en rapport avec les variations climatologiques moyennes liées au cycle solaire ou à tout autre cause géologique ou cosmique responsable de changements à grande échelle ?

Pour revenir au changement observé à Chatelguyon, signalons simplement que l'échantillon capturé par PLATEAUX en 1944 est mixte et se compose d'une majorité d'individus de type *malvoides*. L'échantillon capturé par DESCIMON en 1966 se compose d'individus mâles qui sont tous de type *malvae* et de deux femelles à caractéristiques intermédiaires. Il est difficile de préciser si ce remplacement s'est fait par hybridation et « absorption d'une forme par l'autre » ou par compétition interspécifique et « élimination » d'une forme par l'autre (les deux cas ont été observés chez les oiseaux). L'existence de populations présentant, dans d'autres localités, un taux élevé d'hybridation et le reliquat des femelles intermédiaires dans l'échantillon de 1966 pourrait faire pencher pour la première hypothèse. Il serait toutefois dangereux de prendre position sur des bases aussi fragiles.

D. Dynamique des populations

D'après les observations effectuées sur le terrain et indépendamment de toute évaluation précise de l'effectif, il apparaît que les

grandes populations sont plus stables et surtout plus constantes que les petites qui, elles, sont soumises à des fluctuations d'effectif relativement plus importantes, pouvant aller jusqu'à une « apparente disparition » de la population.

Les conditions météorologiques, locales et temporaires, peuvent être à l'origine de ces variations. La population de l'Oriol de Queyrières (loc. 2, 2 200 m) se développe sur les pelouses d'un vaste cirque montagneux, séparées entre elles par des bois clairs de Méléze. Les adultes peuvent passer facilement de l'une à l'autre. Cette population, ou plutôt cet ensemble de populations, a été suivi et observé au cours des années 1964, 1965, 1967, 1972. La zone de densité maximum a varié d'une année à l'autre. En 1972, la concentration au lieu dit « les Fontaines » provenait certainement du fait que cet endroit était abrité d'un vent violent et froid qui balayait les autres pelouses plus exposées.

La population de la Roche de Rame a montré des fluctuations très importantes au cours de la même période : elle était abondante en 1965, très restreinte en 1967 et en 1970, et à nouveau florissante en 1972. Ces observations rejoignent celles de EHRLICH (1965) sur des populations du Satyride *Euphydryas editha* dont les effectifs, évalués par la méthode des captures-recaptures, ont considérablement varié en l'espace de quatre ans. L'une d'elles a montré un accroissement constant, tandis que d'autres restaient stationnaires ou au contraire s'amenuisaient jusqu'à l'« extinction apparente ». Entre ces populations dispersées sur un espace comparable à la localité de l'Oriol, par sa surface et sa configuration (espaces découverts, fréquentés par les papillons, entourés de zones boisées), les échanges par migration sont peu importants, si l'on en juge par le taux de recapture dans une aire d'individus marqués dans une autre (EHRLICH et DAVIDSON, 1957; EHRLICH, 1965). Le même état d'isolement relatif est retrouvé entre populations d'un autre Satyride, *Erebia epipsodea* (BRUSSARD et EHRLICH, 1970a et 1970b).

Il convient donc de distinguer deux processus très différents de variation de l'effectif d'une population de Lépidoptères en un point précis. Cette variation peut résulter, soit d'un changement réel de l'effectif, consécutif à une modification de la fertilité ou à l'apparition de causes de mortalité (prédateurs, parasites, etc.), soit d'un dépeu-

plement par émigration ou d'un surpeuplement par immigration, en réponse à des conditions microclimatiques locales de certains secteurs d'un territoire occupé par une population normalement plus largement répandue.

Ces deux aspects de la dynamique des populations n'ont pas du tout la même signification évolutive et il est important de savoir à quel type se rattachent les fluctuations d'effectif observées, surtout lorsqu'il s'agit de populations marginales, comme celles qui jalonnent la ligne de contact entre deux espèces.

Les populations de *carlinae* et de *cirsii* présentent les deux types de fluctuation, mais il semble que la part prise par les déplacements et condensations locales soient plus importantes dans les populations de *carlinae* des prairies subalpines de haute altitude que dans les populations de basse altitude, plus distantes et plus isolées les unes des autres et entre lesquelles les échanges sont plus difficiles.

A côté des facteurs de variation que l'on peut qualifier de naturels, il convient de mentionner les facteurs fortuits et accidentels, le plus souvent consécutifs à l'activité de l'homme.

Ainsi la population de *malvae* de la Forêt de Rougeau (Corbeil Essonne) était relativement importante en 1963; elle est devenue de plus en plus clairsemée d'année en année. Une des raisons principales de sa raréfaction a été le labourage du coupe-feu où elle s'était installée, ainsi que l'entretien périodique des allées forestières où elle se réfugie. C'est un phénomène du même ordre qui affecte les populations de la région clermontoise, déjà décimées par extension de l'urbanisme. Or on se trouve là dans la zone de contact entre *malvae* et *malvoides* (Royat, Ceyrat, Berzet). Ces bouleversements des conditions écologiques locales ne sont certainement pas sans influence sur les rapports « naturels » entre les deux espèces en présence.

II. CONTRIBUTION DES CRITÈRES MORPHOLOGIQUES A LA DÉFINITION DU STATUT SPÉCIFIQUE

Le terme morphologique est pris ici dans son sens le plus large. Nous envisagerons sous cette rubrique les caractères externes comme

la coloration, la maculation, les critères de conformation (silhouette), les caractères anatomiques (en particulier ceux des genitalia mâles et femelles), les caractères caryologiques ainsi que les caractères biochimiques ou enzymatiques.

Du point de vue de la systématique évolutive, le degré de différenciation morphologique n'exprime en aucun cas l'état d'avancement d'un processus de la spéciation. C'est une erreur que d'affirmer que telle différence morphologique est du « niveau spécifique », si l'on apporte pas en même temps la preuve que la différence considérée constitue une barrière efficace à la reproduction naturelle. Raisonner autrement, c'est vouloir ignorer le dimorphisme sexuel, le polymorphisme, les espèces jumelles, etc. La définition de l'espèce proposée par MAYR (1969) ne fait même pas allusion aux critères morphologiques.

C'est d'ailleurs dans cet esprit que les systématiciens ont orienté leurs préoccupations vers la recherche de différences anatomiques susceptibles d'opposer un obstacle à la reproduction. Ainsi, dès le début du siècle, REVERDIN (1920) entreprit l'étude des genitalia des Lépidoptères, fondant de grands espoirs sur le postulat que dans chaque espèce existe une « coaptation » étroite entre les genitalia des mâles et des femelles, permettant l'accrochage au cours de la copulation; n'autorisant qu'une marge de variation très faible, toute différence tant soit peu importante était le signe d'une distinction spécifique. Les exemples aujourd'hui connus sont nombreux, où des différences aussi prononcées que celles qu'on observe entre *malvae* et *malvoides* ne constituent pas un obstacle à l'hybridation; inversement on connaît de nombreux genres dans lesquels les espèces parfaitement interstériles ont des genitalia d'une désespérante similitude.

Un peu plus tard, l'étude de la garniture chromosomique connût à peu près la même évolution. A. DE LESSE (1967) a montré que la valeur taxinomique du nombre de chromosomes est très variable d'un genre à l'autre chez les Rhopalocères. Le nombre haploïde de base est constant à l'intérieur de chaque espèce du groupe d'*Erebia tyndarus* et diffère d'une espèce à l'autre de façon significative. La correspondance est encore nette dans les espèces du genre *Lysandra* (Lycaenidae), mais elle l'est beaucoup moins dans le groupe de *Coenonympha arcania* (présence de chromosomes surnuméraires et

variation géographique de la garniture chromosomique d'une sous-espèce à l'autre). Enfin, chez certaines espèces (c'est le cas de certains *Reverdinus*, Hesperides), le nombre de chromosomes n'a plus de signification précise et varie même d'une cellule germinale à l'autre chez un même individu. LÉCHER a mis en évidence la variation régulière du nombre de chromosomes à l'intérieur de l'espèce *Jaera (albifrons) syei*, dont les populations montrent un cline géographique le long des côtes européennes occidentales. Cette variation, due à des fusions centriques de type robertsonien, n'affecte pas le nombre fondamental de bras chromosomiques et ne perturbe pas le déroulement de la méiose dans les « hybrides » chromosomiques. Une différence dans le nombre de chromosomes n'est donc pas forcément un critère « spécifique », ni un argument en faveur de l'interstérilité.

Les arguments puisés dans les domaines biochimiques, enzymatiques n'ont à mon sens pas plus de valeur taxinomique que les critères anatomiques ou caryologiques. Qui songerait par exemple à rebâtir la systématique des Lépidoptères sur des critères de coloration ? Et pourtant, que sont les différences de couleur sinon des différences biochimiques liées à la nature des pigments qui les provoquent ? Il existe cependant des différences biochimiques qui sont de niveau spécifique : par exemple certaines phéromones, dont l'effet est attractif pour les individus conspécifiques et inhibiteur pour les individus d'une autre espèce, constituent un facteur d'isolement efficace (ROELHOF et COMEAU, 1966).

L'étude des différences morphologiques n'a donc pas été abordée dans l'intention de trouver des arguments susceptibles de justifier le rang taxinomique attribué aux populations comparées (espèces ou sous-espèces), mais simplement d'obtenir la meilleure discrimination possible entre les populations considérées comme typiques de chacune d'elles, de préciser la variabilité à l'intérieur de ces populations (prises dans la mesure du possible dans les localités des Types) et d'entreprendre avec le maximum de précision et d'objectivité l'étude de la variation géographique de l'espèce. Seule une bonne connaissance de la variabilité individuelle permet de repérer à coup sûr les intermédiaires morphologiques dans les zones de cohabitation et d'évaluer, à partir de leur fréquence, le taux d'interfertilité naturelle, seul critère réellement valable.

A. La variabilité morphologique intra-spécifique et inter-spécifique

Dans tous les exemples étudiés, seuls ont été pris en considération les caractères présentant une différence assez sensible, et utilisés par les anciens auteurs dans leurs descriptions ou leurs comparaisons.

1. La garniture chromosomique.

L'étude caryologique n'a pas été entreprise, les données bibliographiques ne signalant pas de variation significative.

LORKOVIC (communication personnelle) n'a pas trouvé de différences entre *malvae* et *malvoides*. Cependant, dans la liste des caryotypes des Lépidoptères publiée récemment par ROBINSON (1971), l'espèce *malvae* figure à deux endroits sous deux noms génériques différents *Hesperia malvae* (Finlande) $n = 33$ (FEYDMANN 1938) et *Pyrgus malvae* $n = 31$ (BIGGER 1961).

Il s'agit vraisemblablement de la même espèce et il est difficile de donner une signification à cette divergence sans un complément d'information.

H. DE LESSE 1961, indique le même nombre de chromosomes ($n = 30$) pour *P. carlinae* et pour *P. cirsii*; ce nombre se retrouve d'ailleurs dans d'autres espèces de *Pyrgus* (*P. cacaliae*).

2. Les méthodes de discrimination utilisées.

a) DANS LE CAS DE *malvae* ET *malvoides*

Les différences de structure des genitalia entre les deux espèces sont assez nettes et bien tranchées pour que la détermination d'un individu ne laisse place à aucune ambiguïté. Le recours aux méthodes biométriques n'aurait pas été nécessaire si ne s'était posée la question de la définition précise des formes intermédiaires, SICHEL (1962) affirmant que les « prétendus hybrides » entre *malvae* et *malvoides* n'étaient que des formes extrêmes de variation de l'une ou de l'autre

espèce. Nous avons donc été conduit à préciser les limites de variation par l'emploi d'indices morphométriques simples, méthode qui s'est révélée efficace pour la distinction d'espèces voisines, comme par exemple les espèces du groupe d'*Erebia tyndarus* (DE LESSE, 1961), de grillons (Orthoptères : COUSIN, 1956) ou encore dans la distinction de sous-espèces de scorpion du genre *Buthotus* (VACHON et STOCKMANN, 1966).

Trois indices morphométriques faisant intervenir des éléments des genitalia des mâles ont été calculés (GUILLAUMIN, 1971).

— *Indice de bifurcation de l'uncus*. Chez *malvae*, l'uncus est largement bifide avec des pointes largement écartées, tandis qu'il est simple avec une très courte fente sagittale chez *malvoides*. L'indice de bifurcation est défini par le rapport de la profondeur de la fente à la longueur totale de l'uncus, multiplié par 100. Il varie de 5 à 20 chez *malvoides* et de 55 à 85 chez *malvae*.

— *L'indice de style* est défini par le rapport de la longueur de l'ensemble style, antistyle et stylifer à la longueur de la valve, multiplié par 100. Il a également une valeur discriminante élevée, variant de 20 à 26 chez *malvae* et de 34 à 44 chez *malvoides*.

— *L'indice de valve* exprimant les proportions de la valve est égal à 100 fois le rapport de la longueur à la largeur de cette pièce. Son pouvoir discriminant est un peu plus faible que celui des deux autres (l'amplitude de variation est de 36 à 45 chez *malvoides* et de 45 à 57 chez *malvae*).

Les subunci (apophyses du gnathos) ne permettaient pas de définir un indice morphométrique simple, les différences entre les deux espèces étant assez considérables pour qu'il ne soit pas nécessaire d'en donner une expression numérique.

Les femelles, en particulier les formes intermédiaires, sont définies par la valeur de l'*indice de plaque* traduisant la profondeur relative de l'échancrure de la plaque sous-génitale. Cet indice est égal à 100 fois le rapport de la profondeur de l'échancrure à la longueur de la plaque. Il est toujours égal à 100 chez les *malvae typiques*, où la plaque est toujours complètement séparée en deux éléments, et varie de 5 à 35 chez *malvoides*.

b) DANS LE CAS DE *carlinae* ET *cirsii*

Entre ces deux espèces, les différences sont plus nombreuses mais plus subtiles et moins faciles à décrire verbalement, mais se prêtent particulièrement bien à diverses méthodes d'analyse discriminante.

— *La taille générale et la silhouette*.

Les descriptions antérieures de la variation géographique de ces espèces font intervenir, en plus des critères de coloration qui sont les plus utilisés, des cri-

tères de taille (*cirsii* nominal étant caractérisé par sa petite taille : VERITY, 1940), ou par des critères de forme, la race *attrata* de *carlinae* se distinguant par son allure plus élancée (KAUFFMANN, 1954-55).

L'utilisation des méthodes proposées par SNEATH (1966) pour l'évaluation des différences globales de forme a montré que la conformation alaire n'était pas un bon caractère de distinction spécifique, étant donné la grande variabilité individuelle et la faiblesse des différences moyennes (GUILLAUMIN, 1972).

La différence globale de forme, exprimée par la valeur du coefficient d_h , est très faible entre les populations de *carlinae* et les populations de *cirsii*; mais si petite soit-elle, elle est constante et toujours de même sens, traduisant ainsi une différence générale de forme réelle, bien que statistiquement non significative. Étant donné l'importance de la variation individuelle de la silhouette, il est illusoire de chercher à définir une forme intermédiaire.

La taille générale définie à partir de plusieurs mesures apparaît au cours du calcul de d_h (la différence de forme étant évaluée après réduction à la « même taille »). L'évaluation objective de cette caractéristique est toujours délicate (TEISSIER, 1955) et l'estimation proposée n'est certainement pas la « meilleure » possible; elle a néanmoins l'avantage de minimiser l'erreur due aux différences éventuelles de forme et s'avère donc plus fidèle qu'une estimation résultant d'une seule mesure : l'envergure par exemple. La variation de ce caractère est telle, entre les populations d'une même espèce, que sa valeur discriminante est pratiquement nulle lorsqu'il s'agit de comparer les deux espèces. Bien qu'elles aient été introduites dans le calcul de la distance généralisée, les caractéristiques alaires n'ont pris qu'une part très modeste dans la définition des formes intermédiaires.

— *Le faciès général, maculation, coloration*.

Le faciès général, chez *carlinae* et *cirsii*, peut être défini à partir de six caractères qualitatifs dont l'ensemble permet une distinction précise des deux espèces; cependant, aucun d'entre eux, pris isolément, n'a de pouvoir discriminant absolu. L'*indice de faciès* est une « combinaison discriminante » établie en attribuant une cote, une valeur numérique, à chaque modalité de chacun des caractères qualitatifs. Il est préférable de parler dans ce cas de « combinaison discriminante » plutôt que de « fonction discriminante », terme que l'on réservera pour les combinaisons linéaires de caractères quantitatifs.

Le système de cotation adopté pour l'indice de faciès est le suivant. Si le caractère a deux modalités, elles seront cotées respectivement 0 et 1; s'il en a trois, elles seront cotées 0, 1 et 2 et s'il en a quatre 0, 1, 2 et 3, etc. Les cotes les plus élevées sont attribuées aux modalités du caractère les plus fréquentes chez *cirsii*, et les plus faibles aux modalités les plus fréquentes chez *carlinae*; la raison de ce choix est que l'un des caractères est en fait quantitatif (nombre de points subcostaux); il est plus grand chez *cirsii* que chez *carlinae*; nous avons gardé le même sens pour tous les autres caractères, de manière à augmenter, d'une façon peut-être un peu arbitraire, le pouvoir discriminant de l'indice de faciès (l'indice de faciès varie de 1 à 9 inclus chez *carlinae* et de 7 à 14 chez *cirsii*).

Le même type d'indice, construit sur le même principe, avait été utilisé par RILEY (1938) (cité dans STEBBINS, 1957) pour distinguer deux espèces d'*Iris* (*Iris fulva* et *Iris hexagona* var. *gigantea coerulea*) et leurs hybrides.

— Les genitalia des mâles.

Les différences observées dans les genitalia des mâles se prêtaient plus particulièrement à une étude biométrique et quantitative et à une séparation des espèces par les méthodes d'analyse discriminante classiques. Les indices morphométriques tels que ceux définis à propos de *malvae* et *malvoides* sont déjà des fonctions discriminantes construites à partir de deux variables, en prenant simplement leur rapport. BOURGOGNE (1953) a utilisé une fonction discriminante plus élaborée, pour la distinction des *Mellicta athalia* et *M. helvetica*, qui fait intervenir trois variables, chacune d'elles étant pondérée en fonction de son pouvoir discriminant; les trois cotes partielles sont ensuite simplement sommées pour obtenir la cote individuelle définitive dont l'amplitude de variation est limitée et s'étend de 0 à 20.

La technique du D^2 de MAHALANOBIS nous a paru être la méthode la plus efficace pour séparer au mieux les espèces, définir leurs limites de variabilité interne et détecter les formes à caractère intermédiaire. Dans ce travail, la discrimination est étroitement associée à la notion de distance, exprimant le degré d'affinité morphologique entre populations; nous avons retenu celle proposée par TEISSIER (1961) en lui associant une fonction discriminante simple (GUILLAUMIN, 1972).

Rappelons que, pour un caractère donné, la distance entre les points moyens de deux populations est la valeur de la différence entre les moyennes centrées réduites (par rapport à la moyenne générale) pondérée par l'écart-type moyen intra-population.

$$d = \frac{\bar{x}_A - \bar{x}_B}{\sigma_G}$$

La connaissance de la distance permet de connaître le taux de chevauchement des distributions des deux populations grâce à une table de correspondance entre la valeur de d et le taux de non-recouvrement (GUILLAUMIN, 1972). Dans ce cas, la « fonction discriminante » associée est extrêmement simple, puisqu'elle est la performance centrée réduite de chaque individu pour le caractère étudié.

La méthode est généralisée à n caractères indépendants; la distance générale est alors

$$d = \sqrt{\sum_i^n d_i^2}$$

d_i étant la distance élémentaire pour chaque caractère.

Dans ce cas, la fonction discriminante proposée est de la forme

$$\lambda_{n_i} = x_{n_i} \cos \theta + \lambda_{(n-1)_i} \sin \theta$$

L'angle θ étant défini par :

$$\operatorname{tg} \theta = \frac{\bar{x}_n}{\lambda_{(n-1)}}$$

Cette fonction se calcule de façon progressive en introduisant l'une après l'autre les variables $x_1, x_2 \dots x_{(n-1)}, x_n$.

La distance généralisée (D^2 de MAHALANOBIS), calculée à partir de caractères intercorrélés, permet également d'estimer le taux de chevauchement des distri-

butions. Lorsque plusieurs variables sont envisagées simultanément, la méthode de discrimination la plus rigoureuse est celle proposée par FISCHER (1936), mais elle ne peut s'appliquer qu'à deux populations (ou à un nombre supérieur, mais à condition que les centres de leur distribution soient alignés). Dans le cas du D^2 , le premier axe, Z_1 , est interprété comme l'axe de discrimination spécifique; ses coefficients peuvent être assimilés aux coefficients d'une fonction discriminante multiple, s'appliquant à plusieurs populations. L'application de ces différentes méthodes aux populations de *carlinae* et *cirsii* conduit à une excellente discrimination des populations de référence. Il suffit de quatre caractères indépendants des genitalia pour obtenir, par la méthode simplifiée du calcul de d , une séparation quasi totale de *carlinae* de Cervières d'avec l'ensemble de *cirsii* (Alpes maritimes + Fontainebleau) ($d = 5$).

Le calcul de D^2 à partir de 31 caractères (22 caractères alaires, 8 caractères de genitalia et l'indice de faciès, considéré ici comme un caractère quantitatif simple) conduit à des distances bien supérieures.

$D = 12,71$ entre *carlinae* (Cervières) et *cirsii* (Alpes maritimes).

$D = 11,61$ entre *carlinae* (Cervières) et *cirsii* (Fontainebleau).

Par contre, la distance entre les populations de *carlinae* est en moyenne de l'ordre de 2,50 et, entre les deux populations de référence de *cirsii*, elle est de 3,85 (dans ce dernier cas, le taux de non recouvrement est, au seuil à 99 %, de 89 %).

REES (1969) a recherché une corrélation entre la distance taxinomique D et la distance géographique séparant des populations de daims d'Amérique du nord.

Les échantillons provenant d'une même localité, donc issus de la même population, mais prélevés au cours d'années successives (comme P2, P3, P14 — échantillons de la population de l'Oriol de Queyrières), montrent autant de variabilité entre eux que les échantillons issus de localités différentes. Certains aspects de ces fluctuations, comme l'écart de P14 par rapport aux deux autres, ont pu, dans une certaine mesure, être mis en rapport avec des variations climatiques locales (été relativement froid et humide de 1966, données non publiées).

B. Définition des formes intermédiaires

Les différentes méthodes d'étude de la variabilité intra- et inter-population ont montré que, dans chaque cas, on obtient une discrimination telle que les populations types de référence sont nettement individualisées et même largement disjointes.

L'introduction d'échantillons nouveaux ou d'individus isolés, provenant de différents points de l'aire de répartition, viennent en général se ranger dans les limites de variabilité de l'espèce à laquelle on peut les rattacher, soit par leur origine géographique, soit par

l'examen superficiel de leurs caractéristiques morphologiques. Les individus qui s'écartent du cadre de référence (et qui se projettent non pas à l'extérieur des limites, mais dans la zone intermédiaire) proviennent toujours de localités situées aux environs immédiats de la ligne de répartition entre les deux espèces.

1. Les intermédiaires entre *malvae* et *malvoides*.

Nous avons déjà indiqué (GUILLAUMIN, 1971) qu'il était plus aisé de repérer un individu qui s'écarte même très légèrement du type *malvoides* en raison de la simplicité relative de l'armure génitale de cette espèce, qu'un individu s'écartant peu du type *malvae*. Nous avons remarqué en outre que le passage du type *malvoides* au type *malvae*, dans les individus de la population de Ternant, se fait suivant un ordre assez rigoureux.

En partant du type *malvoides*, la première modification décelable est le creusement de la fente de l'uncus, puis les subunci s'élargissent et acquièrent des épines latérales, pendant que la bifurcation de l'uncus s'accroît. Le bord ventral du gnathos s'épaissit et se couvre de petits tubercules caractéristiques. Les modifications sur les valves ne se manifestent qu'ensuite, avec le raccourcissement du style, puis l'élargissement de la valve et l'apparition du bord ventral anguleux.

Ainsi il est possible de trouver des individus ayant l'ensemble tegumen, uncus, subunci et gnathos de type *malvae* et une valve de type *malvoides* à peine modifiée. C'est le cas par exemple de l'individu 1531 de Ternant. L'association inverse n'a jamais été observée. La modification de la valve semble d'ailleurs plus brutale, car on ne trouve pas une transition vraiment continue d'un type à l'autre, surtout en ce qui concerne la forme du style.

Il résulte de ces observations que, au lieu de chercher à définir un indice morphométrique général, synthèse des trois autres, nous avons envisagé chaque indice séparément et, en plus, les caractères des subunci et du gnathos.

Nous avons considéré comme intermédiaire tout individu présentant une structure en mosaïque, c'est-à-dire possédant des caractères typiques de *malvae* associés à des caractères typiques de *malvoides*,

ou encore des caractères typiques d'une forme avec des caractères intermédiaires; par exemple :

- indice de bifurcation de l'uncus de type *malvae* associé avec des subunci, et un gnathos de type intermédiaire;
- indice de bifurcation de l'uncus de type *malvae*, associé à une valve de type *malvoides*.

Chez les femelles, l'indice d'échancrure de la plaque sous-génitale varie de 0 à 35 chez *malvoides* et il est toujours égal à 100 chez *malvae*. Nous avons montré (GUILLAUMIN, 1971), qu'une femelle présentant un indice supérieure à 35 peut être considérée, du moins en France, comme une forme intermédiaire. Par contre, une valeur correspondante, chez des individus d'Asie orientale, correspond à un aspect du cline morphologique entre *malvae* et *asiaeclara*.

2. Les intermédiaires entre *carlinae* et *cirsii*.

PICARD (1950) avait signalé dans la zone de contact l'existence d'intermédiaires en mosaïque, présentant des genitalia de type *carlinae* et des caractères externes de type *cirsii*; nous avons cherché à mettre en évidence ces mosaïques de façon plus précise, ce qui nous a orienté vers l'utilisation d'une méthode d'analyse discriminante « fractionnée ».

Quatre groupes de caractères ont été envisagés :

- la morphologie alaire (22 mesures alaires);
- la morphologie des genitalia mâles (7 caractères);
- les caractères externes (10 caractères élémentaires);
- enfin, l'aspect de la plaque centrale de la valve peut être considéré comme un caractère qualitatif à trois modalités, suivant qu'elle est soudée au bord dorsal de la valve, à peine séparée (espace inférieur à 4/100^e de mm), ou largement séparée.

Chacun des trois premiers groupes a fait l'objet d'une analyse discriminante par la méthode de SAMPSON (1965) (programme BMD 07M). La fonction discriminante, dans chaque cas, est établie à partir des populations de référence P1 et P5, puis appliquée aux individus de toutes les autres populations.

Les caractères alaires se sont montrés peu discriminants, ainsi que l'on pouvait s'y attendre d'après les essais de distinction de forme et de taille; ils ont été écartés de la suite de l'analyse.

Pour les deux autres groupes, la discrimination est totale et aucune erreur de classement n'est relevée entre les populations de référence.

Les fonctions ainsi définies peuvent donc être appliquées au classement d'individus isolés ou au tri de populations hétérogènes. Chaque individu est classé pour les genitalia, d'une part, pour les caractères externes, d'autre part, dans l'une ou l'autre espèce. Ou bien il y a concordance des deux diagnostics : l'individu est alors typique de l'une ou de l'autre espèce, ou bien il y a divergence, et l'on est en présence d'un intermédiaire en mosaïque.

Quatre éventualités sont donc possibles :

	Genitalia	Faciès
1	<i>carlinae</i>	<i>carlinae</i>
2	<i>carlinae</i>	<i>cirsii</i>
3	<i>cirsii</i>	<i>carlinae</i>
4	<i>cirsii</i>	<i>cirsii</i>

A chacune d'elles est associée une des trois modalités de la plaque centrale de la valve, ce qui conduit à 12 catégories. En fait, les modalités « soudée » et « peu séparée » sont caractéristiques de *carlinae*, tandis que la modalité « très séparée » est caractéristique de *cirsii*. C'est donc en définitive huit catégories d'individus que l'on observera, dont six sont des intermédiaires en mosaïque. Les fréquences relatives de ces huit catégories sont très différentes dans la population de la Roche de Rame :

Caractères externes	Genitalia	Plaque		
ca	ca	ca	9 (5 + 4)	<i>carlinae</i> type
ca	ca	ci	0	
ca	ci	ca	15 (5 + 10)	intermédiaire à tendance <i>carlinae</i>
ca	ci	ci	23	intermédiaire
ci	ca	ci	0	

ci	ci	ca	38 (15 + 23)	intermédiaire à tendance <i>cirsii</i>
ci	ca	ca	7 (5 + 2)	intermédiaire voisin de <i>carlinae</i>
ci	ci	ci	67	

Deux des catégories ne figurent pas dans cet échantillon et n'ont été trouvées que très rarement. Dans les deux cas, il s'agit de l'association de genitalia de type *carlinae* avec une plaque centrale nettement libre (caractère *cirsii*) qui correspond donc à une mosaïque dans les genitalia. Il est cependant curieux de remarquer que l'association inverse : genitalia de type *cirsii* et plaque de type *carlinae* est, elle, très fréquente (20 sur 83 intermédiaires), avec une plaque nettement soudée, et 33 sur 83 intermédiaires avec une plaque peu séparée. L'application de l'analyse discriminante pour la détection d'individus hybrides dans des populations de Musaraignes (GENOWAY et CHOATE, 1972) n'a pas révélé d'hybrides de façon évidente.

III. INTERPRÉTATION DES INTERMÉDIAIRES

Compte tenu du fait que les individus intermédiaires, caractérisés le plus souvent par une structure en mosaïque, *se rencontrent exclusivement* dans les populations voisines de la limite commune, nous avons cru pouvoir les interpréter comme exprimant les divers degrés d'hybridation entre les deux espèces. Il aurait évidemment été souhaitable, pour étayer cette hypothèse, de pouvoir comparer ces hybrides naturels supposés avec des hybrides expérimentaux issus de croisement en laboratoire. BROWER (1959) interprète de la même manière certains individus intermédiaires (indéterminables) rencontrés dans la zone de cohabitation de *Papilio glaucus* et *P. rutulus*, bien que, dans ce cas, les individus en question ne ressemblent pas, en ce qui concerne les genitalia, aux hybrides obtenus expérimentalement par CLARK et SHEPARD (1955) entre ces deux espèces. Selon BROWER, cette divergence entre hybrides naturels et hybrides expérimentaux tiendrait au fait que ces derniers sont des hybrides de première génération, tandis que les premiers seraient le résultat de croisement en retour avec l'une des formes parentes.

La variabilité observée dans certaines populations, comme celles de Ternant (*malvae-malvoides*) ou de la Roche de Rame (*carlinae-cirsii*) dans lesquelles se rencontrent tous les types d'intermédiaires entre les formes typiques, ne peut s'interpréter logiquement que par un brassage de caractères génétiques résultant des croisements possibles, au cours des générations successives, des hybrides entre eux et avec les formes parentes.

BOCQUET et SOLIGNAC (1969) ont pu confirmer le caractère hybride de populations de la super-espèce *Jaera albifrons* par la reconstitution expérimentale du « cline » morphologique entre *J. praehirsuta* et *J. syei*.

A. Taux d'hybridation

La notion de taux d'hybridation interspécifique est assez délicate à définir. Une des meilleures définitions serait donnée, dans une population mixte, par le rapport entre le nombre d'hybrides de F1 qui apparaissent à chaque génération à celui que l'on serait en droit d'attendre dans l'hypothèse d'une panmixie totale. Mais cette conception se heurte à deux difficultés majeures : d'une part, l'imprécision de l'évaluation de l'effectif d'une population et des proportions relatives des deux espèces en présence et, d'autre part, la difficulté (voire l'impossibilité) de détecter les hybrides de première génération.

Il est donc plus simple d'évaluer le taux d'hybridation, comme le fait par exemple SOLIGNAC pour les populations de *Jaera*, par le pourcentage d'intermédiaires dans l'ensemble de la population.

En ne prenant que les données relatives à des échantillons représentatifs de populations naturelles, on obtient pour les exemples étudiés, les taux d'hybridation suivants :

Ternant (*malvae malvoides*)

Pourcentage d'intermédiaires global pour les deux sexes :	75 %
parmi les mâles :	81,3 %
parmi les femelles :	54,5 %

La Roche de Rame (*carlinae cirsii*)

en 1965 : chez les mâles seulement :	53,21 %
en 1967 : chez les mâles seulement :	52,8 %

Cros, près Mont-Dauphin (<i>carlinae cirsii</i>)	55,17 %
mâles seulement :	
Torrent de Saint-Thomas (<i>carlinae cirsii</i>)	50 %
mâles seulement :	

Bien que dans les échantillons de ces trois dernières localités, les fréquences respectives des différentes catégories d'intermédiaires ne soient pas rigoureusement identiques, la structure des populations semble assez homogène. Un nouvel échantillon de la Roche de Rame, capturé en 1972, devrait apporter des précisions sur la stabilité de cette population au cours du temps.

B. Interprétation du taux d'hybrides

Les exemples précis d'évaluation du taux d'hybridation dans les populations naturelles sont relativement peu abondants. PICTET a étudié l'hybridation entre diverses morphes de *Nemeophyla* (= *Parasemia*) *plantaginis* qu'il considère comme des races géographiques. Il cite le cas d'une population constituée exclusivement d'hybrides. Selon PICTET (1926), cette population proviendrait d'un croisement entre deux races ne différant entre elles que par un seul gène; l'une serait adaptée aux très hautes altitudes, l'autre aux conditions des fonds de vallée. Les hybrides, très simples hétérozygotes, auraient trouvé à une altitude moyenne des conditions favorables à leur développement. La population se maintiendrait à l'état hétérozygote de génération en génération par élimination des homozygotes qui ne trouvent, à cette altitude moyenne, ni l'une ni l'autre des conditions favorables à leur développement. PICTET a également étudié les fréquences relatives d'hybrides entre deux morphes d'*Erebia nerine* dans le parc national suisse. Mais il ne s'agit pas dans ces cas d'exemple d'hybridation interspécifique.

Malgré une prospection méticuleuse des zones de cohabitation de diverses espèces, DE LESSE (1961) n'a relevé qu'un nombre très faible d'hybrides interspécifiques : quatre intermédiaires dans une population mixte d'*Erebia tyndarus* et *E. cassioides*, cette dernière espèce étant la plus abondante (Oberland).

Ces observations rejoignent celles de BROWER sur le groupe de *Papilio glaucus*.

Une particularité importante à signaler, sur laquelle BROWER attire l'attention, est que, dans les populations hétérogènes dans lesquelles on trouve des hybrides, les proportions relatives des deux espèces parentes sont très dissemblables, l'une étant beaucoup plus rare que l'autre. Nous avons rassemblé dans un même tableau les observations de BROWER (1959), celles de SOLIGNAC (1969) et les nôtres sur les Hespérides (Tableau I).

BROWER avait remarqué que dans les populations mixtes, si l'une des espèces est très rare par rapport à l'autre, le nombre d'intermédiaires est supérieur à celui que l'on pourrait attendre par le simple jeu de la panmixie et qu'il est au

TABLEAU I
 Comparaison des compositions des populations naturelles
 dans quelques cas d'hybridation introgressive.

(1) Données de SOLIGNAC.
 (2) Données de BROWER.

BC. British Columbia. SD. South Dakota
 R. d. R. La Roche de Rame

	<i>Jaera albifrons</i> (1)		<i>Papilio glaucus-rutulus</i> (2)						<i>Pyrgus malvae-malvoïdes</i>			<i>Pyrgus carlinae-cirsii</i>		
	Luc sur Mer		BC 1	BC 2	BC 3	SD 4	Ternant	R. d. R. 65	R. d. R. 67	Gros	R. d. R. 65	R. d. R. 67	Gros	
Espèce rare	98	10,8	20	9	3	2	2	4,6	8	7,3	1	1,9	2	
Intermédiaires (hybrides)	30	15,7	4	1	7	18	35	81,4	58	53,2	28	54,8	16	
	222	24,5		3,6										
Espèce fréquente	584	64,6	16	18	36	39	6	14,0	43	39,5	24	45,3	11	
Total	904		20	28	46	59	43	109	53	29				

contraire nettement inférieur si les deux espèces sont à peu près également fréquentes. On retrouverait donc, dans les populations naturelles, cet « avantage des phénotypes rares » mis en évidence dans les populations expérimentales de *Drosophila melanogaster* (PETIT, 1958).

Dans la majorité des cas cités dans le tableau I, la fréquence de l'espèce la moins fréquente varie de 2 à 10 %, la fréquence des hybrides, elle, varie de 3,6 à 81,4 % (il est vrai que dans ce cas les deux espèces parentes sont relativement peu fréquentes par rapport à la population totale).

La structure de telles populations rappelle celle observée dans les populations végétales de *Tradescantia*, étudiées par ANDERSON et HUBRICHT (1938) et à propos desquelles les auteurs définissent le terme d'hybridation introgressive ou introgression. Ce type d'hybridation, précisé sur d'autres exemples (ANDERSON, 1949), est réexposé par STEBBINS (1957) auquel nous empruntons la définition qui suit : « l'introgression est le transfert de matériel génétique à travers une barrière génétique incomplètement réalisée, habituellement par un hybride F1 partiellement stérile, par le moyen de croisement en retour avec une des espèces parentes et sélection des produits de backcross les mieux adaptés ». Les exemples étudiés par Anderson (*Tradescantia* et surtout *Iris fulva* et *hexagona*) concernent des espèces à exigences écologiques très différentes. Les croisements se font à la faveur de la conquête de territoires nouveaux, qui offrent une diversité de conditions suffisante pour convenir aux deux espèces; parmi les descendants des nombreux backcross successifs, seulement quelques-uns, présentant une combinaison génétique particulière, trouvent une niche écologique qui leur convient, les autres étant plus ou moins rapidement éliminés.

Par leur mode de vie sédentaire, leurs préférences écologiques, liées à un niveau intertidal bien défini, les *Jaera* constituent un groupe d'espèces auquel le schéma de l'hybridation introgressive s'adapte bien (SOLIGNAC, 1969). Dans le cas des Lépidoptères dont les exigences sont moins strictes, les aptitudes aux déplacements plus grandes, la sélection éventuelle des diverses formes hybrides doit être plus sensible sur la chenille que sur l'adulte, mais nous n'avons aucune indication à ce sujet. D'autre part, la proportion relativement importante d'hybrides et le fait que, dans le cas de *carlinae-cirsii* du moins, leur gamme de variabilité dépasse même celle des espèces parentes, laisse supposer que la sélection ne doit pas être très sévère. L'hybridation dans ces populations, en particulier dans celle de Ternant, paraît être importante et dépasse le stade d'une simple injection d'éléments d'un génotype étranger dans une population.

C. Particularités des populations hybrides

Il est assez remarquable que, dans les deux exemples étudiés, le contact (il serait plus exact de dire la contiguïté dans le cas de *carlinae-cirsii*) se réalise entre une espèce d'altitude, occupant les habitats les moins perturbés écologiquement et représentés par des populations

relativement abondantes, et une espèce de plaine ou de vallée, dont les habitats sont plus perturbés et les populations disséminées et clairsemées. Or, il est curieux de constater que dans un cas (*malvae-malvoides*), ce sont surtout les populations d'altitude qui subissent l'hybridation, et que dans l'autre (*carlinae-cirsii*) c'est au contraire dans les populations de l'espèce de « plaine » que se manifeste l'introgession.

La signification de ces populations hybrides est certainement très différente d'un couple d'espèce à l'autre. On peut essayer de les interpréter en avançant une hypothèse qui pourrait être à l'origine d'un travail de longue haleine, consistant à suivre l'évolution de telles populations sur plusieurs décennies.

Dans le cas de *malvae-malvoides*, les populations de *malvae* chassées de leur habitat par le développement de l'urbanisme et le bouleversement des biotopes du bord de la Limagne, gagneraient progressivement en altitude, où elles viendraient se mêler et s'hybrider avec celles de *malvoides*. Il semble même qu'une population comme celle de Ternant pourrait représenter une phase de remplacement progressif de *malvoides* par *malvae*.

Dans le cas de *carlinae-cirsii*, la situation observée est certainement la conséquence de la présence d'obstacles naturels qui empêchent la migration ascendante de *cirsii*, mais ne freine que partiellement la migration descendante de *carlinae*.

Il ne semble pas que cet état des populations de *cirsii* soit très ancien, mais la constance du taux d'hybridation dans les différentes populations de la région évoque une situation d'équilibre qui se rapprocherait plus des exemples d'hybridation introgressive connus que celle constatée chez *malvae-malvoides*.

IV. LES FACTEURS D'ISOLEMENT A LA REPRODUCTION

Dans le chapitre relatif aux rapports biogéographiques, nous avons envisagé les facteurs responsables de la séparation globale entre les espèces. Il nous reste maintenant à préciser ceux qui interviennent plus précisément au niveau du contact ou dans les zones de cohabita-

tion et qui seraient reesponsables d'un isolement reproducteur, du moins partiel. TEISSIER, dans son enseignement des mécanismes élémentaires de l'Evolution, rangeait l'ensemble des facteurs connus en deux catégories : les barrières d'incompatibilité parentale et les barrières génétiques. Dans le cas présent, ces dernières ne semblent pas très efficaces, étant donné le fort degré d'hybridation observé; nous n'envisagerons donc que les premières, dans lesquelles nous distinguerons à nouveau deux catégories, les barrières extrinsèques et les barrières intrinsèques.

A. Les barrières extrinsèques

Ce sont celles qui ne sont pas directement liées à l'individu, mais dépendent plutôt du milieu environnant.

1. Les obstacles naturels et l'isolement microgéographique.

Le rôle des obstacles naturels a déjà été signalé à propos de *carlinae-cirsii*. Les verrous glaciaires, très rarement franchis, et les bois denses qui ne peuvent être ni traversés en sous-bois, ni survolés, constituent un facteur d'isolement microgéographique net entre *carlinae* et *cirsii* et entraînent un isolement reproducteur partiel puisque, la migration d'individus ne pouvant se faire que dans un sens et encore à un taux faible, l'hybridation ne se fait elle-même que dans le sens ♀ *cirsii* × ♂ *carlinae*.

Ce type d'isolement ne semble pas jouer pour *malvae-malvoides*.

2. Les exigences écologiques et l'isolement microgéographique.

Aucune des espèces étudiées ne présente des exigences écologiques assez strictes et différenciées de celles de l'autre espèce pour entraîner la séparation complète des populations. Il est vrai cependant que la prédilection de *cirsii* pour les terrains secs est un facteur limitant par rapport à *carlinae*, qui se cantonne dans des terrains plus frais.

3. Le facteur temporel.

Deux espèces peuvent bien habiter le même territoire et être complètement isolées quant à la reproduction, si leurs périodes d'occupation respectives du territoire en question sont décalées dans le temps. L'isolement relatif entre *malvae* et *malvoides* de plaine (Bassin d'Aquitaine) a été interprétée de cette manière (GUILLAUMIN, 1971). L'unique génération de *malvae* étant précédée et suivie respectivement par les première et deuxième générations de *malvoides*, les rares cas d'hybridation constatés dans cette région (Thédirac - Ganic) proviendraient d'individus attardés d'une espèce dans la génération suivante de l'autre espèce, et qui jouiraient en quelque sorte de l'« avantage du phénotype rare ».

BROWER (1955) a montré que, dans diverses stations des canyons où cohabitent *Papilio multicaudatus*, *P. rutulus* et *P. eurymedon*, le décalage relatif des périodes de vol est un élément d'isolement partiel complété par un préférendum altitudinal : normalement *P. multicaudatus* préfère les stations d'altitude alors que les deux autres espèces se cantonnent en basse et moyenne altitude. Dans la bande de cohabitation des trois espèces, à moyenne altitude *P. multicaudatus* éclôt plus tardivement (isolement temporel partiel). Ce facteur ne joue absolument pas entre *carlinae* et *cirsii* qui éclosent toutes deux dans la même période : du 15 juillet aux premiers jours de septembre, sur toute la largeur de la bande altitudinale qu'elles occupent (900 à 2 400 m).

B. Les barrières intrinsèques

1. Particularités anatomiques des genitalia.

La morphologie particulière des genitalia mâles et femelles chez *malvae* et *malvoides* pourrait être à l'origine d'une interstérilité partielle, en ne permettant l'hybridation directe que dans un seul sens.

En observant les mécanismes d'accrochage des pièces génitales au cours de l'accouplement, CHOVET (communication personnelle : don-

nées non publiées) a remarqué les faits suivants : chez *malvae*, dont l'uncus est bifide et la plaque sous génitale de la femelle séparée en deux demi-plaques latérales, lors de l'accouplement, chaque demi-plaque est pincée entre une branche de l'uncus et le subuncus correspondant. Chez *malvoides*, l'uncus est simple et médian et la plaque sous-génitale de la femelle unique et large; lors de l'accouplement, cette dernière est pincée entre l'uncus et les deux subunci. Dans le cas d'accouplement hétérospécifique mâle *malvae* x femelle *malvoides*, les branches de l'uncus et les subunci pincent les bords de la plaque unique de la femelle; l'accrochage est possible. Dans le cas de l'accouplement hétérospécifique mâle *malvoides* x femelle *malvae*, l'uncus unique et médian du mâle ne trouve aucun point d'appui dans l'espace entre les deux demi-plaques qu'il ne peut donc saisir et l'accouplement dans ce cas serait impossible. LORKOVIC (1954 et communication personnelle) a fait plusieurs tentatives de copulation forcée; l'accouplement se réalise sans difficulté entre papillons de la même espèce; par contre la tentative de croisement femelle *malvoides* x mâle *malvae* est restée sans succès; le croisement réciproque n'a pas été tenté, mais serait, selon LORKOVIC, réalisable. Il faut attendre une vérification expérimentale de ces hypothèses, ce qui n'a pu encore être réalisé, pour lever l'incertitude qu'entraîne cette divergence de points de vue. Cependant, les arguments apportés par la structure des populations naturelles font pencher en faveur de l'hypothèse de CHOVET. En effet, la population hybride de Ternant ne comporte aucune femelle *malvae* typique; l'hybridation n'a donc pu se faire que par le croisement des femelles *malvoides* locales avec des mâles immigrants de type *malvae*, dont on retrouve quelques exemplaires dans la population.

Nous sommes encore en présence d'un cas d'interstérilité partielle, l'hybridation ne pouvant se faire que dans un sens : femelle *malvoides* x mâle *malvae*, mais bien différente de celle décrite chez *carlinae-cirsii* au paragraphe précédent.

2. Le comportement reproducteur.

La part prépondérante du comportement dans les mécanismes d'isolement reproducteur n'est plus à démontrer. L'accouplement chez les Rhopalocères est précédé d'une parade caractéristique dont dépend

le succès ou l'échec de la copulation. BROWER a tiré des conclusions, peut-être un peu hâtives, d'observations faites sur le terrain, concernant le comportement des mâles de *Papilio multicaudatus*, *P. rutulus* et *P. eurymedon*. En effet, il semblerait que le comportement des mâles irait contre l'isolement reproducteur, puisque les mâles courtisent de la même manière, avec autant d'ardeur, leurs propres femelles et les femelles d'une autre espèce, pourvu qu'elles soient de la même couleur que les leurs, et BROWER de conclure que ce manque de spécificité du comportement reproducteur est compensé par un isolement partiel, écologique et temporel. Pourtant, l'examen même de ses propres tableaux d'expérience montre que l'isolement reproducteur est total, car, malgré une cour assidue, aucune copulation hétérospécifique n'a été observée. Une autre preuve de l'isolement reproducteur total est que, dans les stations de moyenne altitude, à une certaine période de l'année, les proportions relatives des espèces et des sexes sont telles qu'une femelle de *P. rutulus* a dix fois plus de chances de rencontrer un mâle de *P. multicaudatus* qu'un mâle de sa propre espèce; pourtant aucun hybride n'a été observé.

Il est étonnant que BROWER n'ait pas attaché plus d'importance à la réaction de la femelle, dont dépend uniquement le succès ou l'échec de la copulation, suivant qu'en réponse aux avances du mâle, elle adopte une attitude consentante ou de refus. Attitude qui peut être soit induite par le mâle, d'une façon active (parade précise et programmée) ou passive (émission d'odeurs caractéristiques), soit déterminée par l'état physiologique de la femelle elle-même (son âge, le nombre et l'espacement des copulations antérieures, etc.). Le comportement reproducteur a été particulièrement bien étudié chez la femelle de *Pieris brassicae*, chez laquelle la posture de refus est très caractéristique (DUSSAUSOY et DELPLANQUE, 1969; HIDAKA, conférence non publiée, 1965).

La participation des « odeurs » dans le comportement sexuel des Lépidoptères semble être de première importance. Des travaux récents mettent en évidence la spécificité prodigieuse de ces phéromones sexuelles attractives qui, chez certaines Tortricides ou Géléchides, ne diffèrent d'une espèce à l'autre que par une isométrie géométrique cis-trans sur le 9^e carbone d'une chaîne à 14 atomes de carbone (ROEHLOFS et COMEAU, 1969).

Si les organes émetteurs de ces phéromones sont, du moins anatomiquement, assez bien connus (écailles androconiales des mâles, organes odoriférants plus ou moins complexes des femelles et des mâles), il faut avouer que l'on ne sait, la plupart du temps, que peu de chose sur la nature des produits sécrétés, sur leur mode d'action et leur spécificité.

Les phéromones de type sexuel doivent jouer un rôle important dans les mécanismes d'isolement interspécifiques chez les espèces du genre *Pyrgus*, si l'on en juge par le développement considérable des organes odoriférants des mâles. Outre un pli androconial au bord costal de l'aile antérieure, on remarque la présence d'un organe odoriférant complexe et qui semble extrêmement spécialisé (ILLIG, 1902; BARTH, 1952) et dont la structure est uniforme dans toutes les espèces du genre (GUILLAUMIN, 1963). Le fonctionnement de cet organe n'est pas connu, pas plus d'ailleurs que la nature des produits sécrétés. Il semble que le produit actif résulte du mélange de deux sécrétions élémentaire (celle des languettes métathoraciques et celle de la plaque sternale) et serait diffusé par les longs poils du pinceau tibial, qui rappellent un peu les pinceaux abdominaux des *Danaus* (BROWER et JONES, 1965). Une étude combinant l'analyse biochimique des secrétats et l'observation du comportement précopulatoire dans les différentes espèces du genre pourrait faire l'objet d'un intéressant travail, qui apporterait des éléments supplémentaires pour la reconstitution des relations phylogénétiques dans le genre.

V. HYPOTHÈSES SUR LE DÉROULEMENT DE LA SPÉCIATION

Tout essai de reconstitution de l'histoire de la différenciation d'un groupe d'espèces de Rhopalocères restera toujours du domaine de l'hypothèse, étant donnée l'absence totale de documents paléontologiques susceptibles de fournir des arguments précis et objectifs pour étayer les suppositions, même les plus vraisemblables. La plupart des auteurs (BOCQUET, 1972; MANI, 1968; MAYR, 1942; RAND, 1949) s'accordent pour considérer que la différenciation des espèces qui

constituent ce que l'on appelle actuellement des super-espèces est relativement récente et s'est déroulée au cours de quelques dizaines de millénaires de la fin du Quaternaire. Cette conception n'est pas spéciale aux entomologistes, mais est partagée par l'ensemble des zoologistes (carcinologues, ornithologistes, mammalogistes) et également par les botanistes.

Il est normalement admis qu'en l'absence d'arguments et d'exemples convaincants en faveur de la spéciation sympatrique, le mode de spéciation le plus répandu et le plus efficace est la spéciation de type allopatrique ou géographique et que, dans la période qui nous intéresse, les différentes glaciations ont joué un rôle important, par les multiples barrières géographiques qu'elles ont développées et les morcellements d'espèces qui en ont découlé (MAYR, 1942, 1969; RAND, 1948; FURON, 1958).

Nous avons tenté, dans un article précédent, de reconstituer le schéma évolutif de la super-espèce *Pyrgus carlinae*, en laissant momentanément de côté la discussion de l'évolution des rapports biogéographiques que nous aborderons brièvement ici.

En partant de l'hypothèse que *carlinae* et *cirsii* résulteraient de l'évolution de deux lignées séparées par l'extension des glaciers alpins, la première idée qui vient à l'esprit est que les deux isolats se sont trouvés de part et d'autre de la chaîne, ce qui situerait le refuge de *carlinae* en Italie. Or, il faut expliquer les deux particularités suivantes :

1) pourquoi *carlinae*, qui se serait différenciée en plaine, dans des régions relativement clémentes, serait de nos jours cantonnée dans les zones d'altitude moins hospitalières;

2) Pourquoi on ne retrouve ni *carlinae* ni *cirsii* en Italie péninsulaire. Il semblerait cependant que *cirsii* ait été capturée dans les Dolomites, près de Bolzano (KAUFFMANN, 1954), mais sa présence en Italie du nord reste encore à prouver. Si l'on tient à rattacher les facteurs d'isolement géographique aux glaciations, il faut admettre que l'espèce ancestrale occupait l'Europe occidentale, mais ne se trouvait pas en Italie.

L'examen des cartes de l'extension des glaciers quaternaires (FLINT, 1947) montre que la calotte de glace scandinave s'étendait loin

au sud et mordait sur le nord de la France et de l'Allemagne. Elle était séparée des glaciers alpins par ces toundras périglaciaires, zones de dépôts de loess, balayées par les vents. Il faut admettre que si la souche de *cirsii* était bien réfugiée dans le sud-ouest, un lot de populations, isolé dans un refuge entre deux zones glaciaires, serait à l'origine de *carlinae*. Cette dernière lignée se serait différenciée dans des conditions climatiques particulièrement dures et serait adaptée aux froids intenses, aux écarts de température importants; conditions qui se retrouvent en partie, actuellement, en haute altitude. La localisation de ce refuge reste à préciser; on peut penser à la plaine suisse, dépression restée libre de glaces et relativement abritée, près de laquelle se retrouve actuellement la forme de *carlinae* la plus typique par ses caractères morphologiques et écologiques. L'hypothèse d'un ou de plusieurs isolats géographiques péri-glaciaires à proximité de la chaîne des Alpes pourrait, dans une certaine mesure, expliquer la présence d'un certain nombre d'espèces endémiques alpines, comme certains *Erebia*, par exemple.

L'origine de la super-espèce *Pyrgus malvae* a déjà fait l'objet de plusieurs hypothèses. L'une d'elles, proposée par PICARD (1948) faisait remonter l'histoire du groupe au tertiaire; mais dès 1950, il donnait une nouvelle hypothèse plus classique selon laquelle la différenciation serait en liaison étroite avec la glaciation quaternaire. Hypothèse reprise dans ses grandes lignes par SICHEL (1962), qui émet quelques réserves basées sur les particularités de distribution des deux formes d'Asie mineure *melotis* et *ponticus*. Nous l'avons reprise (1971) dans sa forme générale, en la complétant pour expliquer le cline morphologique entre *malvae* et *asiaeclara* d'Extrême-Orient.

CONCLUSION

« L'espèce est sans conteste l'unité taxonomique la plus objective; partant, l'unité fondamentale de toute classification des êtres vivants ».

BOCQUET (1953).

Si la tâche du systématicien est de définir et de classer des espèces, la principale difficulté qu'il rencontre est précisément de définir les

coupures taxinomiques de niveau spécifique. L'éclosion d'un nombre important de catégories taxinomiques exprimant des cas particuliers de spéciation, des situations « juxta-spécifiques » (BOCQUET) dont un inventaire a été dressé par BERNARDI (1956 et 1972), témoigne de cette difficulté. Il faut remarquer cependant que, parmi ces termes, nombreuses sont les synonymies, et qu'en définitive, le nombre de ces situations particulières est relativement restreint.

Etudier les mécanismes de la spéciation, c'est « déterminer les causes des discontinuités qui, rompant un continuum évolutif, sont à l'origine des espèces nouvelles » (BOCQUET, 1972). Une discontinuité se traduit par une rupture des échanges génétiques consécutive à l'apparition d'un isolement reproducteur. Nous avons vu au paragraphe précédent que les facteurs responsables d'un tel isolement peuvent se ranger en deux grandes catégories :

Les barrières d'incompatibilité parentale, et les barrières génétiques, qui, dans les processus de spéciation allopatrique, se mettent en place successivement et dans le même ordre chronologique. La réalisation complète de la spéciation traverse donc une double discontinuité, dont la première phase n'est pas complètement irréversible, tandis que la seconde l'est. TEISSIER faisait d'ailleurs remarquer que les barrières d'incompatibilité parentale étaient souvent suffisantes pour maintenir l'intégrité des espèces naissantes et qu'ultérieurement les barrières génétiques n'intervenaient que lorsque les premières étaient tombées.

Le tableau II situe la place de cette double discontinuité dans le déroulement de la spéciation, qui se trouve ainsi divisé en trois étapes. Les principales catégories taxinomiques exprimant les divers degrés de la différenciation spécifique sont indiquées dans ce tableau et situées par rapport aux discontinuités.

La partie gauche du tableau correspond à la première étape de la différenciation spécifique; c'est le domaine subsppécifique, caractérisé par une interfertilité quasi-totale entre entités du groupe « sous-espèce » (la seule catégorie taxinomique infraspécifique, reconnue par le Code International de Nomenclature), se traduisant à leur contact par l'existence d'une zone « d'intergradation secondaire » (au sens de MAYR) plus ou moins large.

TABLEAU II
La double discontinuité spécifique.

↑ sens de la différenciation spécifique	
Deuxième discontinuité	Première discontinuité
DOMAINE SPÉCIFIQUE	DOMAINE SUBSPÉCIFIQUE
Espèce "forte" "Bonne" espèce des anciens auteurs	Espèce "faible"
Interstérilité totale Pas d'hybridation naturelle Hybrides expérimentaux stériles Espèce <i>Superspecies</i> (Mayr), composée de <i>Prospectives</i> (Birula) <i>Ultraspecies</i> (Kiriakoff)	Interstérilité naturelle Interfertilité expérimentale (hybrides féconds) Hybridation naturelle accidentelle introgression locale <i>Semispecies</i> (Lorkovic) <i>Quasispecies</i> (Schilder)
Isolement par incompatibilité génétique	Isolement par barrière d'incompatibilité parentale
Sous espèce (seule entité reconnue du CINZ)	<i>Vice species</i> (Avimov)
Interfertilité totale Hybridation naturelle zone d'intergradation secondaire <i>Socius</i> (Crampton) <i>Subspecies</i> (Esper) <i>exerges</i> (Verity)	

La première discontinuité franchie, nous entrons dans le « domaine spécifique », lui-même subdivisé en deux régions.

L'une située entre les deux discontinuités, est caractérisée par une interstérilité dans les conditions naturelles; mais les entités se trouvant naturellement isolées peuvent se montrer interfertiles dans les conditions expérimentales ou dans des conditions naturelles perturbées. Les hybrides sont féconds, sinon entre eux, du moins avec les espèces parentes. Les cas d'hybridation naturelle sont très localisés et se manifestent souvent par une hybridation de type introgressif. Les entités qui se rangent à ce niveau sont celles pour lesquelles la décision taxinomique est la plus délicate, puisque dans certains cas, elles peuvent de comporter soit comme de « vraies espèces », soit comme des sous-espèces, suivant les localités (cas de la *vice-species* d'AVINOV par exemple). Les différentes situations observées sur des cas concrets ont entraîné la définition d'un certain nombre d'entités de rang spécifique : la *quasi species* (SCHILDER) et son équivalent la *semi-species* (LORKOVIČ); la *vice species* (AVINOV), bien que la *vice-species* soit considérée, selon les auteurs, comme une catégorie de rang spécifique ou subsppécifique.

Chaque nouvel exemple étudié présente ses propres caractéristiques et ne correspond jamais exactement à une situation déjà décrite.

Après la seconde discontinuité, définie par l'apparition des incompatibilités génétiques, s'étend le domaine des espèces complètement isolées, les « bonnes espèces » des anciens auteurs, caractérisées par une interstérilité totale, naturelle et expérimentale, et en particulier par la stérilité totale des hybrides de première génération qui pourraient éventuellement voir le jour. Dans ce domaine, se retrouvent, en plus de l'espèce (on pourrait dire classique), des entités qui sont des regroupements des espèces de rang inférieur du domaine précédent, telles que la *superspecies* (MAYR) ou l'*ultraspecies* (KIRIAKOFF), ensemble des espèces apparentées, vicariantes ou sympatriques. Toutes correspondent à des systèmes génétiques clos.

Quelle est la place des deux exemples étudiés dans ce tableau et par rapport à la double discontinuité ?

1) *malvae-malvoides*.

Les barrières d'incompatibilité parentales sont importantes et se manifestent à plusieurs niveaux :

- décalage des générations en plaine;
- différences écologiques non négligeables;
- différences anatomiques dans les genitalia entraînant une interstérilité partielle dans la mesure où l'hybridation serait à sens unique.

L'hybridation naturelle est très localisée mais, dans les zones où elle se manifeste, elle est importante; la composition des populations hybrides laisse supposer que les hybrides sont fertiles entre eux et avec les espèces parentes (dans la mesure où la conformation anatomique permet la copulation).

La proportion très importante d'hybrides dans certaines populations ne permet pas de l'assimiler sans réserve à un phénomène de type introgressif, du moins au sens strict où l'a défini ANDERSON. D'autre part, l'étroitesse de la zone de transition, l'instabilité apparente de celle-ci, ne permettent pas non plus d'y voir une zone d'intergradation secondaire classique.

Compte tenu de la localisation assez étroite des zones d'hybridation que l'on peut, la plupart du temps, mettre en rapport avec des perturbations des conditions écologiques, dans des populations clairsemées et d'effectif faible, nous pensons que *malvae* et *malvoides* constituent deux espèces distinctes, entre lesquelles les barrières d'incompatibilité parentale sont suffisamment développées pour que, dans des conditions « naturelles » non perturbées, l'isolement soit quasi-total. Cependant, lorsque ces barrières viennent à tomber, aucune barrière d'ordre génétique ne vient freiner le brassage dans les populations mixtes et hétérogènes. On peut penser, pour *malvae* et *malvoides*, à la notion de *quasi-species* de SCHILDER ou à celle, très voisine d'ailleurs, de *semi-species* (LORKOVIČ). Il est possible d'envisager l'existence d'une super-espèce *Pyrgus malvae* (au sens de MAYR), qui regrouperait non seulement les deux entités *malvae* et *malvoides* mais aussi les deux entités du Moyen-Orient *melotis* et *ponticus*, ainsi que la forme extrême-orientale *asiaeclara*.

2) *carlinae-cirsii*.

Entre ces deux formes, les barrières d'incompatibilité parentale sont surtout d'ordre écologique et topographique. Les obstacles naturels jouent un rôle prépondérant dans la séparation de *carlinae* et *cirsii* au niveau du contact.

L'hybridation semble bien, ici aussi, être unilatérale ($\text{♀ } cirsii \times \text{♂ } carlinae$), mais la signification est tout à fait différente du cas *malvae-malvoides*.

Le taux d'hybridation dans les populations du contact est assez élevé (mais moins que dans l'exemple précédent) et plaide aussi en faveur de la fertilité des hybrides. Sa constance dans l'ensemble des populations observées évoque un certain état d'équilibre dont nous avons donné, dans un travail antérieur, deux interprétations différentes. Il pourrait résulter :

— d'une hybridation actuelle régulière ou sporadique, situation qui, selon MAYR, est tout à fait possible, mais qui dans le cas présent, est difficilement envisageable pour certaines populations très isolées;

— de la stabilisation, par la sélection naturelle, d'un génodème très hétérogène, constitué à la suite d'une hybridation antérieure, peut être relativement lointaine. Dans cette hypothèse, l'isolement reproducteur entre *carlinae* et *cirsii* serait actuellement quasi-total.

Quelle que soit l'hypothèse adoptée, *carlinae* et *cirsii* constituent un exemple caractéristique d'une super-espèce (au sens de MAYR), constituée de deux espèces, ou *prospecies* (BIRULA), dont le degré de différenciation serait peut-être plus avancé que le cas de *malvae* et *malvoides*, si l'on en juge par le taux d'hybridation naturelle.

BIBLIOGRAPHIE

1952. ALBERTI (B.). — Wie weit geht *Pyrgus malvoides* Elw. et Edw. im Inntal abwärts. *Ent. Zeit. Stuttgart*, 61, 187-188.
1955. ALBERTI (B.). — Eine neue vikariante der *Pyrgus malvae* L. Grupp. Lep. Hesperidae. *Zeit. Wien Ent. Gesel.*, 40, 45-46.

1956. ALBERTI (B.). — Zu Frage der Bastard Bildung zwischen *Pyrgus malvae* L. und *malvoides* Elw. et Edw. Lep. Hesperidae., *Zeit. Wien Ent. Gesel.*, 41, 301-306.
1949. AMADON (D.). — The seventy-five per cent rule for subspecies. *Condor*, 51, 250-258.
1949. ANDERSON (F.). — Introgressive hybridization. John Wiley and Son, New York.
1938. ANDERSON (E.) et HUBRICHT (L.). — Hybridization in *Tradescantia*. III Evidence for introgressive hybridization. *Amer. J. Bot.*, 25, 396-402.
1968. ANTHONY (G.S.). — Population structure of *Oneis melissa semidea* (Satyride). *J. Res. Lepidopt.*, 7, 133-148.
1952. BARTH (R.). — Estudos sobre los organos odoriferos de Algune Hesperidae brasileros. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 50, 423-502.
1969. BAZYKIN (A.D.). — Hypothetical mechanism of speciation. *Evolution*, 23, 685-687.
1957. BERNARDI (G.). — Contribution à l'étude des catégories taxonomiques. II. Les Règles internationales de la nomenclature zoologique et la notation des catégories taxonomiques. *Bull. Soc. Ent. France*, 62, 224-249.
1972. BERNARDI (G.). — L'Espèce et ses subdivisions du point de vue de la Taxonomie Evolutive. *Proceed. XIIIth Congr. Ent.*, 113.
1948. BERNARDI (G.), HERBULOT (C.) et PICARD (J.). — Liste des Grypocères et des Rhopalocères de la faune française conforme aux règles internationales de la nomenclature. *Rev. Fr. Lépidotp.*, XI, 377-384.
1960. BIGGER (T.R.L.). — Chromosome number in Lepidoptera. Parts I et II. *Ent. Gaz.*, 11, 149-152 et 12, 85-89.
1953. BOCQUET (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* Fabr. (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, 187-450.
1970. BOCQUET (C.). — Les problèmes des formes apparentées à distribution contiguë. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 95, 517-526.
1972. BOCQUET (C.). — Titres et Travaux scientifiques. Paris.
1969. BOCQUET (C.) et SOLIGNAC (M.). — Etude des hybrides expérimentaux entre *Jaera (albifrons) albifrons* et *Jaera (albifrons) praehirsuta* (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 110, 435-452.
1953. BOURGOGNE (J.). — *Melitaea athalia athalia* Rot., *M. athalia helvetica* Ruhl (*pseudathalia* Rev.) en France. Etude biogéographique. Lep. Nymphalides. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 72, 131-176.
- 1952a. BROWER (L.P.). — Speciation in Butterflies of the *Papilio glaucus* group. I. Morphological relationship and hybridization. *Evolution*, 13, 40-63.
- 1952b. BROWER (L.P.). — Speciation in Butterflies of the *Papilio glaucus* group. II. Ecological relationship and interpecific sexual behaviour. *Evolution*, 13, 212-228.
1965. BROWER (L.P.) et JONES (M.A.). — Precourtship interaction of wing and abdominal sexe gland in male *Danaus* butterflies. *Proc. Roy. ent. Soc. London*, 40, 147-150.

1953. BROWN (M.F.). — Subspecies of *Oneis alberta* (Lep. Satyridae). *Amer. Mus. Novitates*, 1626, 1-21.
1955. BROWN (M.F.). — Studies of Nearctic *Coenonympha tullia* Rhopalocera Satyridae. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 105, 361-409.
- 1970a. BRUSSARD (P.F.) et EHRLICH (P.R.). — Adult behaviour and population structure in *Erebia epipsodea* Lep. Satyridae. *Ecology*, 51, 880-885.
- 1970b. BRUSSARD (P.F.) et EHRLICH (P.R.). — The population structure of *Erebia epipsodea* (Lep. Satyrinae). *Ecology*, 51, 119-129.
1963. CADEL (G.) et GILLOT (J.C.). — Feuille de Briançon (XXXV-36). In : Documents pour la carte de la Végétation des Alpes. T. 1. Laboratoire de Biologie Végétale de Grenoble et du Lautaret.
1918. CHAPMAN (T.A.). — The Genus *Hesperia*. *Entomologist's Record*, London, 30, 1-8 et 24-28.
1955. CLARKE (G.A.) et SHEPPARD (P.M.). — The breeding in captivity of the hybrids *Papilio rutulus* ♀ — *P. glaucus*. *Lepidopterist News*, 9, 46-48.
1957. CLARKE (G.A.) et SHEPPARD (P.M.). — The breeding in captivity of the hybrid *Papilio glaucus* ♀ X *P. eurymedon* ♂. *Lepidopterist News*, 11, 201-205.
1969. COLLESS (D.H.). — The relationship of evolutionary theory to phenetic taxonomy. *Evolution*, 23, 721-722.
1959. COLLIER (A.E.). — Some light of the genetics of *Pyrgus malvae* L. ab. taras Bergstr. *Ent. Rec.*, 71, 203.
1950. COMSTOC (W.P.) et BROWN (F.M.). — Geographical variation of subspecies in *Heliconius charitonius* L. (Lep. Nymphalidae). *Amer. Mus. Nov.*, 1467, 21.
1952. COMSTOC (W.P.) et BROWN (F.N.). — Some biometrics of *Heliconius charitonius* L. (Lepid. Nymphalidae). *Amer. Mus. Nov.*, 1574, 3-53.
1956. COUSIN (G.). — Biométrie et définition de morphologie quantitative des espèces et de leurs hybrides. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 80, 389-465.
1969. COUSIN (G.). — Considérations sur l'isolement géographique de quelques Gryllidés et leur identification biotypologique, l'ancienneté probable de leur spéciation et le maintien de leurs affinités génétiques. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 45, 389-394.
1949. DEEVEY (E.S.). — Biogeography of the Pleistocene. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 60, 1315-1416.
1949. DOWDESWELL (W.H.) et FORD (E.B.). — The quantitative study of populations in the Lepidoptera. II. *Maniola jurtina*. *Heredity*, 3, 67-84.
1940. DOWDESWELL (W.H.), FISHER (R.A.) et FORD (E.B.). — The quantitative study of populations in the Lepidoptera. I. *Polyommatus icarus* Rott. *Ann. Eug.*, 10, 123-136.
1952. DOWDESWELL (W.H.) et FORD (E.B.). — The distribution of spot number as an index of geographical variation in the butterfly *Maniola jurtina* (Lep. Satyrinae). *Heredity*, 6, 99-109.
1955. DOWDESWELL (W.H.) et FORD (E.B.). — Ecological genetics of *Maniola jurtina* on the isles of Scilly. *Heredity*, 9, 265-272.

1965. DUPRAW (E.J.). — Non Linnean taxonomy and the systematics of Honey bees. *Systematic Zool.*, 14, 1-24.
1964. DUSAUSSOY (G.) et DELPLANQUE (A.). — Elevage de *Pieris brassicae* L. en toute saison. Accouplement et ponte en conditions artificielles. *Rev. Path. Veget. Ent. Fr.*, 43, 119-134.
1955. EHRLICH (P.R.). — The distribution and subspeciation of *Erebia epipsodea* Butler (Lep. Satyridae). *Univ. Kaus. Sc. Bull.*, 37, 175-194.
1961. EHRLICH (P.R.). — Intrinsic barrier to dispersal in checker spot butterfly. *Science*, 134, 108-109.
1965. EHRLICH (P.R.). — The population biology of the butterfly *Euphidrias editha* II. The structure of the Jaspers Ridge colony. *Evolution*, 19, 327-336.
1949. EVANS (B.W.H.). — A catalogue of the Hesperidae from Europe Asia and Australia in the British Museum. London.
1972. FARRIS (J.S.). — Estimating of the phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Natur.*, 106, 645-668.
1968. FICKEN (M.S.) et FICKEN (R.W.). — Reproduction isolating mechanism in the blue winged warbler-golden winged warbler complex. *Evolution*, 22, 166-179.
- 1937-1938. FISHER (R.A.). — The statistical utilisation of multiple measurement. *Ann. Eugenetic*, 8, 376-386.
1947. FLINT (R.F.). — Glacial geology and the pleistocen epoch. New-York an London.
1952. FUKUDA (S.). — Function of pupal brain and suboesophageal ganglion in the production of non diapause et diapause eggs in the silkworm. *Annot. Zool. Japan*, 25, 149.
1941. FURON (R.). — La Paléographie. Payot, Paris, 350 pp., 136 fig.
1958. FURON (R.). — Cause de la répartition des êtres vivants. Paléogéographie. Biogéographie dynamique. Masson, Paris.
1972. GENOWAY (H.H.) et CHOATE (J.R.). — A multivariate analysis of systematic relationship among population of the short tailed screw (genus *Blarina*), in Nebraska. *Systematic Zool.*, 21, 106-116.
1962. GERY (J.). — Le problème de la sous-espèce et de sa définition statistique à propos du coefficient de Mayr-Linsley-Usinger. *Vie et Milieu*, 13, 521-542.
1962. GUILLAUMIN (M.). — Etude des formes intermédiaires entre *Pyrgus malvae* L. et *P. malvoidea* Elw. et Edw. (Lep. Hesperidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67, 166-173.
- 1963 a. GUILLAUMIN (M.). — Le complexe odoriférant de *Pyrgus malvae* L. (Lep. Hesperidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 68, 128-136.
- 1963 b. GUILLAUMIN (M.). — Les hybrides naturels de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsi* Rbr. (Lep. Hesperidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 83, 600-603.
1964. GUILLAUMIN (M.). — Les espèces françaises du genre *Pyrgus* Rbr. avec clé de détermination d'après l'armure génitale des mâles. *Alexandor*, 3, 293-305.

1966. GUILLAUMIN (M.). — Détermination des femelles du genre *Pyrgus* (espèces françaises) d'après les caractéristiques de leurs genitalia. *Alexanor*, 4, 293-302.
1968. GUILLAUMIN (M.). — Méthode d'étude du revêtement écailleux et de la coloration des ailes chez les Lépidoptères. *Alexanor*, 5, 269-275.
1971. GUILLAUMIN (M.). — Etude de la variabilité morphologique et biométrique des populations naturelles de *Pyrgus malvae* L. et *P. malvoides* Elw. et Edw. dans leur zone de contact (Lep. Hesperiiidae). Discussion sur les rapports taxonomiques entre les deux formes. *Vie et Milieu*, 21, 91-151.
- 1972 a. 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. Hesperiiidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, 465-488.
- 1972 b. GUILLAUMIN (M.). — Etude biométrique des populations naturelles de *P. carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperiiidae). 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.
- 1973 a. GUILLAUMIN (M.). — Le contact entre *Pyrgus carlinae* et *P. cirsii* (Lep. Hesperiiidae) dans la Vallée de la Durance. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 114, 5-57.
- 1973 b. GUILLAUMIN (M.). — Essai de reconstitution du « Schéma évolutif » de la super-espèce. *Pyrgus carlinae* Rbr. (Lep. Hesperiiidae) à partir de l'analyse biométrique des populations hybrides naturelles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 114, 667-681.
1974. GUILLAUMIN (M.) et LEFEBVRE (J.). — Etude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperiiidae). II. Utilisation du D² de Mahalanobis dans l'analyse et la classification des populations naturelles. *Arch. Biol.* (sous presse).
1965. HENNIG (W.). — Phylogenetic Systematics. *Ann. Rev. Ent.*, 10, 97-116.
1964. HIERNAX (J.). — La mesure de la différence morphologique entre deux populations pour un ensemble de variables. *Anthropologie, Fr.*, 68, 559-567.
1965. HIERNAX (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.
1969. JARDINE (N.), VAN RIJSBERGEN (C.J.) et JARDINE (C.J.). — Evolutionary rates the interference of evolutionary trees forms. *Nature*, 224, 185.
1972. JONG (R. DE). — Systematic and geographic history of the genus *Pyrgus* in the palearctic region (Lep. Hesperiiidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 115, 1-121.
1951. KAUFFMANN (G.). — Die Hesperiiidae der Schweiz Rassenanalytische Benner Kunzen uter werbreitung und formen deisen Familie. *Mitt. Schweiz Ent. Gesel.*, 24, 329-376.
- 1954 a. KAUFFMANN (G.). — Razze de *Pyrgus carlinae* Rbr. in Italia con Alcune note complementari sulla specie (Lepid. Hesperiiidae). *Boll. Soc. ent. Italia*, 84, 137-142.

- 1954 b. KAUFFMANN (G.). — Ein neues Bestimmungsmerkmal auf der Oberseite von *Pyrgus* (A) *cirsii* Rambur 1840 (Lepid. Hesperiiidae). *Mitt. Entom. Gesel.*, 4, 1-3.
- 1954 c. KAUFFMANN (G.). — Beobachtung über die ersten Stände einiger alpiner *Pyrginae*. *Zeit. Wiener Ent. Gesel.*, 39, 23-28.
1955. KAUFFMANN (G.). — Nochmals uber *Pyrgus malvae* L. *malvoides* Elw. et Edw. in Nordtirol (Lepid. Hesperiiidae). Genital anatomischer Beitrage. *Mitt. Münch Ent. Ges.*, 44-45, 479-485.
1948. KIRIAKOFF (S.G.). — La taxonomie des espèces jointives. *Bull. ann. Soc.: R. Ent. Belgique*, 84 pp.
1950. KIRIAKOFF (S.G.). — Remarque concernant deux aberrations de *Pyrgus carlinae* Rbr. (Lep. Hesperiiidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges. Berne*, 23, 67-69.
1952. KIRIAKOFF (S.G.). — L'usage des catégories taxonomiques intermédiaires dans la classification phylogénique des Lépidoptères. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 83, 87-106.
1956. KIRIAKOFF (S.G.). — La taxonomie, la biogéographie et la loi de Vavilov. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 87, 187-210.
1969. LAMOTTE (M.). — Le cheminement vers la compréhension du problème de l'espèce. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 94, 507-516.
1971. LEBART (L.), et FENELON (J.P.). — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris.
1965. LEDERMANN (S.). — Analyse multivariate et applications. *Cours du 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.), BOITARD (M.), WIMITZKY (M.). — STAPB. Programmes de calculs statistiques multidimensionnels. *Publ. Département de Génétique animale*, Jouy-en-Josas.
1969. LEQUESNE (W.J.). A method of selection of characters in numerical taxonomy. *Systematic Zool.*, 18, 185-200.
- 1923-1935. LHOMME (L.). — Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique. Vol. I. Léon Lhomme éd., Paris.
1953. LINDROTH (C.). — Influence of Pleistocene climat change on the insect fauna of Northern Europa. *Trans. IXth intern. Congr. Ent.*, 2, 145-153.
1947. LORKOVIČ (Z.). — Modes artificiels d'accouplement des Papillons (en croate, avec résumé français). *Bernod. Biol. Soc. Sc. nat. Croat*, 11 B, 86-98.
1953. LORKOVIČ (Z.). — Spezifische, Semispezifische und Rassische differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. *Trav. Inst. Biol. exp. Acad. Yougoslave*, 11 et 12, 163-224.
1954. LORKOVIČ (Z.). — L'accouplement artificiel chez les Lépidoptères et son application dans les recherches sur la fonction de l'appareil génital des Insectes. *Rev. Franç. Lépid.*, 14, 138-139.

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.
1968. MANI (M.S.). — Ecology and biogeography of high altitude Insects. DR. W. JUNK N.V. Publisher. The Hague.
1942. MAYR (E.). — Systematics and the origin of species. Dover publications, New York.
1957. MAYR (E.). — Species concepts and definitions, in the species problem. (Mayr édit.). *Amer. Ass. adv. Sc.*, Washington.
1963. MAYR (E.). — Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
1969. MAYR (E.). — Principle of systematic zoology. McGraw Hill.
1967. MORRISON (D.F.). — Multivariate statistical methods. McGraw Hill book Co.
1948. PAČLT (J.) et SMELHAUS (J.). — Revizia ceskoslovenských Sumracnikov (Revision of the Hesperidae occurring in Tchékoslovaquie). *Prirodovedny Shornik*, **III**, 201-224.
1926. PEARSON (K.). — On the coefficient of racial likeness. *Biometrics*, **18**, 105.
1954. PEARSON (K.). — Tables for statistician and biometricians. Part II. Cambridge Univ. Press, I-CCI et 1-262.
1945. PENROSE (L.S.). — Some notes on discrimination. *Ann. Eugenics*, **13**, 228-237.
1954. PENROSE (L.S.). — Distance, size and Shape. *Ann. Eugenics*, **18**, 337-343.
1955. PETERSEN (B.). — Geographische variation von *Pieris (napī) bryoniae* durch bastardierung mit *Pieris napi*. *Zool. Bidr.*, 30 pp.
1958. PETIT (C.). — Le déterminisme génétique et psychophysiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. Paris*, **92**, 248-329.
1945. PICARD (J.). — Détermination des espèces françaises du genre *Pyrgus* Hebnér, *Spialia* Swinhoe et *Muschampia* Tutt. *Miscell. Entomologica*, **42**, 1-7.
1947. PICARD (J.). — Identification des *Pyrgus* français. *Rev. fr. Lépidopt.*, **11**, 202-205.
- 1948 a. PICARD (J.). — *Pyrgus (Pyrgus) malvae* L. *Rev. fr. Lépidopt.*, **XI**, 272-283.
- 1948 b. PICARD (J.). — Les Hesperidae du département du Gard, d'après les chasses de R. GAILLARD. *Lambillionea*, **43**, 25-43.
- 1950 a. PICARD (J.). — *Pyrgus carlinae* Rbr. et sa sous-espèce *cirsiī* Rbr. *Lambillionea*, **5-6**, 53-58.
- 1950 b. PICARD (J.). — Nouvelle note sur *Pyrgus (Pyrgus) malvae* L. *Rev. fr. Lépidopt.*, **12**, 241-245.
1926. PICTET (A.). — Localisation dans une région du Parc National suisse d'une race constante de papillons exclusivement composée d'hybrides. *Rev. suisse Zool.*, **33**, 399-404.

1933. PICTET (A.). — Sur les populations hybridées de Lépidoptères dans la zone de contact entre les habitats de deux races génétiques d'après des recherches au Parc National Suisse. *Ve Congr. Intern. Ent.*, Paris, 124.
1955. PRÖSE (H.). — Ein Betrachtung zum *Pyrgus malvae malvoides* Problem als Beispiel Taxonomischer Grenzfälle (Lep. Hesper.). *Deutsche ent. Zeit.*, **2**, 185-190.
1972. PRUNUS (C.) et LEFEBVRE (J.). — L'analyse canonique appliquée à l'étude de la systématique évolutive chez l'isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman. *Arch. Zool. exp. gén.*, **112**, 792-804.
- 1837-1842. RAMBUR (P.). — Faune entomologique d'Andalousie. Arthur Bertrand Lib. édit., Paris.
1948. RAND (A.L.). — Glaciation an isolating factor in speciation. *Evolution*, **2**, 314-321.
1952. RAO (C.R.). — Advanced statistical methods in biometric research. John Wiley and Son, New York.
- 1969 a. REES (J.W.). — Morphologic variation in the cranium and mandible of the white tailed deer (*Odocoileus virginianus*). A comparative study of geographical and four biological distances. *J. morphology*, **128**, 95-112.
- 1969 b. REES (J.W.). — Morphological variation in the mandible of the white tailed deer (*Odocoileus virginianus*). A study of population skeletal by principal component and canonical analysis. *J. Morphology*, **128**, 113-130.
1970. REES (J.W.). — A multivariate morphometric analysis of divergence in skull morphology among geographically contiguous and isolated groups of white tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Michigan. *Evolution*, **24**, 220-229.
1910. REVERDIN (J.). — Note sur l'armure génitale mâle de quelques Hesperides paléarctiques. *Bull. Soc. Lépidopt. Genève*, **2**, 1-14.
1919. RIGHTMIRE (G.P.). — On the computation of the generalized distance D_2 . *Amer. J. Phys. Anthropol.*, **3**, 157-160.
1971. ROBINSON (R.). — Lepidoptera genetics. Pergamon Press.
1969. ROELOFS (W.L.) et COMEAU (A.). — Sex pheromones specificity and evolutionary aspect in Lepidoptera. *Science*, **165**, 398-400.
1970. ROELOFS (W.L.). — Lepidoptera sex attractant discovered by field screening tests. *J. econ. Entom.*, **63**, 969-974.
1966. ROUVIER (R.). — L'analyse en composantes principales : son utilisation en génétique et ses rapports avec l'analyse discriminatoire. *Biometrics*, **22**, 343-357.
1964. SAUTER (W.). — Tabellen zur Bestimmung schweizerischer Hesperiden. *Mitt. Ent. Gesel. Basel*, **14**, 139-151.
1969. SCHWEIGER (H.). — Gebirgesystem als zentren der Artbildung. *Deutsch. ent. Z.*, **16**, 159-174.
1951. SHEPPARD (P.M.). — A quantitative study of two populations of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity*, **5**, 349-378.
1965. SHEPPARD (P.M.). — Experimental studies on microevolution in populations of the Lepidoptera. *Proc. 12th Congr. Ent.*, 268.

1963. SHORT (L.L.). — Hybridization in the wood warbler *Vermivora pinus*, V. chrysoptera. *Proc. XIIIth. Intern. Ornithol. Congr.*, 147-160.
1969. SHORT (L.L.). — « Isolating mechanisms » in the blue winged warbler-golden winged warbler complex. *Evolution*, 23, 355-356.
1961. SICHEL (G.). — Sottospecies de *Pyrgus malvoides* Elw. et Edw. in Italia. *Boll. Zool.*, 28, 196.
- 1962a. SICHEL (G.). — Contributo alla conoscenza del genere *Pyrgus*. Le species del « gruppo malvae » con particolare riguardo alla origine et evolutione. *Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 14, 1-27.
- 1962b. SICHEL (G.). — Il differenziamento subspecifico di *Pyrgus malvoides* Elw. Edw. nel suo areale. *Boll. Soc. Entom., Ital.*, 92, 38-44.
1967. SNEATH (P.H.A.). — Trend surface analysis of transformation grids. *J. Zool.*, 151, 65-122.
1961. SOKAL (R.R.). — Distance as a mesure of taxonomic similarity. *Syst. Zool.*, 10, 70-79.
1969. SOKAL (R.R.) et ROHLF (E.J.). *Biometry*. 1 vol. texte, 1 vol. tables, W.F. Freeman and Co.
1970. SOKAL (R.R.) et CROVELLO (T.J.). — The biological species concept : a critical evaluation. *Amer. Natur.*, 104, 127, 153.
- 1969a. SOLIGNAC (M.). — Distribution, sympatrie et hybridation naturelle chez la super-espèce *Jaera albifrons* Leach (Isopodes Asellotes). *C.R. Acad. Sc.*, 268, 1610-1612.
- 1969b. SOLIGNAC (M.). — Hybridation introgressive dans la population complexe de *Jaera albifrons* de Luc-sur-Mer. *Arch. Zool. exp. gén.*, 110, 629-652.
1950. STEBBINS (G.L.). — Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York, 643 pp.
1952. TEISSIER (G.). — Dynamique des populations et taxonomie. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 83, 23-44.
1955. TEISSIER (G.). — Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maia squinado*. *C.R. Acad. Sc.*, 240, 364-366.
- 1958a. TEISSIER (G.). — Détermination a posteriori de la grandeur de référence dans l'étude des phénomènes d'allométrie. *Proceed. XVth Intern. Congr. Zool.*, 1-3.
- 1958b. TEISSIER (G.). — Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Gén.*, 1, 2-11.
1962. TEISSIER (G.). — Enchaînement des générations et évolution. *Scientia*, 6e série, 56e année, 1-7.
1970. TINTANT (H.). — L'espèce et le Temps. Point de vue du paléontologiste. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 94, 555-576.
1963. TURNER (J.R.G.). — A quantitative study of a Welsh colony of the large heath butterfly *Coenonympha tullia* Müller (Lep.). *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, 38, 101-112.
1971. TURNER (J.R.C.). — Two thousand generations of hybridization in *Heliconius* butterfly. *Evolution*, 25, 471-482.

1972. VASICEK (Z.) et JICIM (R.). — The problem of similarity of shape. *System. Zool.*, 21, 91-96.
1940. VERITY (R.). — Le farfale diurne d'Italia. Firenze.
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 Hesperii (European species) (Lep. Hesp.). *Trans. ent. Soc., London*, 74, 1-170.
1936. WARREN (B.C.S.). — Monograph of the genus *Erebia*. London. I-VII et 1-407, 104 pl.
1966. WARREN (C.S.). — *Pyrgus malvae asiaeclara*. *Entomologist's Record*, 78, 173-174.
1971. WILKINSON (C.). — Note on a numerical analysis of *Agrodrepana marilo* Wilkinson and related species (Drepanidae Lepidoptera). *Pacific Insects*, 13, 329-332.
1966. WILTSHIRE (E.P.) et Bros (E. de). — *Pyrgus malvae* L. et *malvoides* Elw. et Edw. Y-a-t-il une zone de contact à la frontière Vaud-Valais en Suisse ? *Mitt. Ent. Gesel. Basel*, 16, 110-122.