



**HAL**  
open science

**ÉTUDE 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. HesperIIDae) Discussion sur les  
rapports taxonomiques entre ces deux formes**

M. Guillaumin

► **To cite this version:**

M. Guillaumin. ÉTUDE 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. HesperIIDae) Discussion sur les rapports taxonomiques entre ces deux formes. Vie et Milieu , 1971, pp.91-151. hal-02966641

**HAL Id: hal-02966641**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966641v1>**

Submitted on 14 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉTUDE 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. HesperIIDae)**

**Discussion sur les rapports taxonomiques  
entre ces deux formes**

par M. GUILLAUMIN

Université scientifique Paris VI, Laboratoire de Zoologie, Paris 5<sup>e</sup>

**SOMMAIRE**

Parmi les Rhopalocères, le genre *Pyrgus* est l'un de ceux dont la systématique est des plus délicates. Les quelque quinze espèces que comporte la faune française montrent des caractéristiques de faciès extrêmement semblables; leur détermination précise demande souvent l'examen des armures génitales. De plus, le statut taxonomique de certaines formes n'est pas absolument défini. C'est le cas en particulier de *malvae* et *malvoides* ainsi que des autres formes (asiatiques celles-là) qui composent le « groupe *malvae* ». Les nombreux travaux qu'elles ont suscités montrent assez l'intérêt du problème.

Jusqu'à ces dernières années les auteurs s'accordaient pour reconnaître dans le groupe de *P. malvae* quatre formes principales :

- malvae* L. (1758) Eurosibérien
- malvoides* Elw. edw. (1898) du sud-ouest de l'Europe
- melotis* Boisduval (1842) Asie mineure (Palestine)
- ponticus* Reverdin (1914) de la région pontique.

Tout récemment WARREN (1966) a montré l'existence d'une cinquième forme sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Les relations taxonomiques entre les quatre formes précitées ont été l'objet de discussions entre les spécialistes. D'abord décrites chacune comme une « bonne espèce » elles forment un groupe assez homogène pour que WARREN (1926), se basant sur la structure des genitalia des mâles, les réunisse en un sous-genre : *Hemiteleomorpha* (Warren). Les quatre espèces présentent pratiquement les mêmes caractéristiques extérieures, le même habitus; les différences observables sont minimales et très inconstantes. Par contre, la structure des genitalia, en particulier des mâles, montre de l'une à l'autre des différences caractéristiques.

Le statut spécifique de *malvae*, *malvoides*, *melotis* et *ponticus* fut maintenu et admis de façon unanime jusqu'à ce que VÉRITY (1934), constatant la non-cohabitation des deux formes occidentales (*malvae* et *malvoides*), considère ces dernières comme deux sous-espèces ou plus précisément comme deux « exerges » d'une même espèce. L'exerge, rappelons le, est un ensemble de formes vicariantes parfaitement interfertiles entre elles.

PICARD (1948-50) analyse avec plus de détails les rapports de *malvae* et *malvoides* en France; il précise les répartitions respectives des deux formes, définit leur ligne de séparation qui coupe la France suivant un tracé est-ouest. Il recherche les localités communes, les points de cohabitation et l'existence d'hybrides; il constate en effet que dans la région de Clermont-Ferrand (P.-de-D.) « la proportion d'intermédiaires est telle qu'il est très difficile de trouver des armures génitales parfaitement typiques de l'une ou de l'autre forme ». L'hypothèse de VÉRITY se trouve donc confirmée, *malvae* et *malvoides* appartiennent à la même unité spécifique.

Dans le même travail, PICARD envisage le cas de *melotis* et de *ponticus*; il constate en révisant leur distribution géographique, une ligne de confrontation dans le Taurus, un couple d'individus provenant de cette région présente des caractères nettement intermédiaires (1958) ce qui laisserait supposer qu'il en est de ces deux formes comme des deux précédentes; *melotis* et *ponticus* appartiendraient à la même espèce. D'autre part *malvae* et *ponticus* présentent une frontière commune en Anatolie du nord, à Amassya, et il existe dans les collections du Muséum un individu de *ponticus* dont les genitalia montrent quelques caractéristiques qui en font un intermédiaire avec *malvae*. A partir de cet ensemble de faits PICARD réunit les quatre formes en une seule espèce, chacune devenant un exerge de l'espèce *P. malvae*.

De son côté PRÖSE (1955) qui reprit le problème en arrive à la conclusion que *malvae* et *malvoides* ont dépassé le niveau subs spécifique, sans atteindre la spécificité proprement dite et il les considère comme des semi-species au sens de LORKOVIC.

En 1962 SICHEL publie une révision du groupe basée sur un abondant matériel provenant de différents musées et de ses collections personnelles. Prétendant que les formes intermédiaires, si ce sont bien des hybrides, sont très rares, il conclut que les différences observées entre les genitalia des mâles sont « d'ordre spécifique » et que *malvae*, *malvoides*, *ponticus* et *melotis* sont de bonnes espèces. Toutefois, ne voulant pas écarter totalement la possibilité d'une éventuelle hybridation accidentelle, il les réunit en une super-espèce. SICHEL donne une carte de répartition du groupe qui ne diffère pas essentiellement de celle donnée par PICARD, mais deux divergences sont cependant à signaler, l'une portant sur la répartition de *melotis*, l'autre sur celle de *malvae* que SICHEL exclut totalement d'Anatolie alors que sa présence à Amassya est prouvée; cette région pourrait même être une zone d'hybridation entre *malvae* et *ponticus*.

Il convient maintenant d'y ajouter une cinquième entité. En effet, dès 1934, VERITY décrivait *P. malvae asiaeclara* comme une sous-espèce ou une race cantonnée dans l'Asie orientale. De son côté, ALBERTI décrit une nouvelle forme de *P. malvae* qu'il nomme *coreana* et qui, comme son nom l'indique, est particulièrement bien représentée en Corée. Dans une note ultérieure WARREN (1966) s'applique à montrer que ces trois termes ne désignent qu'une seule et même unité taxonomique à laquelle il attribue le nom d'*asiaeclara*, VERITY le trouvant plus approprié que *coreana* qui, bien que s'appliquant à la forme la plus caractéristique, est trop restrictif.

Il ressort du bref exposé ci-dessus que les relations taxonomiques entre les cinq entités formant le « groupe *malvae* » ne sont pas totalement éclaircies malgré les travaux de nombreux chercheurs qui se sont intéressés au problème.

Dans la suite de ce travail nous ne nous intéresserons qu'aux deux formes françaises : *malvae* et *malvoides*. Elles ont d'ailleurs fait l'objet d'études plus ou moins détaillées dans d'autres régions d'Europe occidentale.

KAUFFMANN (1955) étudie les populations du Tyrol et constate que dans les régions où *malvae* et *malvoides* cohabitent, les intermédiaires ou hybrides sont très rares. Ainsi à Innsbrück et dans les environs immédiats on ne trouve, chez les mâles, qu'un seul hybride pour sept *malvoides* et sept *malvae*; les femelles se répartissent en cinq *malvoides* et deux *malvae*. En considérant la région comprise dans un périmètre un peu plus grand autour d'Innsbrück, la proportion d'hybrides n'est pas plus grande, un seul mâle hybride sur douze individus répartis comme suit:

- mâles : cinq *malvoides*, deux *malvae*, un hybride.
- femelles : deux *malvoides*, deux *malvae*.

Les photos des genitalia de ces hybrides montrent d'ailleurs des caractères intermédiaires peu accusés, ils sont plus près du type *malvoides*. Les conclusions de KAUFFMANN ne sont donc pas en plein accord avec celles de PICARD et, pour concilier les deux points de vue il faudrait admettre que le taux d'hybridation n'est pas le même en France et en Autriche. Ces populations seraient parfaitement interfertiles dans une partie de leur aire de répartition et quasi interstériles dans une autre partie. Des exemples de telles situations ont déjà été décrits notamment chez les Piérides (*Pieris bryoniae*) et correspondent à un cas de vice-species au sens d'AVINOV (1913).

Nous avons vu que PRÖSE (1955) s'appuie sur cette interstérilité partielle pour en faire des semi-species.

ALBERTI (1956) signale une nouvelle zone d'hybridation près de Trieste; trois mâles provenant de cette région ont des genitalia présentant des caractéristiques intermédiaires en particulier sur l'uncus, le style et les apophyses du gnathos. On ne possède cependant aucune indication sur le reste de la population d'où proviennent ces hybrides.

De mon côté, en examinant le matériel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris provenant du Massif Central et, en général, de la zone de contact en France, je n'ai pas retrouvé avec autant d'évidence la forte proportion d'hybrides signalée par PICARD, du moins en ce qui concerne les formes intermédiaires nettes, par contre j'ai montré la présence d'intermédiaires dans le Lot, région de Thedirac et Ganic. Dans le même travail (1962) j'ai également interprété comme hybrides des femelles dont la plaque génitale montrait une structure intermédiaire entre *malvae* et *malvoides* alors que KAUFFMANN (1955) considère qu'on ne peut rien conclure sur les femelles en raison de la variabilité de la plaque de *malvae*.

En résumé, la présence de formes intermédiaires, des deux sexes, entre *malvae* et *malvoides*, localisées uniquement le long de la zone de contact, qui, sans être très abondantes ne sont pas « rarissimes », du moins en première analyse, laisse supposer l'existence d'un taux d'hybridation naturelle non négligeable incompatible avec le statut de « bonnes espèces » attribué à ces deux formes par SICHEL. Le problème méritait d'être repris.

On est en droit d'attendre de l'étude détaillée de la zone de contact une série d'informations qui permettrait notamment :

- de déceler la présence d'éventuels hybrides naturels et, dans une certaine mesure, d'évaluer le taux d'interfertilité naturelle;
- de préciser les rapports taxonomiques entre les deux formes et de les situer par rapport à la discontinuité spécifique;
- de préciser les facteurs locaux d'isolement et les éléments déterminant la stabilité ou les fluctuations de la zone de contact.

La tâche m'a été facilitée grâce à la collaboration de mes collègues MM. R. BERRARD, R. BLANCHARD, H. DESCIMON, J. FAIN, P. GINIBRE, L. PLATEAUX, qui m'ont aimablement communiqué des exemplaires de leur collection, m'ont récolté tout spécialement du matériel et m'ont fait bénéficier de leurs conseils et suggestions. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

## I. — CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES DES POPULATIONS PURES DE *MALVAE* ET DE *MALVOIDES*

Il pourrait paraître superflu de revenir sur les différences entre *malvae* et *malvoides*. Les caractères externes et la structure des genitalia ont été décrits à maintes reprises; cependant pour définir avec précision les formes intermédiaires et pouvoir porter un jugement sur le caractère hybride ou non de telle forme, il est indispensable de connaître la marge de variabilité, dans les populations supposées pures, de chacune des deux formes. Cette étude qui a porté sur plus de deux cents exemplaires essentiellement de France a été surtout orientée vers la définition d'indices morphométriques relatifs à diverses structures de genitalia. Elle a permis, en outre, de préciser la structure de la plaque sous génitale des femelles et de définir de façon plus concise les formes intermédiaires.

*Remarque* : par population nous entendons l'ensemble des individus vivants dans un biotope donné et correspondant à une unité de reproduction panmictique au sens défini par LAMOTTE (1951) à propos des colonies de *Cepea nemoralis*.

Il ne nous a pas toujours été possible d'avoir un échantillon satisfaisant, c'est-à-dire assez abondant, pour que son étude biométrique soit statistiquement significative, des populations de toutes les localités; cela en raison de leur très faible effectif. Les seules localités qui aient fourni un échantillon acceptable (pour les mâles seulement d'ailleurs) sont Corbeil (Forêt de Rougeau), Crampagna (Ariège), Chaudfour et Ternant (P. de D.). Les petits échantillons et les individus isolés ont cependant été pris en considération.

### A. — CARACTÈRES EXTERNES — HABITUS.

#### *Coloration, dessins alaires.*

*Malvae* et *malvoides* ont un faciès extrêmement semblable, à tel point que REVERDIN (1916) renonce à trouver un caractère dis-

tinctif constant; c'est d'ailleurs à cette position que finissent par se ranger tous les spécialistes du groupe. Cependant WARREN (1926) propose une série de quatre caractères, chacun étant variable et inconstant mais dont l'ensemble permet de distinguer plus ou moins les deux formes.

*P. malvae**P. malvoides*

Série submarginale du dessus des ailes antérieures normalement visible et assez distincte, cependant à contours peu précis.

Série submarginale du dessus des ailes antérieures absente.

Palpes vus de dessous gris sombre. Massue des antennes, vues de front, presque noire.

Palpes vus de dessous gris blanc. Massue des antennes, vues de front, brun doré.

Couleur de fond du revers des ailes postérieures brun jaunâtre variant au rougeâtre.

Couleur de fond du revers des ailes postérieures brun rougeâtre variant au jaunâtre.

Seul le premier caractère présente un certain intérêt, quant au dernier il n'est d'aucune utilité. La coloration de fond du revers des ailes postérieures est très variable même à l'intérieur d'une même population, d'autre part elle s'altère très vite chez les animaux quelque peu défraîchis. VERITY l'a cependant largement utilisée pour la définition des races locales ou saisonnières.

Devant la quasi impossibilité de distinguer avec certitude sur le seul vu des caractères externes *malvae* et *malvoides*, il n'est évidemment pas question de chercher à distinguer des intermédiaires.

*Taille.*

Trois mesures alaires ont été prises (1) :

La longueur de l'aile antérieure  $L_A$

la largeur de l'aile antérieure  $l_A$

la longueur de l'aile postérieure  $L_p$

Les résultats sont groupés dans le tableau I. Les différences observables entre populations sont en général très faibles. Il n'y a pas de différence systématique entre *malvae* et *malvoides* (de ce dernier, une seule population se distingue nettement des autres : Crampagna).

(1) Les méthodes et techniques de mesure ne sont pas développées ici; signalons simplement que les mesures sont faites sur une image de l'aile agrandie 20 fois, que l'erreur absolue sur chaque mesure varie de 0,5 à 1 mm. La fidélité des mesures oscille entre 0,90 et 0,98 suivant l'élément considéré et la précision des points de repères utilisés.

TABLEAU I  
Mesures alaires

Localité	Effectif	$L_A$	$l_A$	$L_p$
Corbeil 1	32	190,79 ± 0,92 $\sigma = 5,21$	131,26 ± 1,19 $\sigma = 6,76$	171,89 ± 1,09 $\sigma = 6,80$
Corbeil 2	23	193,13 ± 1,75 $\sigma = 8,33$	131,35 ± 1,41 $\sigma = 6,77$	169,87 ± 1,76 $\sigma = 8,44$
Fontainebleau	21	196,43 ± 2,13 $\sigma = 9,57$	133,71 ± 1,35 $\sigma = 6,18$	175,40 ± 1,70 $\sigma = 7,77$
Crampagna	23	207,35 ± 1,60 $\sigma = 7,77$	149,13 ± 1,33 $\sigma = 6,77$	181,39 ± 1,31 $\sigma = 6,18$
Chaudefour	28	191,32 ± 1,77 $\sigma = 9,21$	133,14 ± 1,34 $\sigma = 6,96$	169,57 ± 2,07 $\sigma = 10,78$
Ternant	43	191,48 ± 1,26 $\sigma = 8,36$	130,32 ± 1,00 $\sigma = 6,51$	170,21 ± 1,17 $\sigma = 7,77$

	Corbeil 2	Fontainebleau	Crampagna	Chaudefour	Ternant
Corbeil 1	NS	S NS NS	HS	NS	NS
Corbeil 2		NS NS S	HS	NS	NS
Fontainebleau			HS	NS NS S	S NS S
Crampagna				HS	HS
Chaudefour					NS

La partie supérieure du tableau contient la moyenne des caractères mesurés, suivie de son erreur standard et de son écart type.

La partie inférieure du tableau donne le résultat de la comparaison des moyennes des six populations prises deux à deux, pour chacun des trois caractères. Les différences non significatives sont notées NS; les différences significatives au seuil de 5 pour cent sont notées S; les différences hautement significatives (seuil de 1 %) sont notées HS. Quand les deux populations diffèrent de la même manière pour les trois caractères, une seule indication est donnée; sinon le degré de différence est indiqué pour chaque caractère; soit de haut en bas,  $L_A$ ,  $l_A$ ,  $L_p$ .



On peut observer une certaine variabilité à l'intérieur de chaque espèce.

La population de Fontainebleau diffère significativement d'une des populations de Corbeil par la longueur de l'aile antérieure et de l'autre par la longueur de l'aile postérieure.

La population de Crampagna est nettement plus grande et il semble que ce soit le cas aussi pour l'ensemble des populations du sud de la France, car un échantillon de 9 individus provenant de Nîmes montre des caractéristiques biométriques assez voisines. On peut avancer l'hypothèse, qui reste à vérifier plus en détail, selon laquelle la variation de taille chez *malvoides* serait plus ou moins en rapport avec la température, les individus des régions méridionales, chaudes, seraient plus grands que ceux des régions de montagne, plus froides.

On ne constate pas non plus de différence dans la silhouette générale. Deux indices morphométriques  $l_A/L_A$  et  $L_p/L_A$  ont des valeurs très voisines d'une population à l'autre. L'amplitude de l'intervalle de confiance de ces rapports est telle qu'aucune différence n'est significative.

## B. — LA STRUCTURE DES GENITALIA.

### 1) *Les genitalia des mâles.*

Bien que les armures génitales aient été décrites et figurées à plusieurs reprises, WARREN (1926), PICARD (1947), GUILLAUMIN (1962), SAUTER (1964), WILTSHIRE (1966), il n'est pas superflu de préciser à nouveau les caractéristiques distinctives entre *malvae* et *malvoides*, ne serait-ce que pour avoir les éléments nécessaires à la définition des formes intermédiaires. SICHEL conteste l'existence d'hybrides naturels, pour lui les exemplaires décrits comme tels par PICARD (1948) et même ceux cités par ALBERTI (1956) peuvent se ranger dans le cadre de variation des deux espèces.

Il convient donc de définir la marge de variabilité de chaque forme. Nous avons choisi deux populations de références situées aussi loin que possible de la zone de contact, soit pour *malvae* une population de Corbeil (Forêt de Rougeau, Essonne), pour *malvoides*, une population de Crampagna (Ariège).

En ce qui concerne la nomenclature des pièces squelettiques de l'armure génitale nous conserverons celle utilisée par BOURGOGNE in GRASSÉ (1951) et que nous avons suivie jusqu'à maintenant bien que WARREN (1957) propose une autre terminologie. La discussion de ce point est hors du propos de ce travail, mais pourrait faire l'objet d'une intéressante étude sur l'origine morphologique et les homologies des différentes pièces composant l'armure génitale dans le genre *Pyrgus*.

a) *Malvae* : population de Corbeil.

Une vue générale dorsale de l'armure est représentée fig. 1.

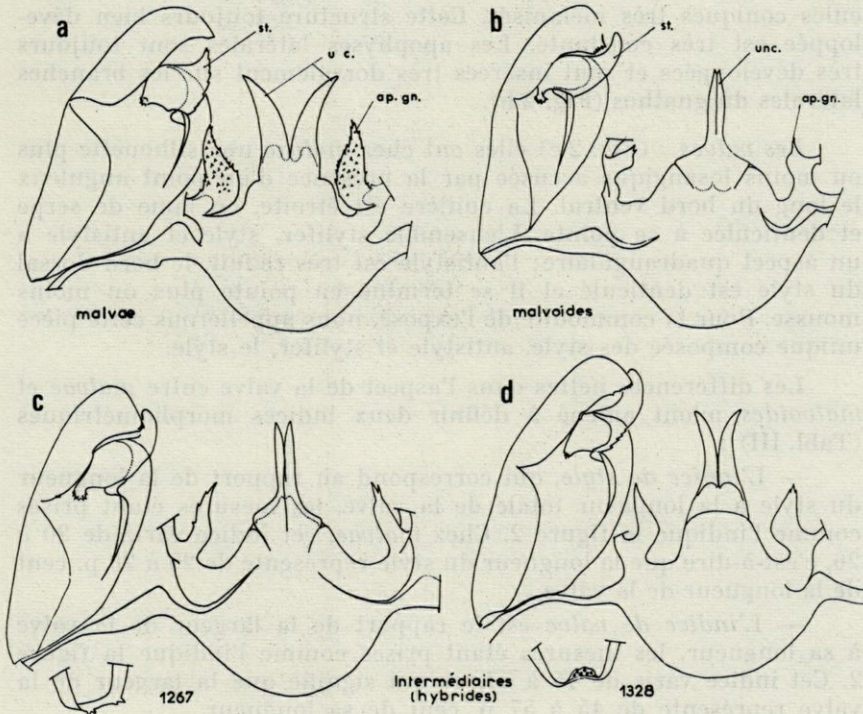


FIG. 1. — Armures génitales mâles de *malvae*, *malvoides* et de deux formes intermédiaires.

La présentation adoptée diffère ici de la présentation classique; le bord ventral de l'armure (Vinculum) et le bord ventral du gnathos sont sectionnés de manière à pouvoir étaler l'armure à plat. Cette disposition met en évidence la conformation de l'uncus et permet en même temps de voir les autres structures caractéristiques. La valve gauche n'est pas figurée.

a) *malvae* de Fontainebleau; b) *malvoides* de Crampagna; c) Intermédiaire de Fraisse (Loire) (1267 G.); d) Intermédiaire de Berzet (Puy-de-Dôme) (1328 G.).

*L'uncus* : présente une base large, il est formé de deux branches coniques largement divergentes. *L'indice de bifurcation de l'uncus* est défini comme suit : c'est le rapport de la longueur des branches libres à la longueur totale de l'uncus exprimé en pourcentage. Ces deux mesures sont faciles à prendre même sur une vue de profil de l'uncus. Le point de départ de la bifurcation étant nettement visible par transparence (Fig. 2 a).

Dans la population de Corbeil, la profondeur de la bifurcation représente 60 à 85 p. cent de la longueur de l'uncus.

*Le gnathos* : est un anneau complet fermé ventralement; son bord postérieur se développe en un large lobe garni de petits tubercules coniques très mélanisés. Cette structure toujours bien développée est très constante. Les apophyses latérales sont toujours très développées et sont insérées très dorsalement sur les branches latérales du gnathos (Fig. 2 b).

*Les valves* : (Fig. 2 c) elles ont chez *malvae* une silhouette plus ou moins losangique accusée par la présence d'un point anguleux le long du bord ventral. La cuillère est étroite, en lame de serpe et denticulée à sa pointe. L'ensemble stylifer, style et antistyle a un aspect quadrangulaire; l'antistyle est très réduit, le bord dorsal du style est denticulé et il se termine en pointe plus ou moins mousse. Pour la commodité de l'exposé, nous appellerons cette pièce unique composée des style, antistyle et stylifer, le style.

Les différences nettes dans l'aspect de la valve entre *malvae* et *malvoides* m'ont amené à définir deux indices morphométriques (Tabl. III) :

— *L'indice de style*, qui correspond au rapport de la longueur du style à la longueur totale de la valve, les mesures étant prises comme l'indique la figure 2. Chez *malvae*, cet indice varie de 20 à 26, c'est-à-dire que la longueur du style représente de 20 à 26 p. cent de la longueur de la valve.

— *L'indice de valve* est le rapport de la largeur de la valve à sa longueur, les mesures étant prises comme l'indique la figure 2. Cet indice varie de 45 à 57, ce qui signifie que la largeur de la valve représente de 45 à 57 p. cent de sa longueur.

#### b) *Malvoides* : population de Crampagna.

La structure des genitalia est légèrement plus simple (fig. 3).

L'*uncus* (fig. 3 a) est simple, d'une seule pièce. Il est étroit, en lame à section triangulaire, présentant ainsi une arête longitudinale dorsale; sa base est massive et quadrangulaire, son extrémité est toujours légèrement fendue dans le plan sagittal. La profondeur de cette fente est visible en vue de profil, elle peut être facilement mesurée. Dans la population de Crampagna, la profondeur de la bifurcation représente 4 à 20 p. cent de la longueur totale de l'uncus, dans la grande majorité des individus, l'indice de bifurcation ne dépasse pas 10.

*Le gnathos* (Fig. 3 b) est également en anneau complet, il est moins fortement sclérotisé que chez *malvae*. Les apophyses laté-

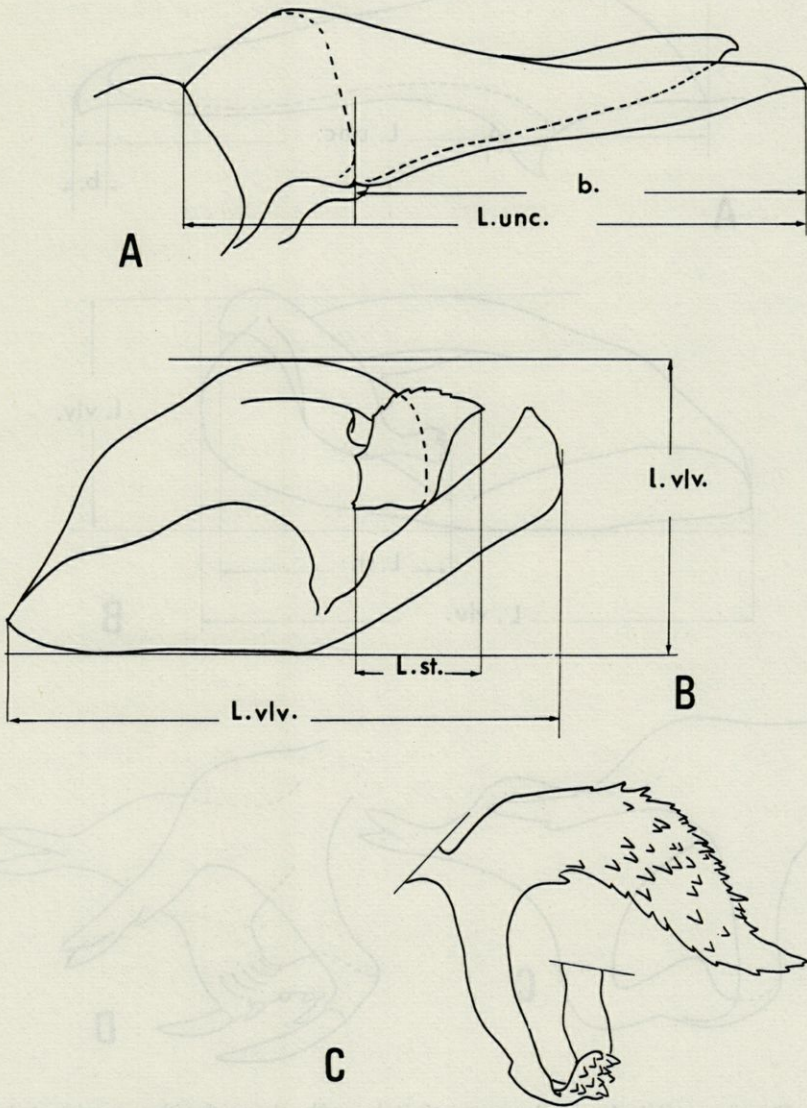


FIG. 2. — Détails de l'armure génitale mâle de *malvae*, montrant les éléments mesurés. A : Uncus; B : Valve droite en vue interne; C : Gnathos (seuls, l'apophyse gauche et le bord ventral ont été représentés). b : Profondeur de la bifurcation de l'uncus; L. st : Longueur du style; L. vlv. : Longueur de la valve; l. vlv. : largeur de la valve; L. unc. : Longueur de l'uncus.

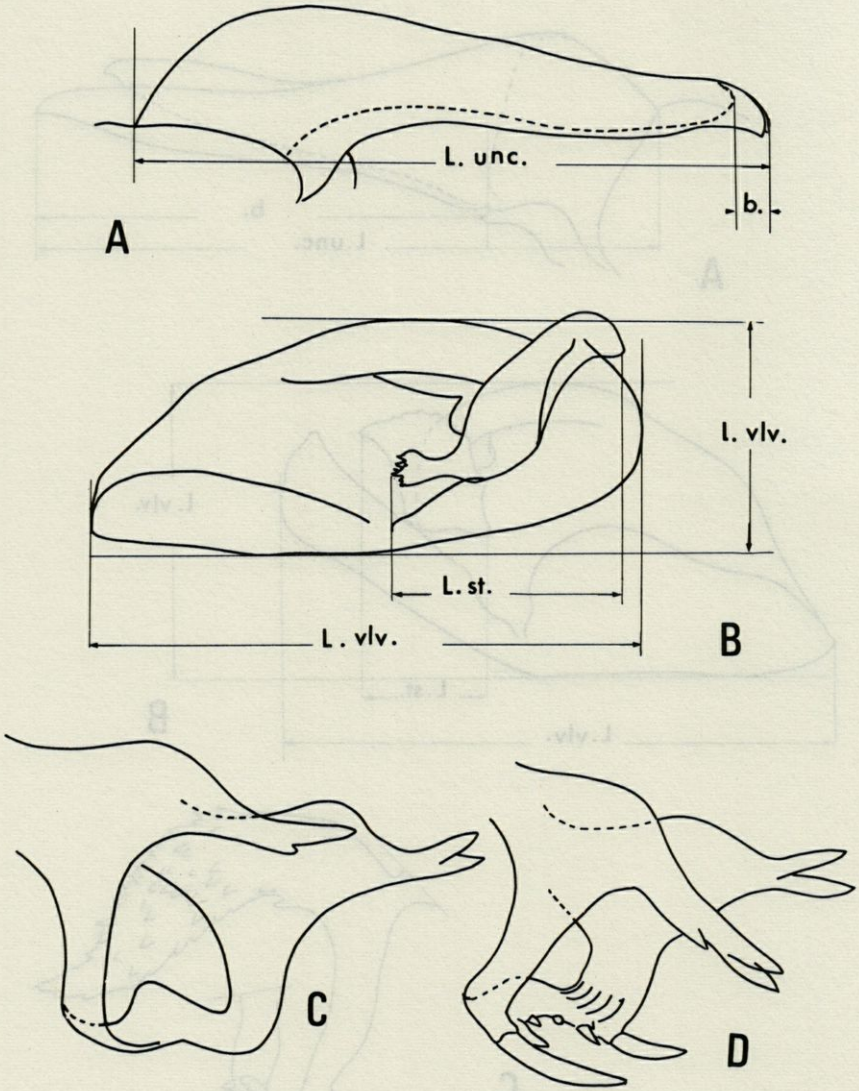


FIG. 3. — Détails de l'armure génitale mâle de *malvoides* montrant les éléments mesurés. A : Uncus; B : Valve droite en vue interne; C : Gnathos normal; D : Gnathos présentant l'anomalie « pectine ».  
 b : Profondeur de la bifurcation de l'uncus; L. st. : longueur du style; L. unc. : longueur de l'uncus; L. vlv. : longueur de la valve; l. vl. : largeur de la valve.

rales sont insérées plus ventralement, elles sont de taille réduite et ne possèdent, le plus souvent, qu'une ou deux dents plus ou moins longues à leur bord postérieur. Le bord ventral du gnathos est le plus souvent inerme et lisse, il peut toutefois présenter de petites dents non mélanisées, alignées le long de l'arête postérieure ou localisées aux angles latéraux ventraux. Un individu de Crampagna (1542 G) montre une anomalie du gnathos représentée (Fig. 3 d). Les épines latérales du bord ventral très développées rappellent celles que l'on peut observer chez *ponticus* ou *melotis*, un autre individu présente le même caractère, mais moins développé. L'analogie d'une aberration de *malvoides* avec la structure normale de *ponticus* peut être une preuve en faveur de l'origine monophylétique des trois formes.

*Les valves* ont un style très développé en S étiré et dont la partie moyenne est fortement élargie. Sa longueur comparée à la longueur de la valve représente de 33 à 44 p. cent de cette dernière. L'antistyle est terminé par un bouquet d'épines tandis que le style denticulé à son bord postérieur est arrondi à son extrémité. La silhouette générale de la valve est une ellipse allongée. Le bord ventral présente une courbe régulière sans point anguleux comme chez *malvae*. La longueur de la valve est relativement plus faible que celle de *malvae*. L'indice de valve varie de 36 à 45 p. cent.

### c) *Caractéristiques des formes intermédiaires.*

Etant donné les différences nettes et caractéristiques des genitalia mâles des deux formes, il est aisé de définir des formes intermédiaires soit parce qu'elles présentent une mosaïque des caractères spécifiques des deux formes soit que leurs indices morphométriques se situent entre ceux des formes typiques, ou encore qu'ils présentent à la fois des caractères intermédiaires et un mélange de caractères spécifiques.

Un individu comme 1531 (G) de Ternant (P. de D.) montre les caractéristiques suivantes (fig. 5).

Plus schématiquement cet individu est *malvae* par son gnathos et son uncus et *malvoides* par ses valves, c'est un intermédiaire net; de telles structures sont relativement rares et, le plus souvent, des individus de l'une des formes présentent quelques caractères montrant des tendances vers l'autre forme : c'est le cas d'individus comme celui du Lot Thedirac (229 P) ou du Mont Pilat (178 P) ou encore de Fraisse (Loire) (1267 G) (Fig. 1 c). Dans ces cas l'uncus est profondément divisé mais pas autant que chez *malvae* (35 à 45 p. cent au lieu de 60 à 80 p. cent), les deux branches gardent un trajet parallèle, il reste une partie de la carène médiodorsale sur la base commune.

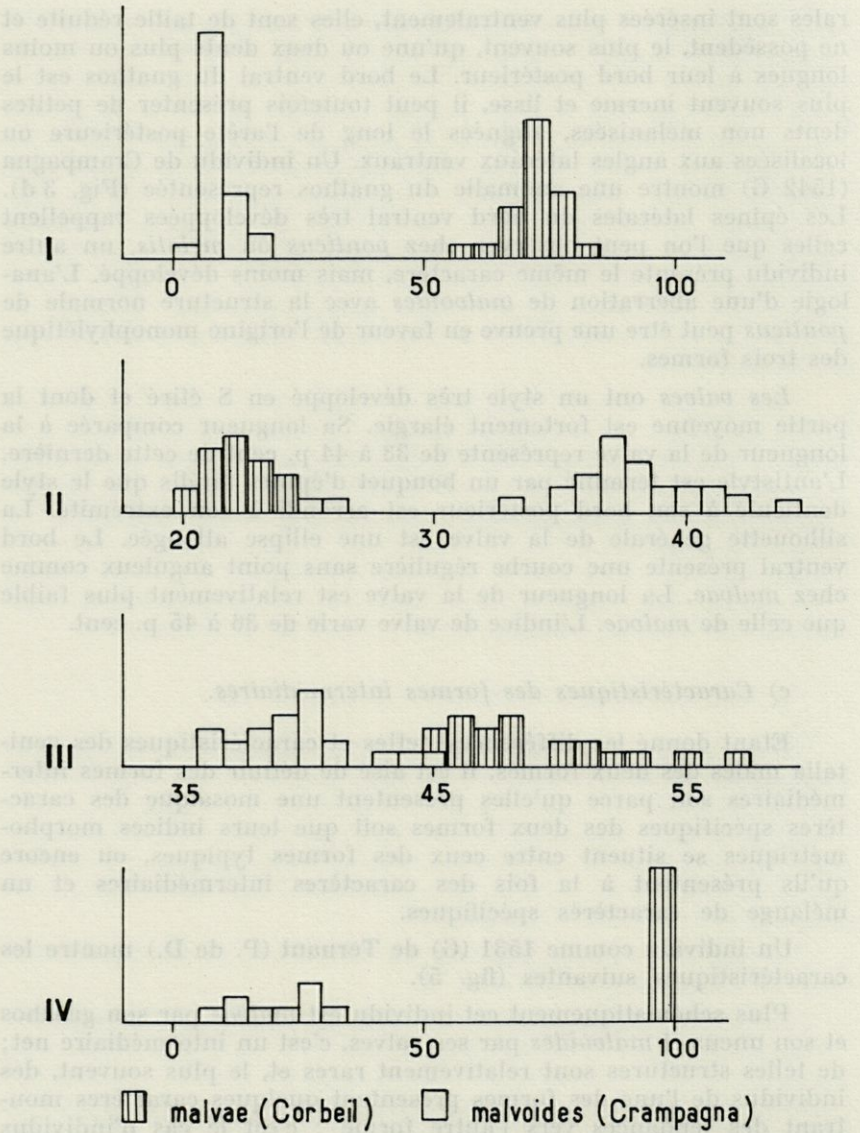


FIG. 4. — Graphique 1. Distribution des indices morphométriques dans les populations de référence de *malvae* et de *malvoides*.  
 La valeur de l'indice est portée en abscisses, les fréquences en ordonnées.  
 Les trois premiers indices se rapportent aux mâles, le dernier aux femelles.  
 I) Indice de bifurcation de l'uncus : 100. b./L. unc.; II) Indice de Style : 100. L. st./L. vlv.; III) Indice de valve : 100. l. vlv./L. vlv.; IV) Indice d'échancrure de la plaque sous-génitale.

Les apophyses du gnathos sont situées en position moyenne sur les branches latérales du gnathos, elles sont de taille réduite mais portent de fortes épines. Le bord ventral du gnathos peut être du type *malvae* (Thedirac 229) ou du type *malvoïdes* (Pilat 178 P).

caractères de type <i>malvae</i>	caractères intermédiaires	caractères de type <i>malvoïdes</i>
Uncus bifide	apophyses du gnathos comme <i>malvae</i> mais réduites	forme du style
l. unc. 63	Indice de style 28	silhouette de la valve
bord ventral du gnathos	Indice de valve 38	

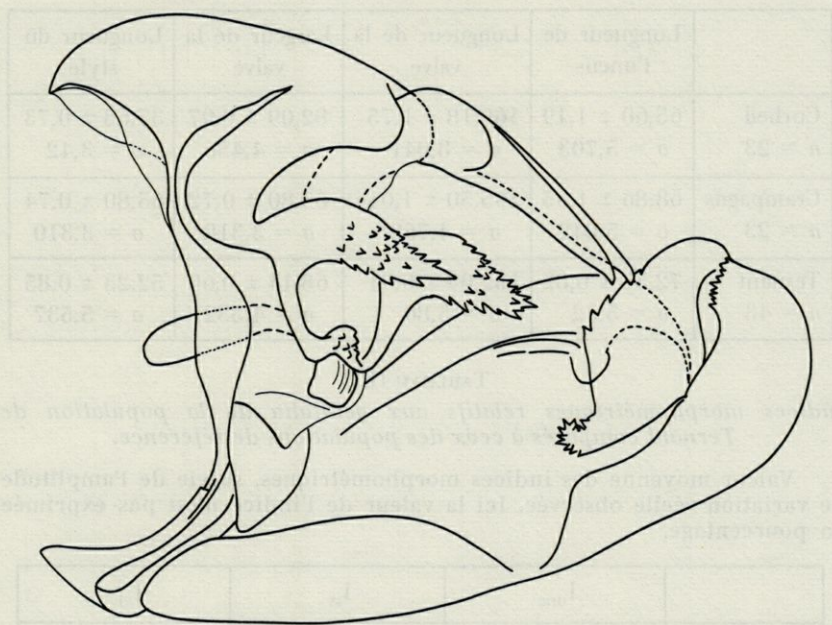


FIG. 5. — Genitalia de l'individu N° 1531 de Ternant montrant des caractéristiques intermédiaires nettes.

Les valves sont plus près du type *malvoïdes*. Tous trois montrent un style en S allongé. L'indice du style est intermédiaire chez l'un (178 P), de caractère *malvae* à Thedirac et *malvoïdes* à Fraise (1267 G). La silhouette de la valve est plus ou moins régulière et



peut représenter un point anguleux au bord ventral, bien que l'indice de valve ait une valeur correspondant à *malvoïdes*.

Chez de tels individus, les caractéristiques intermédiaires sont encore très nettes. Cependant, connaissant la grande stabilité, ou du moins la marge de variabilité des différentes pièces et des indices morphométriques, il est possible de détecter, chez un individu, toute tendance à présenter des caractéristiques de l'autre forme. Cette détection est d'ailleurs plus aisée dans les populations de *malvoïdes*, en raison de la simplicité de structure des genitalia.

TABLEAU II

*Caractéristiques métriques des genitalia mâles; variabilité de quatre grandeurs dont trois relatives aux valves.*

Les moyennes sont exprimées en centièmes de millimètres.

	Longueur de l'uncus	Longueur de la valve	Largeur de la valve	Longueur du style
Corbeil <i>n</i> = 23	65,60 ± 1,19 $\sigma$ = 5,703	168,18 ± 1,75 $\sigma$ = 8,041	82,09 ± 0,97 $\sigma$ = 4,456	37,63 ± 0,73 $\sigma$ = 3,42
Crampagna <i>n</i> = 23	68,86 ± 1,05 $\sigma$ = 5,042	165,50 ± 1,016 $\sigma$ = 4,768	65,80 ± 0,72 $\sigma$ = 3,318	65,80 ± 0,74 $\sigma$ = 3,310
Ternant <i>n</i> = 43	72,37 ± 0,82 $\sigma$ = 5,32	162,09 ± 0,91 $\sigma$ = 5,86	68,14 ± 0,69 $\sigma$ = 4,532	52,23 ± 0,85 $\sigma$ = 5,537

TABLEAU III

*Indices morphométriques relatifs aux genitalia de la population de Ternant comparés à ceux des populations de référence.*

Valeur moyenne des indices morphométriques, suivie de l'amplitude de variation réelle observée. Ici la valeur de l'indice n'est pas exprimée en pourcentage.

	$I_{unc}$	$I_{st}$	$I_{vlv}$
Corbeil <i>n</i> = 23	0,7789 ( 0,60 ( 0,85	0,2236 ( 0,20 ( 0,26	0,4868 ( 0,45 ( 0,57
Crampagna <i>n</i> = 23	0,1048 ( 0,03 ( 0,20	0,3768 ( 0,33 ( 0,40	0,3952 ( 0,36 ( 0,45
Ternant <i>n</i> = 43	0,2661 ( 0,10 ( 0,80	0,3626 ( 0,20 ( 0,40	0,4097 ( 0,38 ( 0,50

En effet, il est plus facile de repérer au premier coup d'œil une complication, même minime d'une forme simple, qu'une simplification, très discrète, d'une forme complexe. C'est ainsi que l'on repérera plus facilement l'apparition de quelques épines sur les apophyses latérales de *malvoïdes*, que la disparition de quelques épines sur celles de *malvae*. Il en est de même pour la bifurcation de l'uncus ou le bord ventral du gnathos. Chez *malvae*, c'est sur le style que l'on pourra observer les variations les plus discrètes.

#### d) *Signification des formes intermédiaires.*

On a déjà remarqué que *malvae* et *malvoïdes* sont très bien définies par les caractéristiques de leur genitalia, que dans les échantillons choisis comme éléments de référence, la variabilité observée dans une forme n'empiète jamais sur la variabilité de l'autre forme; même pour les indices morphométriques les amplitudes de variations ne se chevauchent pas (graphique 1), les distributions sont même largement séparées pour les deux premiers. Ceci est vrai pour des échantillons provenant de régions situées au voisinage de la zone de contact (Châtelguyon pour *malvae* et Chaudefour pour *malvoïdes*), les distributions sont très voisines de celles des populations de référence.

Si, d'autre part, nous prenons en considération le fait que les formes intermédiaires ne se rencontrent que dans des localités jalonnant la ligne de séparation entre *malvae* et *malvoïdes*, ces formes intermédiaires ne peuvent être interprétées que comme hybrides entre les deux formes types. Les individus présentant le plus nettement le faciès intermédiaire seront considérés comme des hybrides de première génération, et toute la série des diverses formes de transition avec les formes typiques comme le résultat des croisements des hybrides entre eux ou avec les formes typiques (croisement en retour).

#### 2) *Les genitalia femelles.*

Du fait de leur structure extrêmement simple, donc de leur potentialité de variabilité réduite, les genitalia femelles n'ont pas fait l'objet d'études aussi détaillées que celles des mâles, elles n'ont été que sommairement décrites et peu souvent figurées (KAUFFMANN 1955, WARREN 1957, GUILLAUMIN 1962, 1966, WILTSHIRE 1966), mais elles méritent cependant de retenir un peu plus longuement notre attention. Jusqu'à maintenant les différences signalées entre *malvae* et *malvoïdes* se réduisent à ceci (KAUFFMANN 1955) :

— *malvoïdes* : plaque sous-génitale d'une seule pièce, plus

ou moins échancrée à son bord postérieur, la profondeur de l'échancrure ne dépassant pas le tiers de la longueur de la plaque.

— *malvae* : plaque sous-génitale double provenant de la division longitudinale en deux plaques indépendantes (formes d'Europe occidentale) ou plaque sous-génitale simple, mais profondément échancrée à son bord postérieur, la profondeur de l'échancrure dépassant les deux tiers de la longueur de la plaque (formes d'Asie orientale).

D'après KAUFFMANN la variabilité de la plaque de *malvae* ne permet pas de définir de formes intermédiaires. Cette conception doit être complètement révisée à la lumière de ce que nous savons maintenant sur les *malvae* d'Asie (WARREN 1966) d'une part, et des précisions apportées ici sur la structure de la plaque, d'autre part.

En ce qui concerne les *malvae* d'Asie, les individus à plaque unique profondément échancrée ne sont que des aspects du cline euroasiatique entre *malvae* et *asiaeclara* Verity. On observe toutes les transitions entre la plaque unique des *asiaeclara* de Corée et la plaque double des *malvae* le long du bassin de l'Amour. Nous reviendrons sur ce point au dernier chapitre.

Quand au second point, il mérite d'être analysé plus en détail :

#### a) *Précision sur la morphologie des genitalia femelles.*

Déjà en 1966, j'avais signalé que les différences ne se limitaient pas à l'aspect de la plaque sous-génitale, mais s'étendaient aussi à la face ventrale du huitième segment abdominal. Cette dernière est entièrement sclérotisée en une « sangle antévaginale » chez *malvoides*, alors qu'elle reste membraneuse chez *malvae*.

D'autre part, une observation attentive de la plaque sous-génitale montre que les différences ne se limitent pas à une simple bipartition, mais concernent la localisation et l'étendue des sclérites qui la composent.

La figure 7 représente, en perspective, une coupe à travers la plaque génitale de *malvoides* (7 a) et de *malvae* (7 b). Les coupes sont orientées et situées comme l'indique le schéma de la figure 6.

La différenciation de la plaque sous-génitale chez les *Pyrgus* et en particulier dans le groupe *malvae* intéresse la région sternale du huitième segment abdominal et une partie de la membrane articulaire unissant le huitième segment aux suivants. Ces derniers sont d'ailleurs très réduits et forment le tube ovipositeur.

La plaque sous-génitale a une double épaisseur, correspondant aux deux faces du repli tégumentaire qui sont toutes deux scléro-

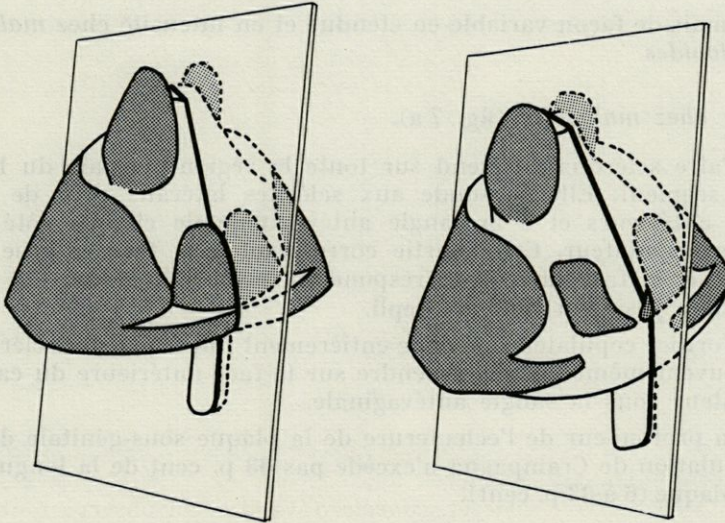


FIG. 6. — Schéma des armures génitales femelles de *malvae* à droite et *malvoïdes* à gauche montrant l'orientation et la position des coupes de la figure suivante.

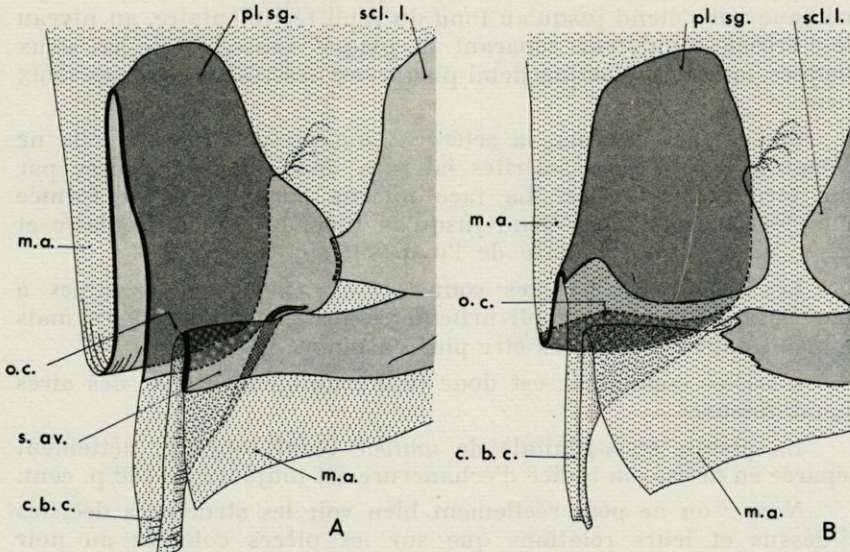


FIG. 7. — Coupe sagittale dans la plaque sous-génitale de *malvoïdes*, (A) et coupe parasagittale de *malvae* (B). Les sclérites sont représentés en grisé, les aires membraneuses en pointillé.  
 c.b.c. : canal de la bourse copulatrice; m.a. : membrane articulaire; o.c. : orifice copulateur; pl.s.g. : plaque sous-génitale; s.a.v. : sangle antévaginale; scl.l. : sclérite latéral du 8<sup>e</sup> segment abdominal.

tisées mais de façon variable en étendue et en intensité chez *malvae* et *malvoides*.

b) chez *malvoides* (fig. 7 a).

L'aire sclérotisée s'étend sur toute la région sternale du huitième segment. Elle se soude aux sclérites latéraux près de ses angles antérieurs et à la sangle antévaginale de chaque côté de l'orifice copulateur. Cette partie correspond à la face externe de la plaque, la face interne correspond au repli articulaire, elle est sclérotisée jusqu'au fond du repli.

L'orifice copulateur est donc entièrement limité par des sclérites qui peuvent même parfois s'étendre sur la face antérieure du canal copulateur sous la sangle antévaginale.

La profondeur de l'échancrure de la plaque sous-génitale dans la population de Crampagna n'excède pas 33 p. cent de la longueur de la plaque (6 à 33 p. cent).

c) chez *malvae* (fig. 7 b).

La face ventrale du huitième segment présente une encoche médiane qui s'étend jusqu'au fond du repli tégumentaire, au niveau de l'orifice copulateur séparant la plaque sous-génitale en deux plaques latérales. Chaque demi-plaque est sclérotisée sur ses deux faces.

Sur la face externe, la sclérotisation est peu intense, elle ne s'étend pas jusqu'aux sclérites latéraux dont elle est séparée par une aire membraneuse. La face interne par contre est formée d'un fort sclérite qui s'étend jusqu'au fond du repli articulaire et même au-delà, sur la base de l'ovipositeur.

Les deux demi-plaques sont toujours nettement séparées à leur base, le fond du repli articulaire restant membraneux mais pouvant dans certains cas être plus ou moins épaissi.

L'orifice copulateur est donc limité uniquement par des aires membraneuses.

La plaque sous-génitale de *malvae* étant toujours nettement séparée en deux, son indice d'échancrure est toujours de 100 p. cent.

*Nota* : on ne peut réellement bien voir les structures décrites ci-dessus et leurs relations que sur les pièces colorées au noir chlorazol et observées dans un liquide éclaircissant comme le lactophénol. Il est nécessaire de pouvoir retourner et manipuler la pièce pour préciser les rapports exacts entre les éléments qui la constituent, le montage en préparation permanente entre lame et lamelle n'est donc pas à conseiller.

d) *Caractéristiques des formes intermédiaires.*

La figure 8 représente la plaque sous-génitale d'une femelle provenant de Royat (P. de D.) (Prep. 1292 G); elle présente les caractéristiques suivantes :

caractères de type <i>malvae</i>	caractères intermédiaires	caractères de type <i>malvoïdes</i>
pas de sangle antévaginale	Indice d'échancrure de la plaque : 58 p. 100	plaque unique
face externe de la plaque non soudée aux sclérites latéraux		face externe soudée aux angles de l'orifice copulateur

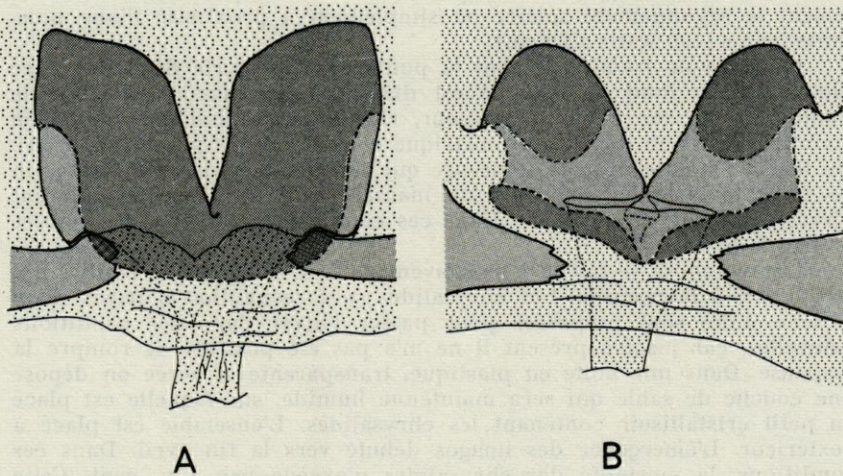


FIG. 8.

A. — Plaque sous-génitale de la femelle de Royat (P. de D.) (Coll. Fain, prép. 1292 G.)

Cette femelle montre une juxtaposition de caractères *malvae*, *malvoïdes* et intermédiaires. C'est une forme de transition bien nette qui ne peut en aucun cas entrer dans la marge de variabilité de l'une ou l'autre forme typique.

B. — Plaque sous-génitale de la femelle 1253 G. de Châtelguyon (P.-d.-D.).

e) *Signification des formes intermédiaires.*

Nous pouvons à propos des femelles reprendre les mêmes considérations que pour les mâles. Compte-tenu de la constance de structure et d'organisation dans les populations pures d'une part

et, d'autre part, de la présence de formes intermédiaires uniquement le long de la ligne de contact entre *malvae* et *malvoïdes* on peut sans risque d'erreur admettre que de telles formes représentent le produit de croisement entre *malvae* et *malvoïdes*, et peuvent être considérées comme des structures hybrides.

C. — CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT ET DES FORMES LARVAIRES DE *malvae* ET DE *malvoïdes*.

1) *Élevage*.

La technique adoptée est la suivante :

Ponte : les femelles capturées dans la nature sont placées dans une cage entièrement transparente et aérée en présence d'un plant de fraisier sauvage (*Fragaria vesca*) (j'ai choisi cette espèce car elle se trouve très communément et se cultive facilement) et d'un aliment sucré (eau miellée). La cage est placée dans un endroit où elle peut recevoir directement le rayonnement solaire ou simplement à proximité d'une puissante lampe (150 watts à 20 cm).

Le plant de fraisier portant la ponte est transporté dans une cage plus vaste au fond de laquelle est disposée une couche de sable de Fontainebleau, sur 5 cm d'épaisseur, régulièrement imbibée d'eau (on maintient ainsi un degré hygrométrique constant de 70 p. cent environ). Du fraisier frais est ajouté à mesure que l'ancien s'épuise. On aura soin de faire toucher les bouquets de manière que les chenilles migrent directement de l'un à l'autre. Dans ces conditions, la mortalité larvaire est très faible.

La nymphose se fait le plus souvent dans le fourreau de feuilles qui sert d'abri à la chenille. Les chrysalides sont recueillies et triées selon le sexe. Elles sont préparées pour passer l'hiver dans des conditions naturelles, car jusqu'à présent il ne m'a pas été possible de rompre la diapause. Dans une boîte en plastique, transparente et aérée on dépose une couche de sable qui sera maintenue humide, sur laquelle est placé un petit cristalliseur contenant les chrysalides. L'ensemble est placé à l'extérieur. L'émergence des imagos débute vers la fin avril. Dans ces conditions, la mortalité des chrysalides n'excède pas 5 p. cent. Cette méthode convient pour un élevage de masse et donne un rendement satisfaisant, aussi bien avec *malvae* qu'avec *malvoïdes*.

La durée du développement larvaire est identique chez *malvae* et *malvoïdes*, du moins dans les conditions d'élevage adoptées. La description résumée du développement, donnée dans le tableau ci-dessous, est donc valable pour les deux formes.

2) *Plantes nourricières acceptées en captivité*.

Les chenilles de *malvae*, tout comme celles de *malvoïdes*, consomment volontiers les espèces suivantes :

*Potentilla reptans*, *P. tormentilla*, *P. fragariastrum*, *P. aurea*, *Fragaria vesca* et diverses variétés de fraisiers cultivés, *Rubus fruticosus*. Il est à noter que cette espèce est bien acceptée par les chenilles déjà assez grosses (à partir du troisième stade), mais elle est beaucoup moins appréciée par les très jeunes chenilles qui,

Tableau résumé du développement de *Pyrgus malvae*

L : Longueur; l : largeur; cc : largeur de la capsule céphalique

Durée moyenne	8 à 14 jours	3 à 5 jours	8 à 10 jours	12 à 15 jours	15 à 20 jours	30 jours	8 à 9 mois
Stade	Développement embryonnaire	1 <sup>er</sup> stade larvaire	2 <sup>ème</sup> stade larvaire	3 <sup>ème</sup> stade larvaire	4 <sup>ème</sup> stade larvaire	5 <sup>ème</sup> stade larvaire	Chrysalide
Taille en mm	Diamètre de l'oeuf : 0,76	L : 1,5 - 1,95 l : 0,38 cc : 0,34	L : 3 l : 0,4 cc : 0,5	L : 5,4 - 6,9 l : 1,5 cc : 0,9	L : 10 - 15 l : 1,6 cc : 1,5	L : 20 - 25 l : 2,5 cc : 2,2	
Taux de croissance		1,615	1,550	1,615	1,520		

si elles n'ont que cette espèce à leur disposition, se développent beaucoup plus lentement que sur les potentilles et la mortalité augmente notablement.

### 3) Comparaison des formes larvaires de *malvae* et *malvoides*.

La littérature ne contient que peu de documents sur la morphologie larvaire de ces deux formes.

RHEFOUS (1926) avait noté les différences suivantes :

*malvae* jeune chenille jaune pâle

*malvoides* jeune chenille brun violacé.

La chenille âgée est vert-jaune, rayée de vert foncé, dans les deux formes.

KAUFFMANN ne trouve aucune différence entre les chenilles de *malvae* et *malvoides*. J'ai personnellement fait la même constatation que lui; il est probable que RHEFOUS a attribué à *malvae* la chenille d'une espèce du groupe d'*alveus* ou de *carlinae* qui sont effectivement jaunes à l'éclosion.

On ne constate aucune différence notable dans la morphologie des chenilles, il n'est cependant pas exclu qu'une analyse très minutieuse de la chétotaxie ne révèle quelques divergences qui restent à préciser.



## II. — CARACTÉRISTIQUES BIOGÉOGRAPHIQUES DE *MALVAE* ET DE *MALVOIDES*

### A. — VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES DES DEUX FORMES.

On trouve dans « les variations géographiques et saisonnières des Papillons diurnes en France » de VERITY la description des principaux variants géographiques que cet auteur a reconnus en France et d'une façon plus générale en Europe occidentale. Les différentes formes décrites sont définies uniquement à partir des caractères externes, nous les rappelons brièvement ci-dessous :

*malvae* se subdivise en deux entités dont la signification taxonomique varie suivant le statut attribué à *malvae*. Ce seront des sous-espèces (au sens du code international de nomenclature) si *malvae* est considérée comme bonne espèce ou simplement des « races » ou des « formes géographiques », si *malvae* est considérée comme une sous-espèce. Ces deux entités sont :

*malvae* nominal qui occupe tout le nord de la France;

*elegantior*, un peu plus grande, localisée aux environs de Genève et au nord de la Savoie.

*malvoides* possède deux générations par an qui peuvent présenter des caractéristiques différentes. A la variation géographique s'ajoute une variation saisonnière. La situation décrite par VERITY peut se résumer de la façon suivante : il existe chez *malvoides* trois « variétés » principales qui ne sont pas, d'après le texte de VERITY, des variations géographiques mais plutôt ce que l'on désigne plus couramment maintenant par « morpha » (SEMENOV) ou « form » (WARREN) mais qu'il désigne comme des races :

exerge *malvoides* Elw. et Edw.

« race » *malvoides* : 1<sup>re</sup> génération *fritillans* Oberth.

2<sup>e</sup> génération *malvoides*.

Cette race occupe tout le sud de la France.

« race » *pseudomalvae* Verity : 1<sup>re</sup> génération *pseudomalvae*

2<sup>e</sup> génération *malvoides*.

Décrite dans la région de Florence, la forme *pseudomalvae* est plus petite que la forme nominale; elle se rapproche du faciès de *malvae* et se rencontre surtout dans les localités de montagne.

« race » *modestior* Verity : 1<sup>re</sup> génération *pseudomalvae*

2<sup>e</sup> génération *modestior*.

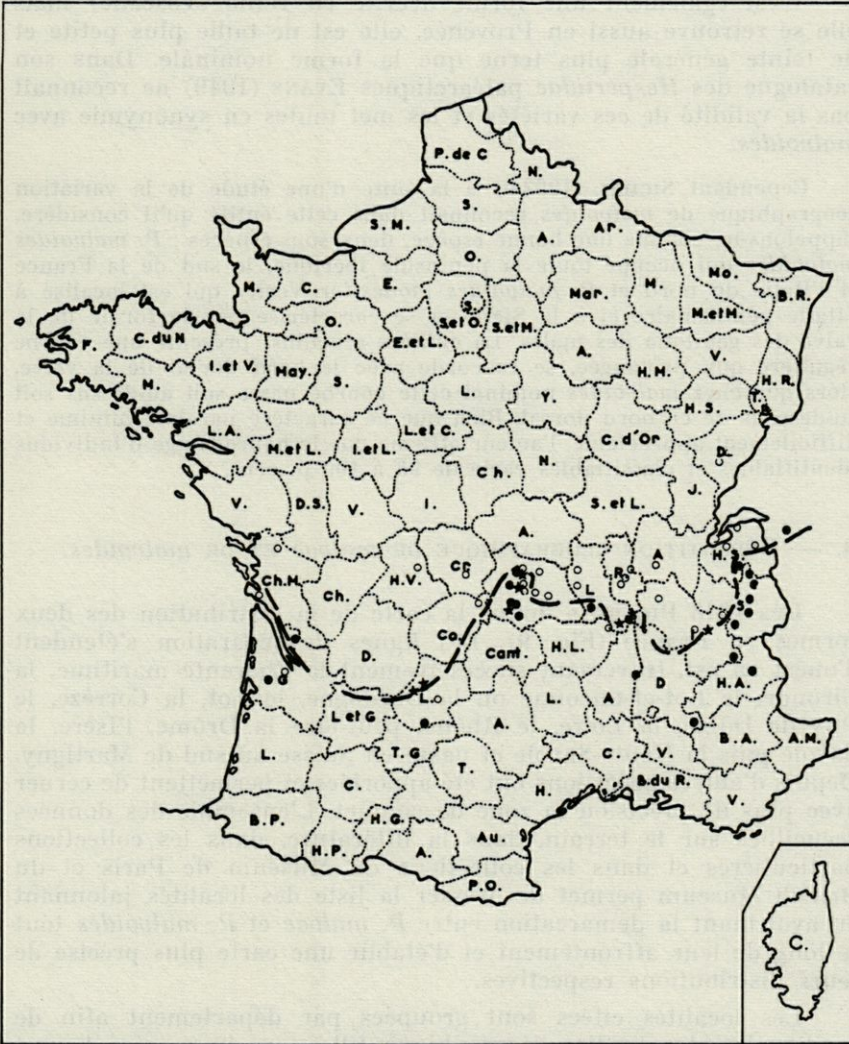


FIG. 9. — Ligne de démarcation entre les aires de répartition de *malvae* et de *malvoides* en France (d'après Picard, modifiée et complétée).

Les principales localités avoisinant la zone de contact ont été figurées; les ronds noirs indiquent les localités de *malvoides*, les ronds blancs celles de *malvae*, les étoiles indiquent les localités ayant fourni des intermédiaires.

C'est également une forme décrite en Italie (Toscane) mais elle se retrouve aussi en Provence, elle est de taille plus petite et de teinte générale plus terne que la forme nominale. Dans son catalogue des *Hesperiidae* paléarctiques EVANS (1949) ne reconnaît pas la validité de ces variétés et les met toutes en synonymie avec *malvoides*.

Cependant SICHEL (1962 b) à la suite d'une étude de la variation géographique de *malvoides* reconnaît dans cette entité qu'il considère, rappelons-le, comme une bonne espèce, deux sous-espèces : *P. malvoides malvoides* qui occupe toute la péninsule ibérique, le sud de la France et l'Italie du nord et *P. malvoides modestior* Verity qui est localisé à l'Italie péninsulaire et à la Sicile et se caractérise par la forme de la valve des genitalia des mâles. La cuillère (cuculus) présente une courbe régulière qui, prolongée, se raccorde avec le bord dorsal de la valve, alors que chez *malvoides* nominal cette courbe passe soit au-dessus soit au-dessous de ce bord dorsal. Bien que ce caractère paraisse minime et difficilement appréciable, l'auteur affirme que le pourcentage d'individus identifiables et classifiables varie de 93 à 100 p. cent.

#### B. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *malvae* ET DE *malvoides*.

Dès 1948 PICARD a donné la carte de la distribution des deux formes en France (Fig. 9). Les lignes de séparation s'étendent d'ouest en est, traversant successivement la Charente maritime, la Gironde, le Lot-et-Garonne ou la Dordogne, le Lot, la Corrèze, le Puy de Dôme, la Loire, le Rhône, peut-être la Drôme, l'Isère, la Savoie puis la Haute-Savoie et passe en Suisse au sud de Martigny. Depuis d'autres précisions ont été apportées et permettent de cerner avec plus de précision la zone de contact. L'ensemble des données recueillies sur le terrain, dans la littérature, dans les collections particulières et dans les collections du Muséum de Paris et du British Museum permet de dresser la liste des localités jalonnant ou avoisinant la démarcation entre *P. malvae* et *P. malvoides* tout le long de leur affrontement et d'établir une carte plus précise de leurs distributions respectives.

Les localités citées sont groupées par département afin de faciliter leur localisation géographique. Elles sont énumérées d'ouest en est.

##### Localités de *malvae* :

Charente-Maritime	Benon	d'OLBREUZE
Gironde	Bordeaux	WARREN
Dordogne	?	
Lot-et-Garonne	?	

Lot	Cabreret	BLANCHARD
	Ganic	GINIBRE
Corrèze	Eygrandes	BLANCHARD
	Merlines	«
	Chavanon	«
	Meymac	«
Puy-de-Dôme	Randan	DESCIMON
	Châtelguyon	«
	Charbonnières les V.	«
	Clermont-Ferrand	GINIBRE MNHV
	Ravel	«
	Mezel	«
	Ceyrat	« , « , FAIN
	Gergovie	MNHV
	Coudes	GUILLAUMIN
	Le Mont Dore	MNHV
	Vassivière	«
St Germain l'Herm.	DESCIMON	
Cantal	Rocherousse	MNHV
Loire	St Just en Chevalet	«
	Jeansannière	DESCIMON
	Col du Beal	«
	Margerie	BERARD
	Fraïsse	DESCIMON
Haute-Loire	Aurec	BERARD
Rhône	Les Chères	MOUTERDE
	Marcilly	«
	Dardilly	«
	Charbonnières	«
	Bords de l'Yseron	«
	Lavoüre	«
	La Pope	MOUTERDE, WARREN
Ampuis		
Isère	La Verpillère	MOUTERDE
	Allevard	«
	Sassenage	WARREN
Savoie	?	
Haute-Savoie	Essenevex	Muséum de Genève
	Monnetier Mornex	WARREN
	Mont Salève	«
	Samoens	«
	Les Billards	«
	Argentières	«
	Blanzly	E.P. WILTSHIRE

Suisse	Bex	Localités citées par E.P. WILTSHIRE
	Epinassey	
	Lavey les Bains	
	St Maurice	
Autriche	Kandersteg	Localités citées par KAUFFMANN
	Innsbrück	
	Kranebitten	
	Mulbrau	
	Hottinger Alp.	
Otztal		
Italie	Trieste	ALBERTI

Localités de *malvoides* :

Charentes maritimes	?	
Gironde	Marsas	PICARD
	Bordeaux	«
	Pessac	MNHN
	Bazas	
Dordogne	?	
Lot-et-Garonne	?	
Lot	Cahors	BLANCHARD
	Ganic	GINIBRE
Corrèze	?	
Puy de Dôme	Châtelguyon	PLATEAU
	Ternant	GUILLAUMIN, FAIN
	Royat	MNHV
	Ceyrat	FAIN
	Lac de Guery	GINIBRE
	Sources de Sioulet	«
	Vallée de Chaudefour	GUILLAUMIN, BUVAT
	St Pierre Caulamine	GUILLAUMIN
	Lissère	GUILLAUMIN
	Besse en Chandesse	BUVAT
Cantal	Monts de Cezalier	MNHV
Haute-Loire	Monts du Vivarais	
Rhône	?	
Isère	Uriage	WARREN
	Bourg d'Oisan	BUVAT
	Ornon	BUVAT
	La Berarde	

Savoie	La Giétaz	MOUTERDE
	Hauteluçe	DE LESSE
	La Praz (Beaufort)	
	Brides	WARREN
	St Martin de Beaufort St Colomban les V.	
Haute-Savoie	Argentières	MNHV, WARREN
Suisse	Bel Apl	
	Champeix	
	Dorenaz	Localités citées par
	Loèche des Bains	E.P. WILTSHIRE
	Montana	
	St Luc Vernayaz	

Localités ayant fourni les deux formes ou des formes intermédiaires :

Gironde	Bordeaux	WARREN, PICARD
Lot	Thedirac	Coll. BLANCHARD
	Cabreret	Coll. LEGRAND
	Ganic	Coll. GINIBRE
Puy-de-Dôme	Châtelguyon	DESCIMON, PLATEAU
	Ternant	FAIN, GUILLAUMIN
	Clermont-Ferrand	Coll. MNHN
	Berzet	GUILLAUMIN
	Royat	Coll. FAIN
	Besse, Nord du Sancy	MNHV
	Ceyrat	MNHV, FAIN, GINIBRE
Loire	Fraisse	DESCIMON
	Pellussin	MNHV
	Le Bessat	BERARD
Rhône	Givors	MNHV
Isère	Uriage	British Museum
Autriche	Innsbrück et ses environs	KAUFFMANN
Italie	Trieste	ALBERTI

On remarquera que la limite est loin d'être connue avec autant de précision sur toute sa longueur, les données sont très peu nombreuses pour l'extrémité ouest, elles sont même complètement inexistantes pour la zone qui s'étend entre Bordeaux et Cahors. Je n'ai pu obtenir plus de précisions malgré les appels faits aux Lépidoptéristes locaux. Cette lacune traduit-elle une absence réelle des deux formes dans cette région ce qui semble peu vraisemblable, ou simplement une prospection insuffisante ?

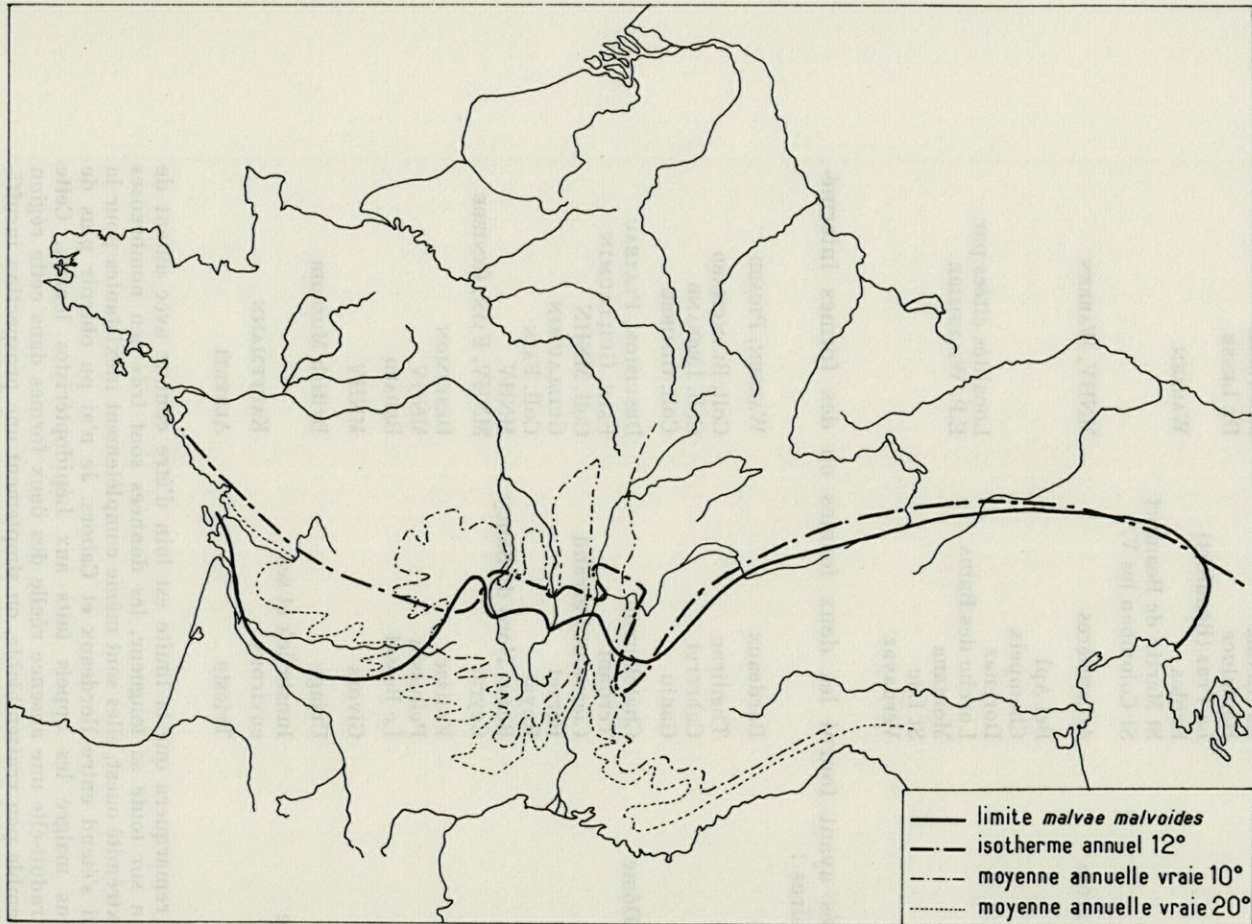


Fig. 10. — Comparaison de la limite entre *malvae* et *malvoides* avec les températures moyennes annuelles. L'isotherme de 12° est tiré de l'Atlas de France du comité national de Géographie, sa prolongation en France et en Autriche est empruntée à Koppen. Les limites des températures vraies 10° et 12° ont également été relevées dans l'Atlas de France.

En considérant les températures moyennes annuelles on arrive au schéma de répartition suivant :

*malvae* = température moyenne annuelle < 12°

*malvoides* = température moyenne en plaine > 12° 2 générations  
température moyenne en montagne < 10° 1 génération.

C. — FACTEURS DÉTERMINANT LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *malvae* ET DE *malvoides*.

1) *Facteurs climatiques.*

Les facteurs qui déterminent la répartition de *malvae* et *malvoides* semblent être d'origine climatique et plus particulièrement thermique. On constate en effet (voir Fig. 10) que la limite entre les deux formes coïncide assez étroitement avec l'isotherme annuel de 12°. Au nord, où la moyenne annuelle est inférieure à 12°, se trouve *malvae*. Il ne possède qu'une seule génération annuelle qui vole en mai et début juin. Au sud, où la moyenne annuelle est supérieure à 12°, se trouve *malvoides* qui possède typiquement deux générations par an, l'une printanière qui vole en avril et début mai, l'autre estivale qui n'écloît qu'à partir de

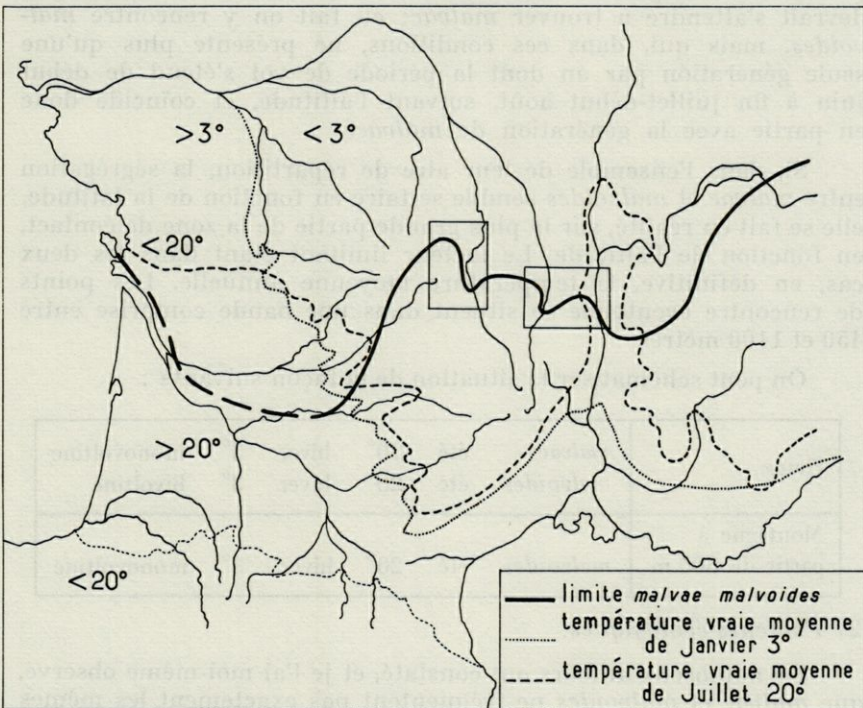


FIG. 11. — Comparaison de la répartition de *malvae* et de *malvoides* aux températures moyennes vraies du mois le plus chaud et du mois le plus froid (Interprétation dans le texte).



juillet. La situation exposée ci-dessus n'est valable que pour les régions de plaine. L'isotherme représente la moyenne corrigée de la température ramenée au niveau de la mer; or on constate que la ligne de démarcation traverse d'une part le Massif Central et d'autre part les Alpes. Il faut donc comparer les distributions de ces insectes non plus aux isothermes annuels mais aux températures moyennes vraies (Fig. 11).

Il est intéressant en particulier d'envisager les moyennes vraies du mois le plus froid (janvier) et du mois le plus chaud (juillet) (Fig. 11).

On constate alors que *malvae* occupe les régions dont les moyennes vraies d'été sont inférieures à 20° en général, et les moyennes d'hiver inférieures à 3°, alors que *malvoides* occupe plutôt dans le sud les régions où la moyenne estivale est supérieure à 20° et la moyenne hivernale supérieure à 3°; il montre, dans ces conditions, deux générations par an. Dans les zones montagneuses plus froides (moyennes inférieures à 20° en été et à 3° en hiver) on devrait s'attendre à trouver *malvae*; en fait on y rencontre *malvoides*, mais qui, dans ces conditions, ne présente plus qu'une seule génération par an dont la période de vol s'étend de début juin à fin juillet-début août, suivant l'altitude, et coïncide donc en partie avec la génération de *malvae*.

Si, dans l'ensemble de leur aire de répartition, la ségrégation entre *malvae* et *malvoides* semble se faire en fonction de la latitude, elle se fait en réalité, sur la plus grande partie de la zone de contact, en fonction de l'altitude. Le facteur limitant étant dans les deux cas, en définitive, la température moyenne annuelle. Les points de rencontre éventuelle se situent dans une bande comprise entre 450 et 1100 mètres.

On peut schématiser la situation de la façon suivante :

Plaine	<i>malvae</i>	été	20°	hiver	3°	monovoltine
	<i>malvoides</i>	été	20°	hiver	3°	bivoltine
Montagne à partir de 800 m	<i>malvoides</i>	été	20°	hiver	3°	monovoltine

## 2) Facteurs écologiques.

De nombreux auteurs ont constaté, et je l'ai moi-même observé, que *malvae* et *malvoides* ne fréquentent pas exactement les mêmes biotopes. Très schématiquement *malvae* fréquente plutôt des biotopes « frais » en rapport avec des zones boisées, tandis que *malvoides* occupe plutôt des biotopes plus arides et plus découverts.

*P. malvae* se rencontre dans les prairies découvertes de la lisière de forêts, les larges allées forestières, les clairières, les friches coupées de bosquets. Il ne semble pas, comme on l'affirme parfois, qu'il soit inféodé aux terrains calcaires : ainsi, à Châtelguyon, on le rencontre aussi bien sur les terrains granitiques que sur les affleurements calcaires. A Fontainebleau on le rencontre aussi bien sur les grès et sables que sur les calcaires.

*P. malvoides* vole surtout dans les aires plus dégagées comme les landes à bruyères ou les landes à genêts, dans le Massif Central par exemple, bien que l'on puisse le rencontrer dans les biotopes analogues à ceux de *malvae* (Vallée de Chaudefour). Plus au sud, *malvoides* vole dans les maquis et garrigues (Nîmes). Dans les Alpes on le rencontre aussi dans les sous-bois clairs de mélèzes (Briançonnais).

Aussi bien *malvae* que *malvoides* sont inféodés à leurs plantes nourricières naturelles qui sont essentiellement *Potentilla reptans*, *P. tromentilla*, *Fragaria vesca*, et en altitude *Potentilla aurea*. La très vaste répartition de ces espèces n'est pas le facteur limitatif de la distribution des *malvae* et *malvoides*.

### 3) Les éléments de l'isolement entre *malvae* et *malvoides*.

D'après les seules données biogéographiques, *malvae* et *malvoides* semblent soumis à un isolement assez poussé. En effet, en plaine, les deux générations de *malvoides* encadrent dans le temps l'unique génération de *malvae*. Si l'on ajoute à cela qu'ils n'occupent pas les mêmes biotopes, ils n'ont dans ces conditions aucune chance de se rencontrer, donc de s'hybrider et se comportent comme deux espèces distinctes. Par contre, dans les régions montagneuses *malvae* occupe les parties basses, *malvoides* les zones élevées, tous deux ne présentent qu'une génération annuelle dont la période de vol coïncide dans les aires situées à mi-pente (400-1000 m). Ils ont donc la possibilité de se rencontrer et éventuellement de s'hybrider dans la mesure où il existe des biotopes dont les caractéristiques conviennent aux deux formes (de tels biotopes ne sont pas rares dans le Massif Central, mais semblent beaucoup moins fréquents dans les Alpes du Nord, Savoie, Haute-Savoie). Il faut cependant insister sur la répercussion de l'activité de l'Homme dans la répartition de ces espèces; elle est très nette dans le Massif Central. En Limagne et sur les premiers contreforts des Monts Dômes, l'extension des cultures et aussi des zones urbaines et corrélativement la réduction des zones vierges ou boisées, et en général, de tous les « milieux naturels » a entraîné un appauvrissement très net de l'effectif des populations et même leur disparition, conduisant à une distribution très dispersée de populations d'effectif très faible. Ces faits sont très nets chez *malvae* de la région de Clermont-

Ferrand. Par contre vers les sommets où les landes peu fertiles ont été peu perturbées, bien qu'un reboisement systématique en résineux commence à les atteindre, les populations de *malvoides* sont encore assez abondantes (Mts Dômes et Mts Dore).

Dans les zones de montagne, l'isolement est moins strict et l'observation montre qu'en de nombreux points se rencontrent des formes intermédiaires que nous analyserons plus loin.

### III. — CARACTÉRISTIQUES DE LA ZONE DE CONTACT

L'examen des préparations de PICARD avait déjà mis en évidence deux zones d'hybridation, une dans le Lot, l'autre dans le Puy-de-Dôme. Une troisième a été mise en évidence dans le département de la Loire à partir de matériel communiqué par MM. BERARD et DESCIMON.

Nous analyserons les rapports entre *malvae* et *malvoides* dans ces trois zones d'hybridation et nous rappellerons les points de contact cités par KAUFFMANN (1955) en Autriche et par ALBERTI (1956) à Trieste.

#### A. — ZONE D'HYBRIDATION DU PUY-DE-DÔME.

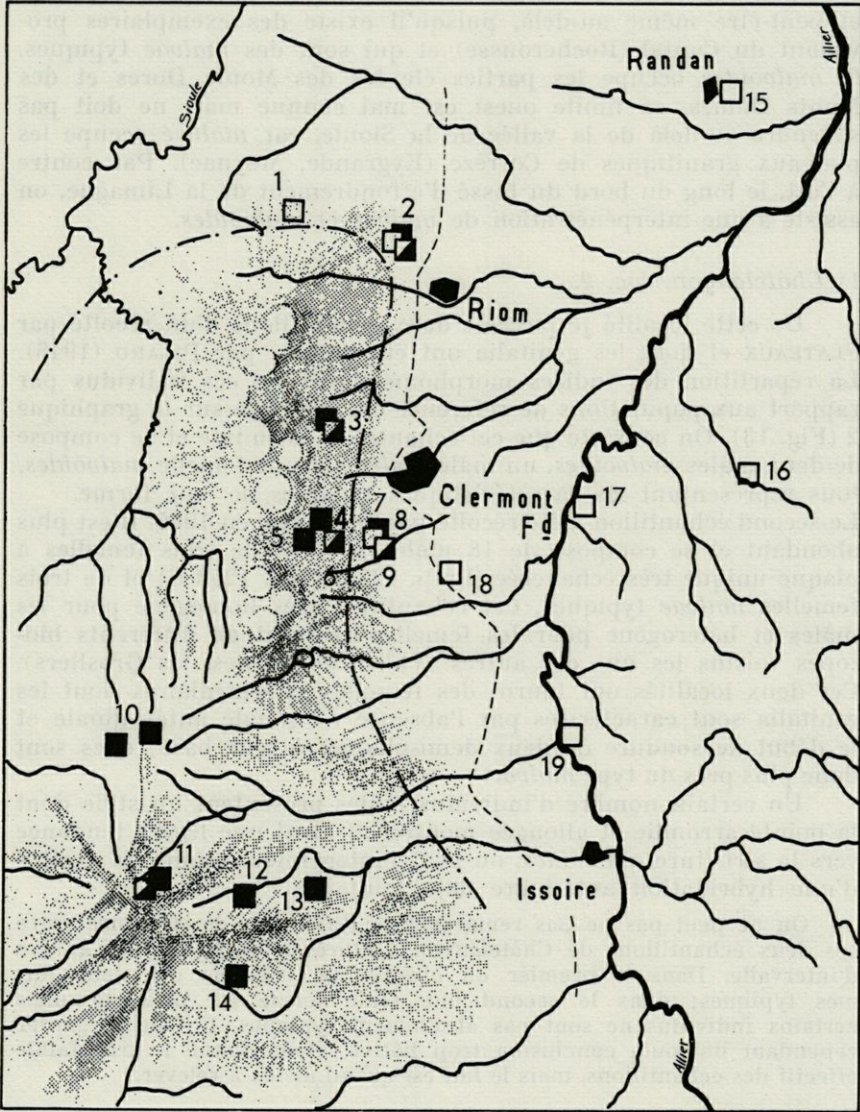
La carte ci-jointe (Fig. 12) montre les répartitions respectives des deux formes. *Malvae* occupe la bordure nord du Massif Central et toute la Limagne d'Allier, il remonte sur une bonne partie des

Fig. 12. — Carte de la zone de contact dans la région de Clermont-Ferrand (P.-d.-D.).

La ligne de tirets représente le bord du fossé d'effondrement de la Limagne d'Allier; la ligne de points-tirets figure la limite approximative entre *malvae* et *malvoides*.

Les localités où vole *malvae* sont représentées par des carrés blancs, celles où vole *malvoides* par des carrés noirs, celles ayant donné des intermédiaires par des carrés noir et blanc.

- |  |                                |
|--|--------------------------------|
| 1. Charbonnières les vieilles          | 11. Le Mont Dore               |
| 2. Châtelguyon                         | 12. Vallée de Chauffour        |
| 3. Ternant                             | 13. St Pierre Colamine Lissère |
| 4. Puy de Charade                      | 14. Besse en Chandesse         |
| 5. Manson                              | 15. Forêt de Randan            |
| 6. Berzet                              | 16. Ravel                      |
| 7. Royat                               | 17. Mezel                      |
| 8. Puy de Gravenoire                   | 18. Gergovie                   |
| 9. Ceyrat                              | 19. Coudes                     |
| 10. Lac de Guery<br>Sources du Sioulet |                                |



Monts du Forez puisqu'on le retrouve à Saint-Germain de l'Herm. Il remonte la vallée de l'Allier assez haut, on le rencontre à Coudes et peut-être même au-delà, puisqu'il existe des exemplaires provenant du Cantal (Rocherousse) et qui sont des *malvae* typiques. *P. malvoides* occupe les parties élevées des Monts Dorés et des Monts Dômes, sa limite ouest est mal connue mais ne doit pas s'étendre au-delà de la vallée de la Sioule, car *malvae* occupe les plateaux granitiques de Corrèze (Eygrande, Meynac). Par contre à l'est, le long du bord du fossé d'effondrement de la Limagne, on assiste à une interpénétration de *malvae* et *malvoides*.

1) *Châtelguyon, loc. 2.*

De cette localité je possède deux échantillons, l'un récolté par PLATEAUX et dont les genitalia ont été montés par PICARD (1946). La répartition des indices morphométriques de ces individus par rapport aux populations de référence est indiquée sur le graphique 2 (Fig. 13). On constate que cet échantillon est mixte et se compose de deux mâles *malvoides*, un mâle *malvae* et une femelle *malvoides*, tous représentant les caractéristiques typiques de leur forme. Le second échantillon a été récolté par DESCIMON en 1965. Il est plus abondant et se compose de 18 mâles *malvae*, de trois femelles à plaque unique très échancrée (Prep. 1238, 1251, 1253 G) et de trois femelles *malvae* typiques. Cet échantillon très homogène pour les mâles et hétérogène pour les femelles provient de différents biotopes voisins les uns des autres (Vallée de Prades, les Grosliers). Ces deux localités ont fourni des femelles intermédiaires dont les genitalia sont caractérisés par l'absence de sangle antévaginale et le début de soudure de deux demi-plaques à leur base; elles sont donc plus près du type *malvae*.

Un certain nombre d'individus mâles présentent un style dont la pointe arrondie et allongée montrerait ainsi une légère tendance vers la structure *malvoides*, on peut l'interpréter comme un vestige d'une hybridation antérieure déjà lointaine.

On ne peut pas ne pas remarquer la différence de structure entre ces deux échantillons de Châtelguyon capturés à quelque vingt années d'intervalle. Dans le premier on observe un mélange des deux formes typiques; dans le second une seule forme est présente, mais certains individus ne sont pas absolument typiques. Il faut se garder cependant de toute conclusion trop hâtive, étant donné le très faible effectif des échantillons, mais le fait est quand même à relever.

2) *Vallée de Chaudefour — Les Chalets, loc. 12 (1300 m).*

J'ai recueilli cet échantillon du 28 mai au 2 juin 1966.

La répartition des caractéristiques des individus qui le composent est représentée sur le graphique 3 (Fig. 14).

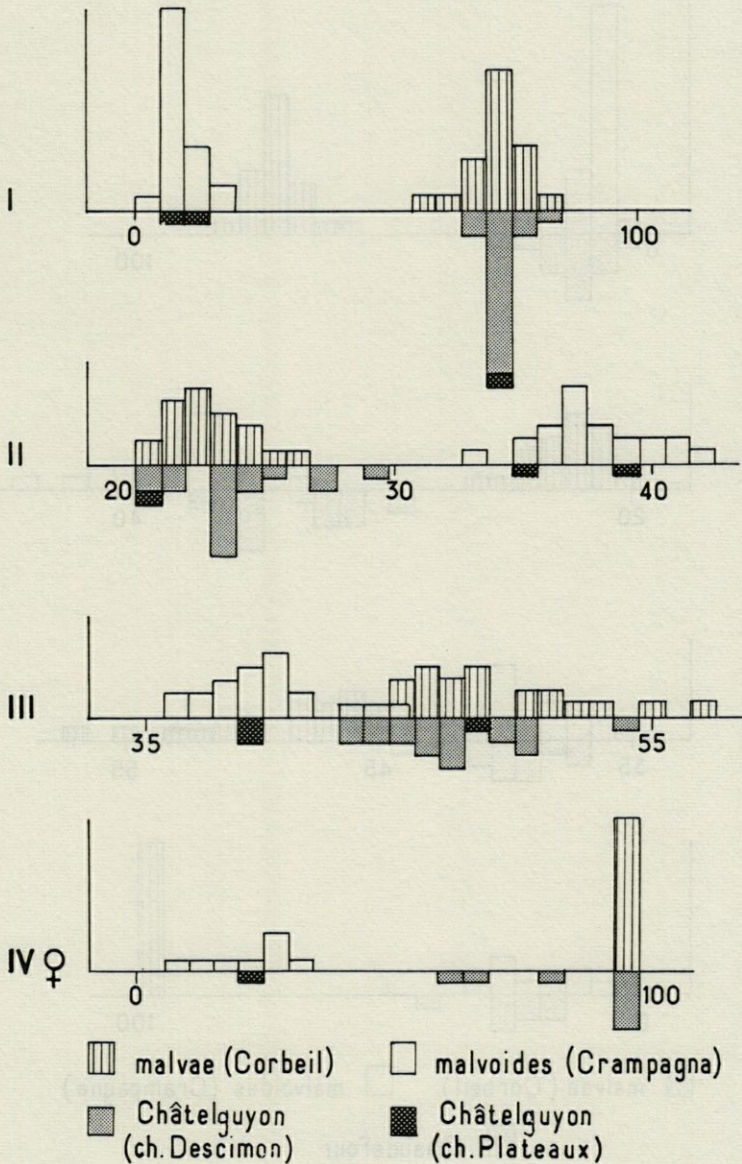


FIG. 13. — Graphique 2. Indices morphométriques des individus de *Châtelguyon* comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*.  
 ch. Descimon : Chasses de M. DESCIMON  
 ch. Plateaux : Chasses de M. PLATEAUX.  
 I) Indice de bifurcation de l'uncus; II) Indice de style; III) Indice de valve;  
 IV) Indice d'échancreure de la plaque sous-génitale. Dans ce graphique et dans les suivants, la population étudiée est placée en dessous de l'axe des abscisses pour ne pas surcharger les figures.

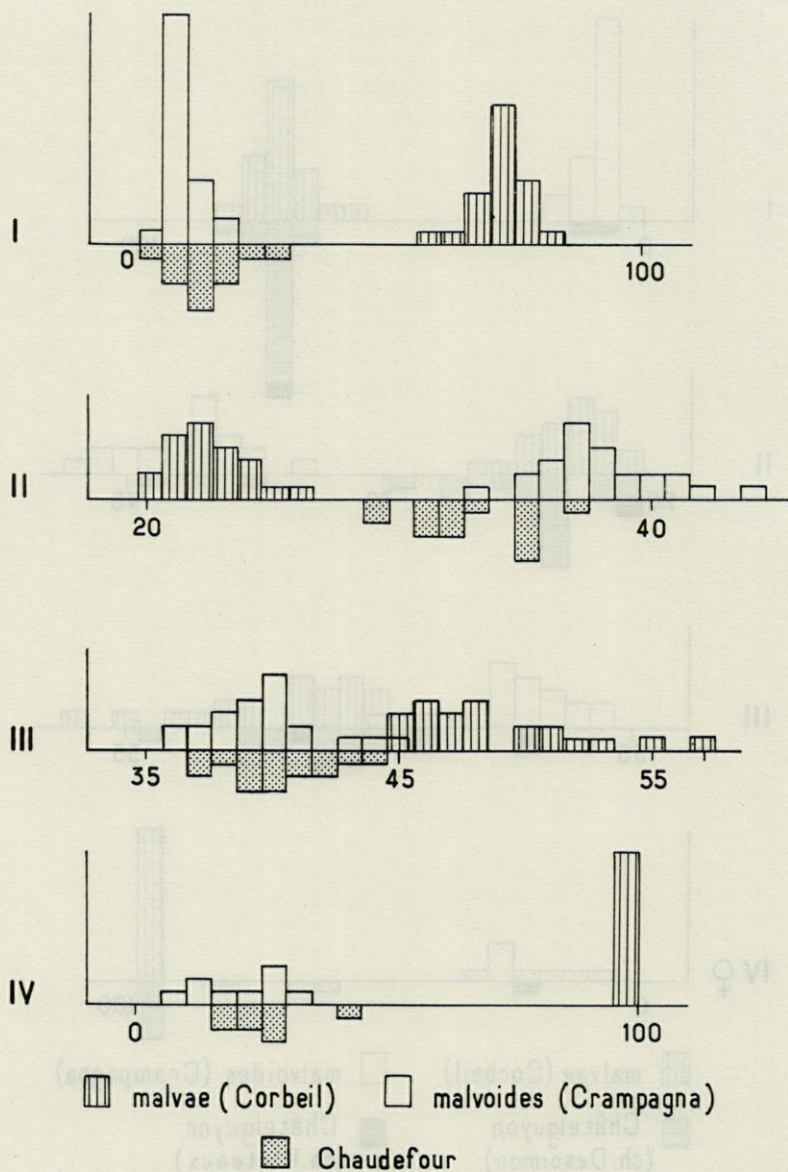


FIG. 14. — Graphique 3. Indices morphométriques des individus de Chaudefour comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

On remarquera que pour le premier indice et le troisième, l'ensemble montre la même dispersion que les *malvoïdes* types. Les caractéristiques morphologiques des apophyses du gnathos et de son bord ventral, ainsi que celles du style sont typiquement *malvoïdes*; si pour de nombreux individus, l'indice de style prend des valeurs intermédiaires, cela est dû à ce que le style est plus redressé par rapport à l'axe de la valve et que sa longueur est évaluée par défaut.

Cet échantillon est issu d'une seule population vivant dans un biotope comparable à celui fréquenté par *malvae*, une prairie bordée par des taillis et dans laquelle pousse *Potentilla aurea*.

### 3) *Les environs immédiats de Clermont-Ferrand.*

Les individus regroupés ici proviennent de différentes localités situées aux abords immédiats de l'agglomération clermontoise; certains sont même étiquetés « Clermont » sans autres précisions. Ils proviennent de différentes collections : GINIBRE, FAIN. Les indices correspondant à ces individus sont groupés dans le graphique 4 (Fig. 15).

a) Les individus étiquetés « Clermont » appartiennent soit à *malvae*, soit à *malvoïdes*; l'un d'eux (n° 84 P.) montre un uncus assez fendu et une valve large, les autres caractères étant *malvoïdes*, il aurait une tendance hybride. En raison de l'imprécision de la localité on ne peut pousser les conclusions plus avant.

b) L'échantillon de Ceyrat (coll. GINIBRE) loc. 9, présente des caractéristiques d'indices morphométriques correspondant à *malvoïdes* pour 3 mâles et deux femelles bien que, pour les premières, les valeurs observées sortent légèrement des limites de variabilité des formes types. Une femelle est nettement du type *malvae* (1289 G.). Par contre quatre femelles montrent des caractères de la plaque intermédiaires (78, 81, 90, 132 P.). Cette localité montre donc un mélange des deux types et des formes intermédiaires, du moins chez les femelles.

Un individu capturé en 1966, au pied du Pic de Gravenoire (1485 G), Loc. 8 (450 m), entre Royat et Ceyrat, montre des caractéristiques *malvae* typiques.

c) Royat, Loc. 7 (400 m). De cette localité, je n'ai qu'un seul exemplaire femelle (1292 G) provenant de la collection FAIN et qui présente un indice d'échancrure de la plaque nettement intermédiaire (Ind. pl. 58 p. cent).

d) Berzet, Loc. 6 (750-800 m). Au-dessus de Ceyrat, à la sortie de la forêt, dans une prairie bordée par une lande à genêts, ont



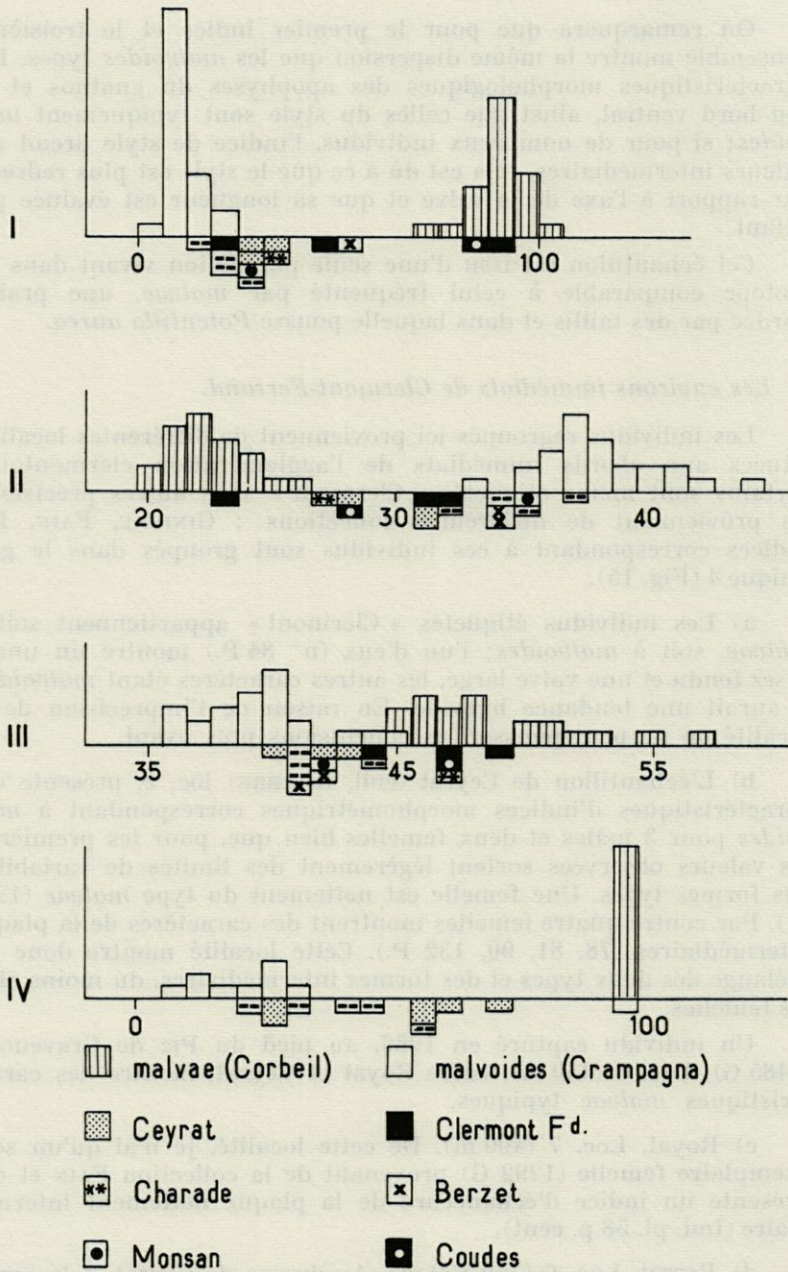


FIG. 15. — Graphique 4. Indices morphométriques des individus des environs immédiats de Clermont-Ferrand comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

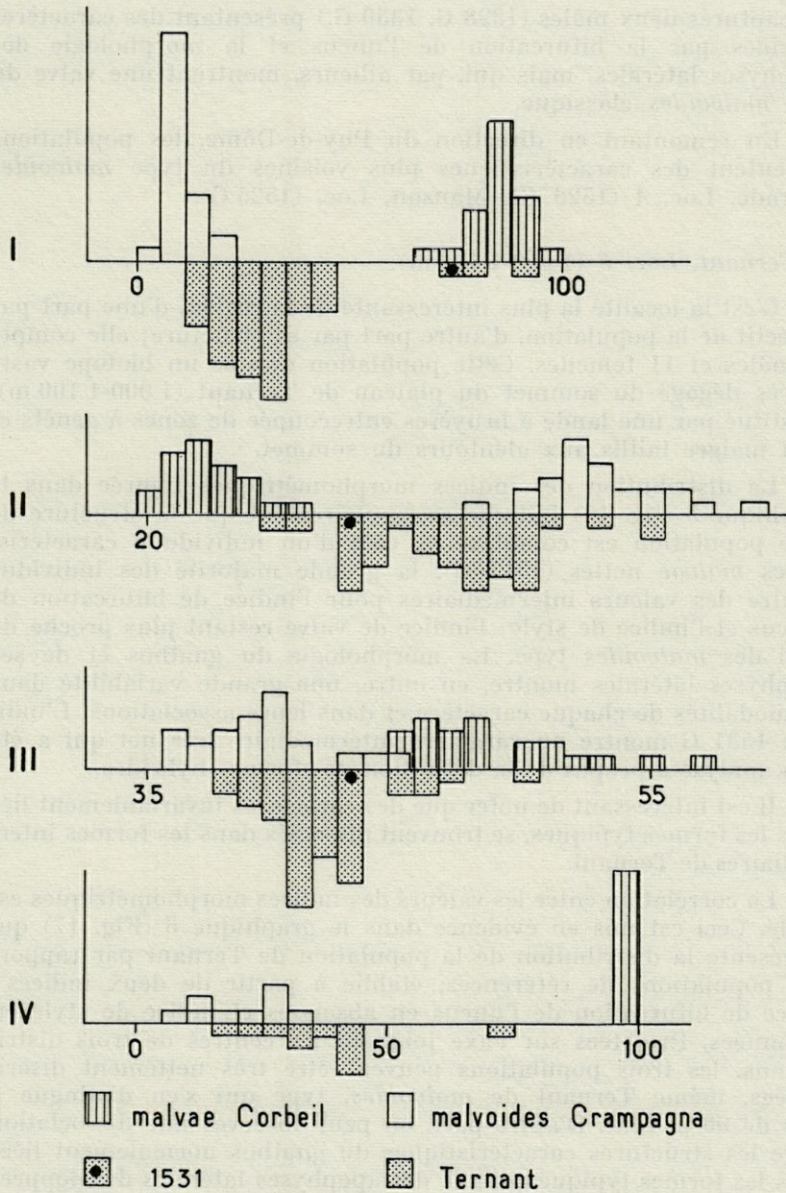


FIG. 16. — Graphique 5. Indices morphométriques des individus de la population de Ternant comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

été capturés deux mâles (1328 G. 1330 G.) présentant des caractères hybrides par la bifurcation de l'uncus et la morphologie des apophyses latérales, mais qui, par ailleurs, montrent une valve du type *malvoides* classique.

En remontant en direction du Puy-de-Dôme, les populations présentent des caractéristiques plus voisines du type *malvoides* Charade, Loc. 4 (1526 G), Manson, Loc. (1525 G).

#### 4) Ternant, Loc. 3 (1 000-1 100 m).

C'est la localité la plus intéressante de la région, d'une part par l'effectif de la population, d'autre part par sa structure; elle compte 43 mâles et 11 femelles. Cette population occupe un biotope vaste et très dégagé du sommet du plateau de Ternant (1 000-1 100 m), constitué par une lande à bruyères entrecoupée de zones à genêts et d'un maigre taillis aux alentours du sommet.

La distribution des indices morphométriques figurée dans le graphique 5 (fig. 16) indique assez clairement que la structure de cette population est complexe. A côté d'un individu à caractéristiques *malvae* nettes (1517 G), la grande majorité des individus montre des valeurs intermédiaires pour l'indice de bifurcation de l'uncus et l'indice de style; l'indice de valve restant plus proche de celui des *malvoides* type. La morphologie du gnathos et de ses apophyses latérales montre, en outre, une grande variabilité dans les modalités de chaque caractère et dans leurs associations. L'individu 1531 G montre un caractère intermédiaire très net qui a été déjà analysé à propos de la définition des formes hybrides.

Il est intéressant de noter que des caractères invariablement liés dans les formes typiques, se trouvent dissociés dans les formes intermédiaires de Ternant.

La corrélation entre les valeurs des indices morphométriques est faible. Ceci est mis en évidence dans le graphique 6 (Fig. 17) qui représente la distribution de la population de Ternant par rapport aux populations de références, établie à partir de deux indices : indice de bifurcation de l'uncus en abscisses et indice de style en ordonnées. Projetées sur l'axe joignant les centres de trois distributions, les trois populations peuvent être très nettement discriminées, même Ternant de *malvoides*, type qui s'en distingue à plus de 90 p. cent. D'autre part, on peut observer une dissociation entre les structures caractéristiques du gnathos normalement liées dans les formes typiques; ainsi, des apophyses latérales développées et épineuses peuvent se trouver associées à un bord ventral du type *malvae* (cas normal chez *malvae*) dans les individus (1438, 1495, 1498, 1517) ou au contraire associées à un bord ventral inerme (1486, 1516, 1520, 1526); de même des apophyses simples du type *mal-*

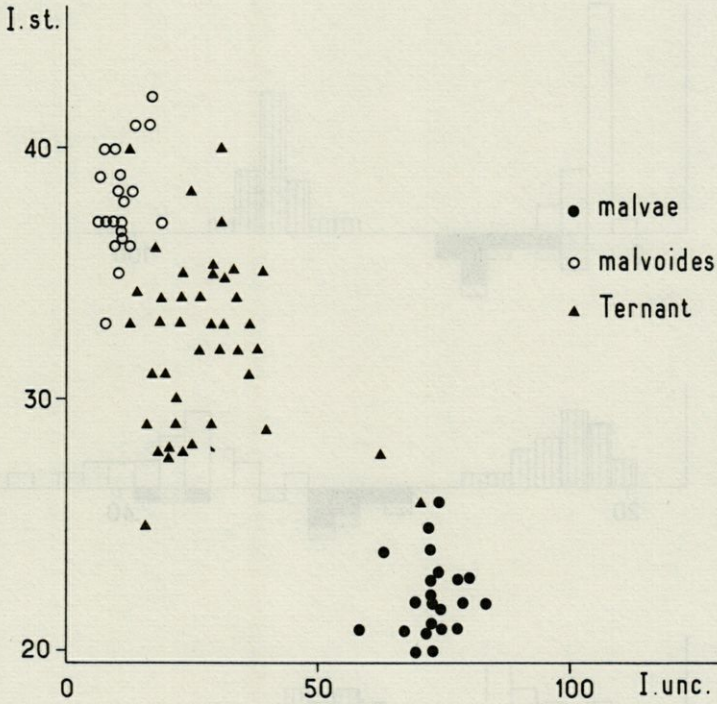


Fig. 17. — Graphique 6. Distribution des individus de Ternant par rapport à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides* en considérant simultanément les deux indices les plus discriminants : l'Indice de bifurcation de l'uncus (I. unc.) et l'Indice de style (I. st.).

*voides* peuvent être associées à un gnathos à bord ventral lisse (cas le plus fréquent) ou à un gnathos de type *malvae* (1504, 1513) en présentant un bord épaissi (1488, 1515, 1522).

Il est à noter que l'anomalie trouvée chez certains *malvoides* de Crampagna se retrouve chez certains *malvoides* de Ternant, associée ou non à des apophyses épineuses (1508, 1516, 1522) (voir fig. 1).

*Analyse de la descendance des femelles de Ternant* : un certain nombre de femelles ont été mises à pondre, dont une séparément (♀D). Le graphique 7 (fig. 18) montre la répartition des individus qui en sont issus. Prise dans son ensemble, cette descendance montre la même distribution que celle de la population mère, aussi bien pour les mâles que pour les femelles. La distribution de la descen-

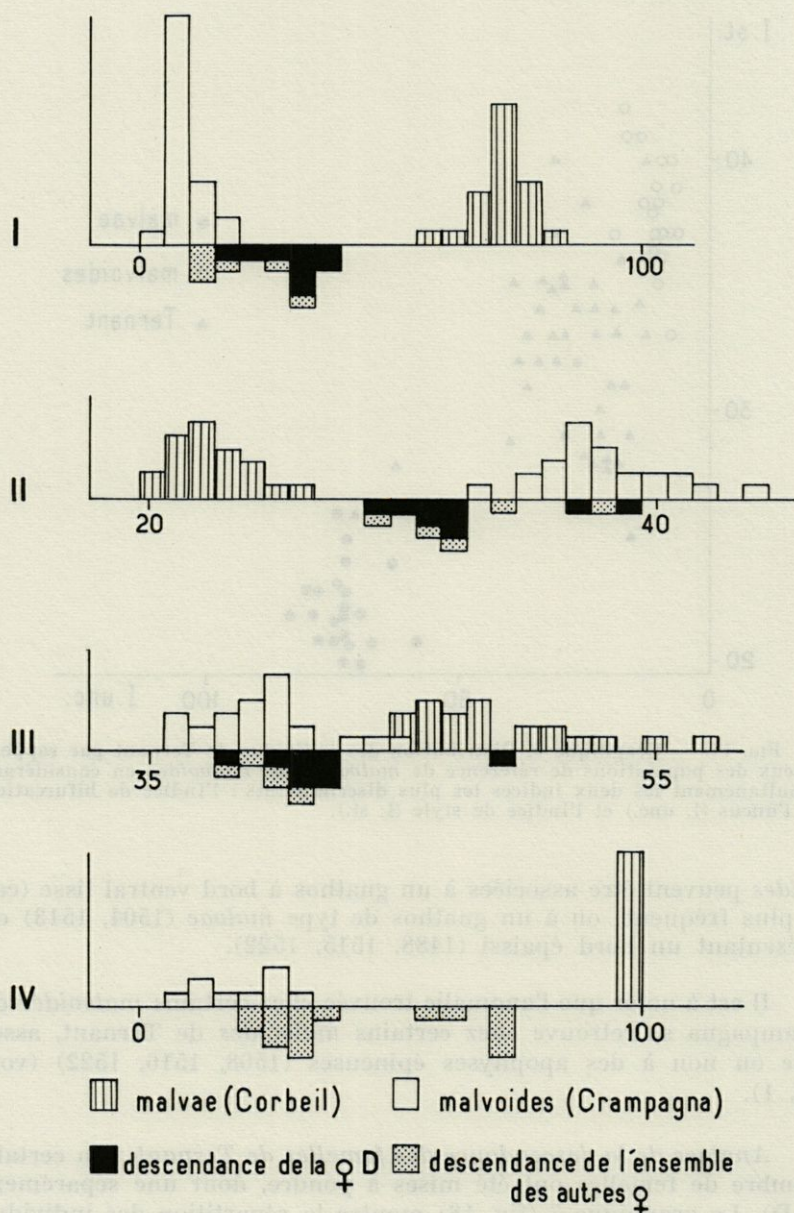


FIG. 18. — Graphique 7. Indices morphométriques des descendants des femelles de Ternant comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).

dance de la femelle D est tout aussi dispersée que l'ensemble de la descendance des autres femelles. Chez de nombreux individus, les apophyses du gnathos ont tendance à s'étirer en une pointe longue et mince.

#### B. — ZONE D'HYBRIDATION DE LA LOIRE.

Cette région a été étudiée essentiellement sur du matériel aimablement communiqué par mes collègues BERARD et DESCIMON. La carte de la figure 19 représente les répartitions respectives de *malvae* et *malvoides*; ce dernier occupe les Monts du Vivarais et le bord sud-ouest des Monts du Forez, il vole à Margerie, mais il est remplacé par *malvae* au nord et au nord-ouest; *malvae* vole à St Germain de l'Herm. Il occupe également les Monts du Lyonnais et la plaine de la Limagne de Loire, il remonte la vallée de la Loire et on le retrouve à Aurec (Loc. 4) (Haute-Loire). L'extrême limite sud n'est pas connue avec précision. Le contact et l'hybridation entre *malvae* et *malvoides* se réalisent sur le versant nord des Monts du Vivarais dans diverses localités (Fraisse, Le Bessat, le Mont Pilat).

##### a) *Fraisse* (Loc. 3).

Cet échantillon (DESCIMON II-16-V-65) est composé de 6 mâles dont cinq présentent des caractéristiques morphologiques et morphométriques *malvae* typiques, mais le sixième (1267 G) est un hybride net avec un uncus profondément fendu, un gnathos du type *malvae*, mais avec des apophyses réduites, la valve est large avec un point anguleux au bord ventral mais le style est développé comme celui de *malvoides* (Fig. 1 c).

##### b) *Tarentaise* (Loc. 5).

Echantillon de trois individus communiqués par BERARD et composé de deux mâles à caractères *malvoides* nets et d'une femelle (567 G) dont la plaque génitale profondément échancrée est le témoignage d'une hybridation antérieure.

##### c) *Le Bessat* (Loc. 6).

L'échantillon du Bessat (BERARD 1954-60) est composé essentiellement de trois mâles de *malvoides* dont un (571 G) possède des apophyses du gnathos peu développées et légèrement épineuses, et deux femelles *malvoides*.

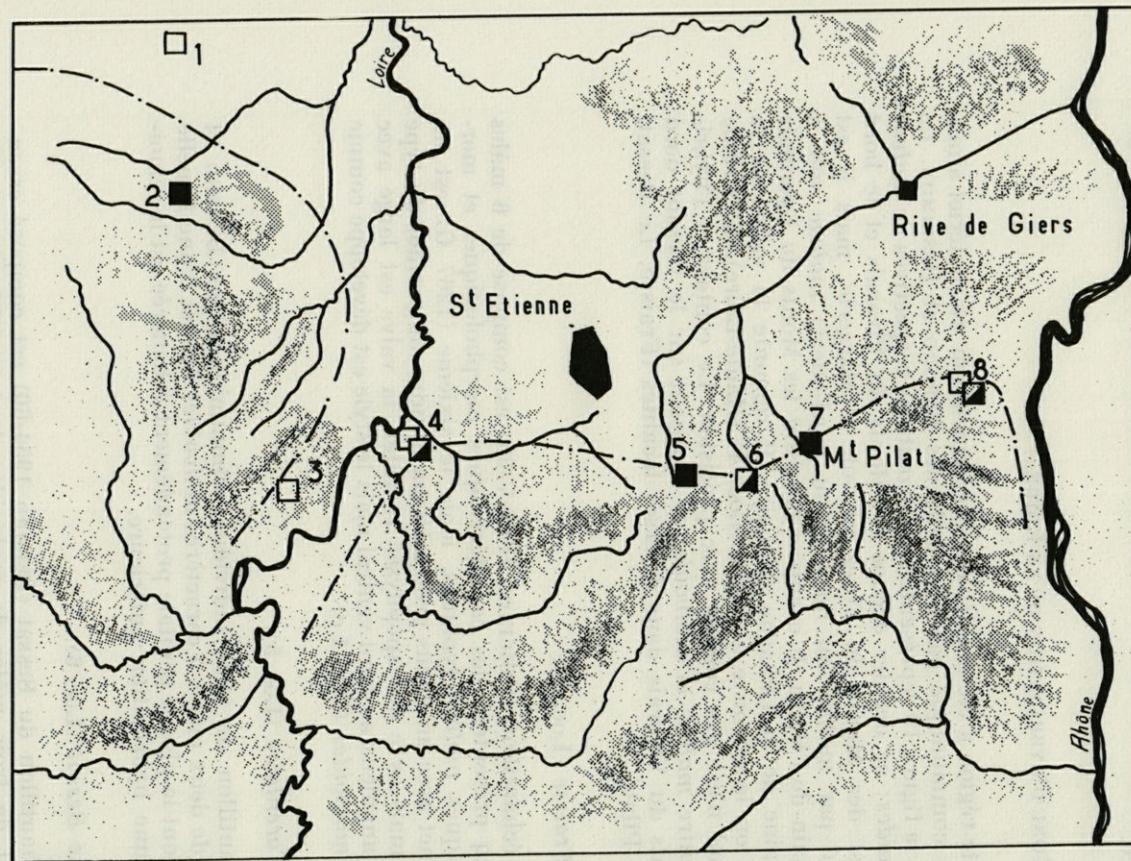


FIG. 19. — Carte de la zone de contact de la région de St-Etienne (Loire).  
 La ligne de points-tirés figure la limite approximative entre *malvae* et *malvoides*.  
 Les carrés blancs indiquent la présence de *malvae*. Les carrés noirs celle de *malvoides*. Les carrés blancs et noirs celle d'intermédiaires.

1. Montbrisson  
 2. Margerie  
 3. Aurec

4. Fraisse  
 5. Tarentaise  
 6. Le Bessat

7. Mt. Pilat  
 8. Pellussin

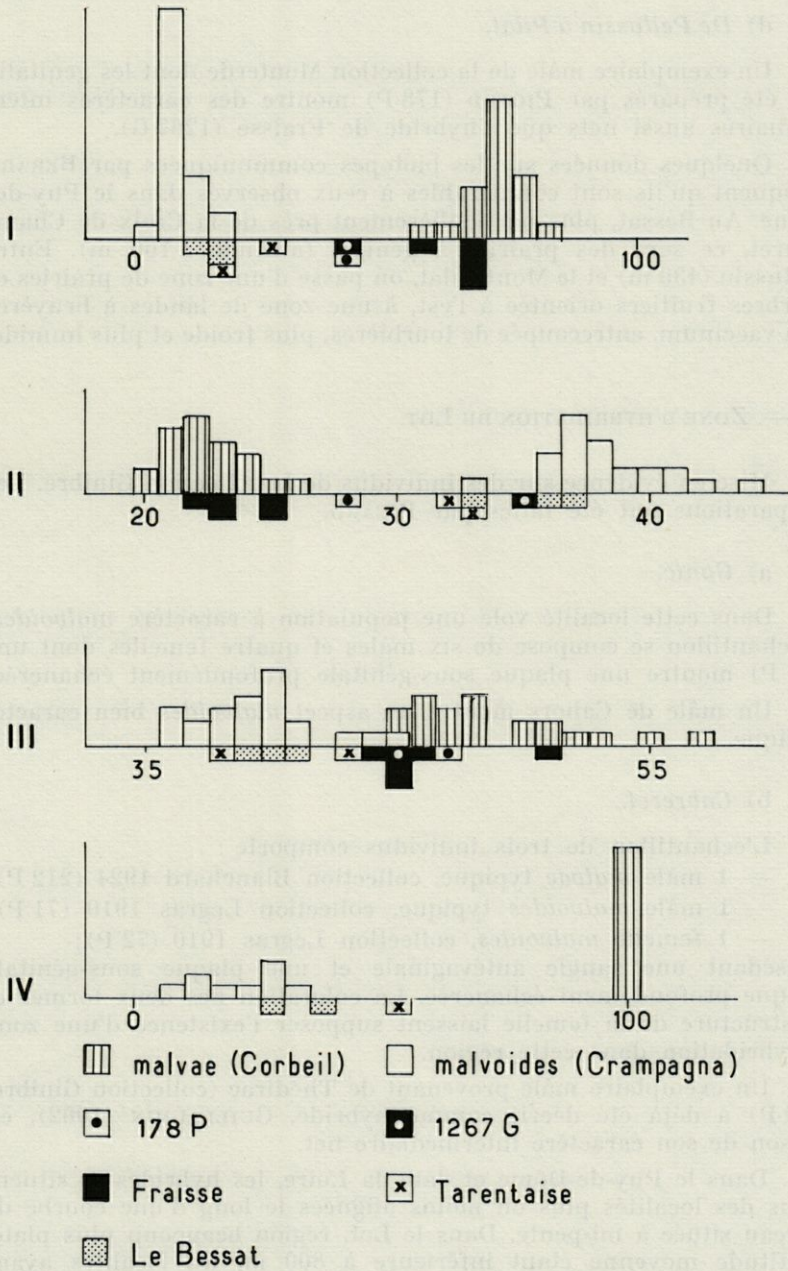


FIG. 20. — Graphique 8. Indices morphométriques des individus de la Loire comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).



d) *De Pellussin à Pilat.*

Un exemplaire mâle de la collection Mouterde dont les genitalia ont été préparés par PICARD (178 P) montre des caractères intermédiaires aussi nets que l'hybride de Fraisse (1267 G).

Quelques données sur les biotopes communiquées par BERARD indiquent qu'ils sont comparables à ceux observés dans le Puy-de-Dôme. Au Bessat, plus particulièrement près de la Croix de Chambouret, ce sont des prairies à *genista* (altitude 1 100 m). Entre Pellussin (430 m) et le Mont Pilat, on passe d'une zone de prairies et d'arbres fruitiers orientée à l'est, à une zone de landes à bruyères et à *vaccinum*, entrecoupée de tourbières, plus froide et plus humide.

## C. — ZONE D'HYBRIDATION DU LOT.

Mise en évidence sur des individus de la collection Ginibre. Les préparations ont été faites par PICARD.

a) *Ganic.*

Dans cette localité vole une population à caractère *malvoïdes*. L'échantillon se compose de six mâles et quatre femelles dont une (99 P) montre une plaque sous-génitale profondément échancrée.

Un mâle de Cahors montre un aspect *malvoïdes* bien caractéristique.

b) *Cabreret.*

L'échantillon de trois individus comporte :

- 1 mâle *malvae* typique, collection Blanchard 1924 (212 P);
- 1 mâle *malvoïdes* typique, collection Legras 1910 (71 P);
- 1 femelle *malvoïdes*, collection Legras 1910 (72 P);

possédant une sangle antévaginale et une plaque sous-génitale unique profondément échancrée. La coloration des deux formes et la structure de la femelle laissent supposer l'existence d'une zone d'hybridation dans cette région.

Un exemplaire mâle provenant de Thédillac (collection Ginibre, 229 P) a déjà été décrit comme hybride, GUILLAUMIN (1962), en raison de son caractère intermédiaire net.

Dans le Puy-de-Dôme et dans la Loire, les hybrides se situent dans des localités plus ou moins alignées le long d'une courbe de niveau située à mi-pente. Dans le Lot, région beaucoup plus plate, l'altitude moyenne étant inférieure à 800 m, les localités ayant donné des hybrides sont plus dispersées. L'insuffisance de matériel

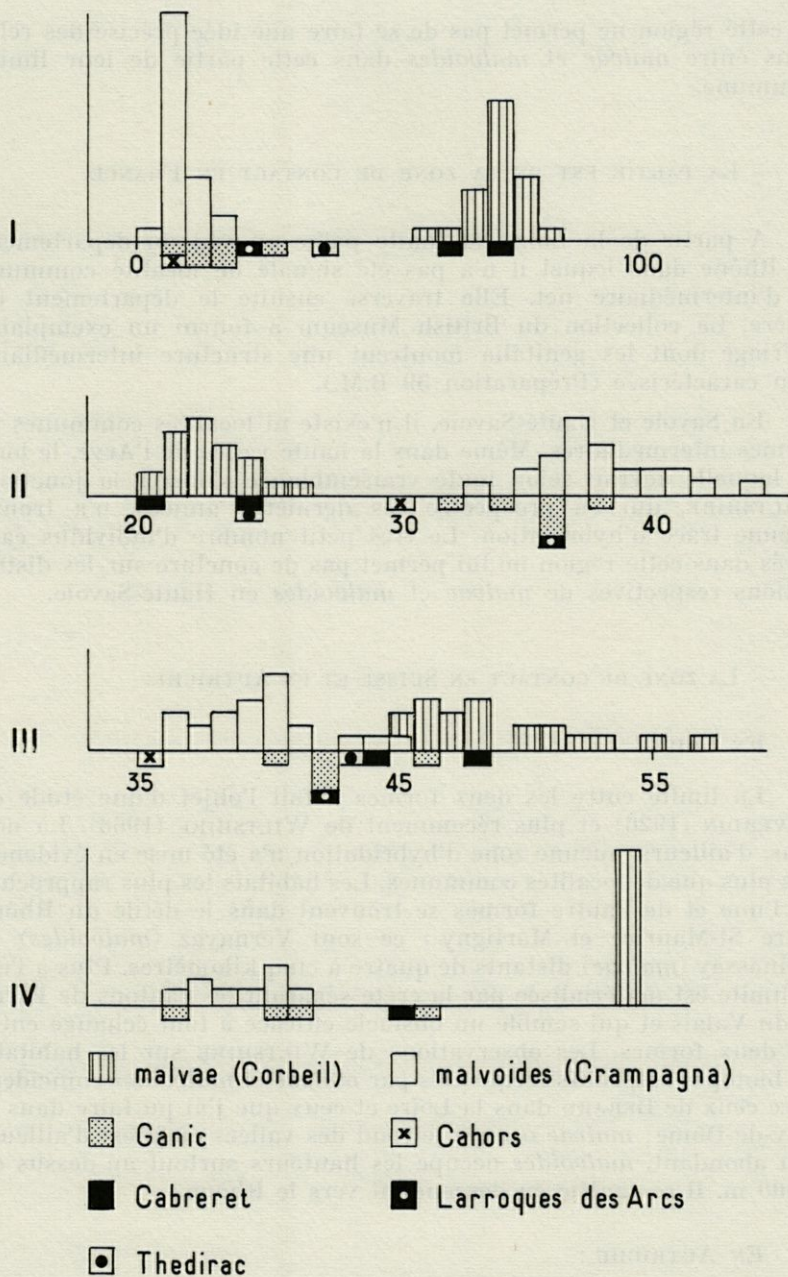


FIG. 21. — Graphique 4. Indices morphométriques des individus du Lot comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

de cette région ne permet pas de se faire une idée précise des relations entre *malvae* et *malvoides* dans cette partie de leur limite commune.

#### D. — LA PARTIE EST DE LA ZONE DE CONTACT EN FRANCE.

A partir de la Loire, la limite passe au sud du département du Rhône dans lequel il n'a pas été signalé de localité commune ni d'intermédiaire net. Elle traverse ensuite le département de l'Isère. La collection du British Museum a fourni un exemplaire d'Uriage dont les genitalia montrent une structure intermédiaire bien caractérisée (Préparation 39 B.M.).

En Savoie et Haute-Savoie, il n'existe ni localités communes ni formes intermédiaires. Même dans la haute vallée de l'Arve, le long de laquelle devrait selon toute vraisemblance s'opérer la jonction, WILTSHIRE, qui l'a prospectée ces dernières années, n'a trouvé aucune trace d'hybridation. Le très petit nombre d'individus capturés dans cette région ne lui permet pas de conclure sur les distributions respectives de *malvae* et *malvoides* en Haute-Savoie.

#### E. — LA ZONE DE CONTACT EN SUISSE ET EN AUTRICHE.

##### EN SUISSE :

La limite entre les deux formes a fait l'objet d'une étude de REVERDIN (1926) et plus récemment de WILTSHIRE (1966). Là non plus, d'ailleurs, aucune zone d'hybridation n'a été mise en évidence, pas plus que de localités communes. Les habitats les plus rapprochés de l'une et de l'autre formes se trouvent dans le défilé du Rhône entre St-Maurice et Martigny : ce sont Vernayaz (*malvoides*) et Epinassay (*malvae*) distants de quatre à cinq kilomètres. Plus à l'est la limite est matérialisée par la crête séparant les cantons de Berne et du Valais et qui semble un obstacle efficace à tout échange entre les deux formes. Les observations de WILTSHIRE sur les habitats, les biotopes respectifs fréquentés par *malvae* et *malvoides* coïncident avec ceux de BERARD dans la Loire et ceux que j'ai pu faire dans le Puy-de-Dôme; *malvae* occupe le fond des vallées où il est d'ailleurs peu abondant, *malvoides* occupe les hauteurs surtout au-dessus de 1 500 m. Il se raréfie en descendant vers le Rhône.

##### EN AUTRICHE :

KAUFFMANN (1955) a analysé une zone d'hybridation dans la

région d'Innsbrück. La répartition de l'échantillon étudié est la suivante :

Innsbrück . . . .	9 <i>malvoides</i>	—	4 <i>malvae</i>	—	1 hybride mâle
Kranebitten ..	2 <i>malvoides</i>	—	3 <i>malvae</i>		
Mulhäü (Inns- brück) . . . . .	1 <i>malvoides</i>	—	2 <i>malvae</i>		
Hotteingen Alp.	4 <i>malvoides</i>	—		—	1 hybride mâle
Otztal . . . . .	5 <i>malvoides</i>	—	2 <i>malvae</i>		

Les genitalia hybrides se rapprochent beaucoup du type *malvoides* et ne correspondent vraisemblablement pas à des hybrides de première génération. Par leurs caractères externes ces hybrides seraient plutôt, d'après KAUFFMANN, du type *malvae*. Une femelle de Zirl, dont l'armure est représentée, semble, autant que l'on puisse en juger sur la photographie, correspondre à une structure hybride se rapprochant plus de *malvae* que de *malvoides*.

Enfin ALBERTI (1956) a décrit trois hybrides mâles provenant de Trieste. Par leur uncus profondément fendu, la structure du gnathos et des valves ces individus présentent également des caractères intermédiaires qui en font des hybrides nets.

## DISCUSSION

### *Particularités des formes intermédiaires considérées comme des hybrides.*

Un fait assez remarquable et sur lequel il faut insister, est qu'en aucun cas les hybrides ne présentent des caractéristiques uniformément intermédiaires pour tous les éléments de l'armure génitale. Ils se présentent au contraire comme une mosaïque d'éléments de l'une et de l'autre forme et aussi d'éléments dont les caractéristiques sont intermédiaires entre celles des deux parents. L'exemple le plus frappant est celui de l'hybride 1531 de Ternant déjà cité, qui possède le gnathos de *malvae*, les valves de *malvoides*, et un uncus intermédiaire. Il n'est pas douteux qu'une analyse génétique basée sur des hybridations expérimentales donnerait une explication de ces faits et montrerait que certains caractères sont à déterminisme monofactoriel ou du moins sous la dépendance de systèmes comportant un petit nombre de gènes majeurs dominants dans l'une des formes (la forme des valves par exemple), alors que d'autres caractères sont déterminés par un système polygénique banal (comme la bifurcation de l'uncus par exemple). Ces faits ne sont pas isolés,

on les retrouve chez les hybrides de *Carlinae cirsii*; là, le puzzle s'étend aux caractères externes très différents chez les formes parentes. Cette structure en mosaïque des hybrides naturels se rencontre également dans d'autres groupes comme les Diptères (Drosophilides) BOCQUET (communication personnelle).

#### LE TAUX D'HYBRIDATION.

Le tableau ci-dessous donne la répartition des hybrides observés en France et en Autriche.

Localités	N	<i>malvae</i>		Intermédiaires		<i>malvoïdes</i>		%
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	
<b>Lot</b>								
Cabreret	2	1					1	
Ganic	11	1			1		6	4
Thédirac	1			1				
<b>Puy-de-Dôme</b>								
Environs de Clermont-Fd	22	Clermont-Fd			1			
		Ceyrat	1	3	2	1	4	
		Royat			1		2	
		Berzet			2			
Chatel- Guyon	18	Ch. Plateaux		1		2		
		Ch. Descimon		1	3			
Ternant	54	2		35	6	6	5	75 %
<b>Loire</b>	15							
Fraisse		3		3				
Le Bessat				1		4	3	26 %
Mont Pilat				1				
<b>Autriche</b>								
Innsbrück	47	12		2		33		4 %

Les pourcentages indiqués ne reflètent pas la proportion réelle des hybrides, sauf dans le cas de Ternant qui est un échantillon représentatif d'une population locale. Les autres échantillons sont de composition très hétérogène et la précision sur les localités est souvent très insuffisante; les pourcentages indiqués à leur sujet ne donnent qu'une indication approximative, qu'il convient de maintenir à sa juste valeur.

Dans l'ensemble la proportion d'hybrides est nettement plus élevée en France qu'en Autriche. Il est possible que KAUFFMANN n'ait considéré comme hybrides que les intermédiaires les plus caractérisés et qu'il ait rangé dans l'une ou l'autre des deux espèces les hybrides résultant des croisements en retour, avec les formes parentales.

La composition de la population de Ternant est assez singulière, elle ne correspond certainement pas à un brassage intense des deux formes, mais évoque plutôt une contamination d'une population *malvoides* par quelques individus *malvae* (vraisemblablement par des mâles d'ailleurs). Il serait intéressant de préciser les modalités d'immigration de *malvae* dans cette population. Est-elle constante, si oui quel en est le taux ? Dans ce cas, peut-on expliquer la composition actuelle de la population ? Est-elle en équilibre stable ? Sinon dans quel sens évolue-t-elle ? En supposant une immigration régulière, unidirectionnelle, même faible, on doit aboutir au remplacement progressif de *malvoides* par *malvae*. La comparaison des échantillons de Châtelguyon évoque un phénomène de ce genre. Bien qu'il faille se garder de tirer des conclusions hâtives d'aussi petits effectifs, on doit se rendre à l'évidence que *malvoides* rencontré deux fois sur cinq en 1948, n'est plus représenté dans un échantillon de 23 individus capturés en 1965. L'hypothèse du recul de *malvoides* devant *malvae* serait à vérifier; entreprise délicate, voire impossible, compte-tenu de la distribution extrêmement dispersée, même sporadique des individus. Dans bien des cas, il est difficile d'assimiler un tel peuplement à une population, au sens « d'unité panmictique de reproduction ».

#### STATUT TAXONOMIQUE DE *malvae* ET *malvoides*.

La difficulté reste grande lorsqu'il s'agit de définir les rapports taxonomiques exacts entre *malvae* et *malvoides*.

Nous avons vu qu'elles diffèrent par :

- des caractères morphologiques;
- leurs exigences écologiques;
- leurs caractéristiques biologiques (nombre de générations).

Chacun de ces points peut être un facteur d'isolement efficace. Les différences morphologiques, bien que très importantes, ne sont pas suffisantes pour entraîner une incompatibilité parentale. Cependant selon LORKOVIC (communication personnelle) les croisements ne seraient possibles que dans un seul sens. Les tentatives d'accouplement forcé qu'il a faites ont réussi entre individus appartenant à la même catégorie taxonomique, mais ont été sans succès entre femelles *malvoides* et mâles *malvae*. Le croisement réciproque n'a

pas été tenté, mais serait, d'après lui, réalisable. Les essais de croisement que j'ai faits, dans des conditions semi-naturelles, entre femelles *malvoides* et mâles *malvae* ont été positifs, au moins dans un cas, car une femelle a montré, à la dissection, un spermatophore dans la bourse copulatrice; elle n'a malheureusement pas pondu. Il est fort probable que les croisements naturels à Ternant se font également dans ce sens. Les immigrants *malvae* sont des mâles que l'on retrouve dans la population alors que toutes les femelles sont *malvoides* ou hybrides.

Les différences écologiques sont assez sensibles et constituent peut-être le facteur d'isolement le plus efficace dans les régions qui n'ont pas été trop perturbées par l'action humaine. Le déboisement, le développement des cultures, le reboisement en résineux, l'extension des zones urbaines, ont profondément perturbé les conditions naturelles et sont à l'origine de biotopes nouveaux, comme certaines friches, qui peuvent convenir aussi bien à *malvae* qu'à *malvoides*. Dans ces habitats, où la densité de population est souvent extrêmement faible, le comportement respectif des deux espèces est perturbé. C'est dans de tels biotopes, comme ceux entourant la ville de Clermont-Ferrand, que l'on rencontre les petits échantillons très hétérogènes. Une autre conséquence de la raréfaction, en Limagne, des « niches écologiques » de *malvae* est que ce dernier a tendance à se réfugier dans les hauteurs, ce qui explique ainsi la contamination des populations de *malvoides* en altitude.

Les différences biologiques, relatives au nombre de générations, sont, comme nous l'avons vu, efficaces, bien qu'incomplètement, en plaine, mais n'existent plus dans les régions montagneuses où *malvoides* est monovoltine.

La situation relative de *malvae* et *malvoides* est différente de ce qui a pu être observé chez d'autres espèces de Lépidoptères d'Europe occidentale par BOURGOGNE (1953) chez *Melitaea*, et par PETERSEN (1955) chez *Pieris*.

Dans le cas du couple *Melitaea-athalia* et *M. helvetica*, étudié par BOURGOGNE, les deux formes se comportent comme des sous-espèces « indépendantes » au sens d'HUXLEY, qui s'hybrident très largement le long de la zone de contact, donnant naissance à des populations hybrides à caractéristiques entièrement intermédiaires entre les formes pures. La zone de contact est très large; entre les sous-espèces pures s'étend une zone formée d'une bande médiane, à hybridation forte, dont la largeur varie de 20 à 130 km, bordée de chaque côté par une zone de faible hybridation; c'est un cas classique d'intergradation secondaire (MAYR, 1942).

Chez *malvae*, par contre, la zone d'hybridation est très étroite et ne dépasse pas au maximum une dizaine de kilomètres en largeur,

elle ne montre d'ailleurs jamais de zone médiane à forte hybridation. Les formes hybrides se rencontrent toujours soit à l'état sporadique soit dans une population dont les caractéristiques générales se rapprochent de l'une ou l'autre forme. Je n'ai jamais observé d'échantillons de population réellement mixtes. La zone de contact se présente comme une intrication des deux formes avec « contamination » de populations de l'une par quelques individus de l'autre ? On serait donc en présence d'une zone « d'introgression secondaire » (ANDERSON, 1949).

PETERSEN (1955) a analysé un cas un peu particulier de spéciation entre *Pieris (napi) bryoniae* et *Pieris (napi) napi*; ces deux entités se comportent comme deux sous espèces parfaitement interfertiles dans une partie de leur zone de contact donnant naissance à des populations hybrides; mais se comportent comme deux espèces distinctes dans une autre partie (Alpes) où elles sont interstériles. PETERSEN a montré que cette interstérilité était due à la mortalité des chenilles hybrides à un stade jeune, les conditions locales dans les Alpes ne leur convenant pas. Les éléments d'isolement ne proviennent pas d'incompatibilités parentales, mais de la mortalité des hybrides.

En résumé, *malvae* et *malvoides* peuvent être considérés comme des espèces distinctes qui normalement sont séparées par des barrières à la reproduction d'ordre écologique et parfois biologique, mais entre lesquelles il n'existe pas d'incompatibilités morphologique et génétique. Elles peuvent, dans des conditions particulières, bien qu'assez fréquentes le long de leur ligne de contact, donner naissance à des hybrides naturels, eux-mêmes féconds. Cette situation se rapproche de celle observée chez de petits Crustacés marins littoraux, les *Jaera*, BOCQUET (1953) dont plusieurs espèces vivent côte-à-côte le long des rivages bretons et ne se croisent jamais dans la nature, sauf deux d'entre elles qui présentent une population hybride exceptionnelle à Luc-sur-Mer. Toutes les tentatives de croisement expérimental ont été efficaces avec un rendement plus ou moins grand, suivant les couples d'espèces utilisés. Cet ensemble d'espèces est regroupé dans la super-espèce *Jeara albifrons* Leach (*marina*). Ici la notion de super-espèce est celle de MAYR (1931) c'est-à-dire un groupe monophylétique d'espèces vicariantes.

Déjà SICHEL (1962), après avoir conclu au statut spécifique des quatre formes du groupe *malvae*, les réunissait en une super-espèce. En ne prenant en considération que les deux formes d'Europe occidentale, on peut adopter la même position en faisant remarquer toutefois que les points d'introgression sont relativement nombreux et que l'on n'est pas là en présence d'un cas vraiment typique. Il est prudent de ne pas prendre une position catégorique quant au statut



des formes orientales : *melotis*, *ponticus* et *asiaeclara*. Cette dernière peut être considérée comme une troisième espèce de la super-espèce, dans la mesure où l'on admet actuellement que les formes extrêmes d'un cline géographique très étendu, entre lesquelles tout échange génétique est nul, sont en fait de « bonnes espèces ». Nos connaissances des caractéristiques écologiques et biologiques de *melotis* et *ponticus*, de leurs rapports mutuels et avec *malvae* sont encore insuffisantes; les populations des zones de contact sont totalement inconnues. Nous ne pouvons donc pas actuellement décider de leur place exacte dans la super-espèce *Pyrgus malvae* L.

### RÉSUMÉ

Ce travail a été entrepris dans le but de préciser les rapports taxonomiques entre *Pyrgus malvae* et *P. malvoides*. La comparaison des populations de la zone de contact avec les populations pures nous a conduit à préciser les différences morphologiques, biométriques et biologiques, à analyser les rapports biogéographiques, à rechercher les facteurs d'isolement entre les deux formes.

Les différences morphologiques portent essentiellement sur les génitalia, les deux espèces étant indistingables d'après les seuls caractères externes. Trois indices morphométriques relatifs aux genitalia mâles permettent une très bonne discrimination des formes pures et la mise en évidence dans les populations de la zone de contact de formes intermédiaires considérées comme des hybrides. Ces derniers montrent une structure en mosaïque, formée de la juxtaposition de caractères propres à chacune des formes parentes et de caractères intermédiaires. La définition et la description des formes hybrides femelles a nécessité une analyse plus détaillée de la plaque sous-génitale.

Les rapports biogéographiques entre *malvae* et *malvoides* montrent une situation particulière. Dans l'ensemble de l'aire de répartition, la séparation se fait en fonction de la latitude : *malvae* occupe la partie nord, plus froide, et n'a qu'une seule génération par an; *malvoides* occupe la partie sud, plus chaude, et possède deux générations par an. Mais, sur une bonne partie de sa longueur, la ligne de contact traverse des zones montagneuses dans lesquelles la séparation se fait en fonction de l'altitude; *malvoides* occupe dans ce cas les sommets, plus froids, et n'a plus qu'une génération annuelle.

Les facteurs d'isolement entre les deux espèces ne sont pas dus à des incompatibilités morphologiques ou génétiques puisqu'il

existe des hybrides naturels féconds mais sont surtout d'ordre écologique. *P. malvae* et *malvoides* ne fréquentent pas les mêmes biotopes; de plus en plaine, le décalage entre la génération de *malvae* et les deux générations de *malvoides* est un autre facteur d'isolement qui n'existe pas en montagne.

La perturbation des conditions naturelles par l'action humaine contribue à faire tomber, en partie, les barrières écologiques, favorisant en de nombreux points l'introgression de *malvae* dans des populations de *malvoides*. Au nord du Massif Central, la proportion d'hybrides varie, suivant les localités de 10 à 75 %.

Les différences morphologiques biologiques, écologiques, sont assez importantes, malgré des zones d'introgression réduites et localisées, pour considérer *malvae* et *malvoides* comme deux espèces distinctes, monophylétiques et vicariantes, ce qui permet de les réunir en une « super species », au sens de MAYR (1931).

#### SUMMARY

The purpose of this work is to define more accurately the taxonomic relations between *Pyrgus malvae* and *P. malvoides*.

Comparing the populations of the contact zone with the typical populations, we have been lead to define the morphological, biometrical, biological differences, to analyze the biogeographic relations, to look for the isolating factors between the two species.

Morphological differences affect essentially the genitalia, the two species having the same external characters. Three morphometric indexes for male genitalia provide a good discrimination from typical populations and give evidence of intermediate forms, in the contact zone, which are probably hybrids. These forms show a mosaic structure with parental characters and intermediate characters. A detailed analysis of the genital plate is necessary for the definition and description of hybrid females.

Biogeographical relations between *malvae* and *malvoides* are a special case. In the general area of occurrence, the segregation depends on the latitude : *malvae* is found in the north (colder part) and breeds once a year. *Malvoides* is found in the south (warmer part) and breeds twice a year. But an important section of the contact line passes through mountains where the segregation depends on the altitude : *malvoides* is then found near the summits, which are colder and breeds only once a year. The occurrence of natural and fecond hybrids demonstrate that the isolation of the

two species is not due to morphologic or genetical incompatibility, but is of ecological order. *P. malvae* and *malvoides* do not occur in the same biotopes; moreover, in flat country, the shift between the single generation of *malvae* and the two generations of *malvoides* is another factor of isolation which does not appear on the mountain.

Disturbance of natural conditions by man leads to some deletion of the ecological barriers making easier the infiltration of *malvae* into the *malvoides* populations. In the north of the Massif Central, the hybrid proportion varies from 10 to 75 % among different spots.

Morphological, biological and ecological differences are important enough, in spite of some reduced and well localized introgressive zones to allow us to consider *malvae* and *malvoides* as two distinct species monophyletic and vicariant and to join them together in a « super species » according to MAYR's definition.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die taxonomische Verwandtschaft zwischen *Pyrgus malvae* und *P. malvoides* wird in dieser Arbeit durch Vergleich von reinen und marginalen Populationen untersucht.

Die Unterschiede in der Morphologie, in der Ökologie und in der Biologie beider Formen rechtfertigen ihre artliche Trennung und ihren Zusammenschluss in einer « Superspecies » im Sinne MAYRS (1931).

Beide Arten sind morphologisch nur durch ihre Genitalien zu unterscheiden. Drei morphometrische Richtpunkte der männlichen Geschlechtsorgane gestatten ein genaues Auseinanderhalten der reinen Formen und haben das Vorhandensein von Hybriden in den Kontaktzonen zwischen den Populationen bewiesen.

Die Isolierungsfaktoren liegen, da sich beide Arten kreuzen, nicht auf genetischer, sondern auf oekologischer Ebene. *P. malvae* bewohnt die kälteren Zonen und hat nur eine Generation im Jahr, *P. malvoides* bewohnt die wärmeren Zonen und hat zwei jährliche Generationen. Ein weiterer Trennungsfaktor liegt darin, dass in der Ebene die einzige Generation von *P. malvae* mit den zwei Generation von *P. malvoides* zeitlich nicht zusammenfällt.

Diese Arbeit wurde mit dem Ziel unternommen, die genaue Beziehung der Gesetzes-Einteilung zwischen *Pyrgus malvae* und *P. malvoides* zu präzisieren. Der Vergleich der Bevölkerung der Kontakt-Zonen mit der reinen Bevölkerung hat uns gelehrt um die

morphologischen, biometrischen und biologischen Verschiedenheiten zu präzisieren.

Die morphologischen Verschiedenheiten sind hauptsächlich an den Genitalien erkennbar. Die zwei Gattungen sind nicht nach den äusserlichen Kennzeichen unterscheidbar. Drei morphologische Merkmale bezüglich der männlichen Genitalien erlauben eine gute Unterscheidung der reinen Formen, und bei genauer Betrachtung der Bevölkerung der Kontakt-Zone, zwischenliegende Formen, welche als Hybride bezeichnet werden. Die Letzteren zeigen eine Mosaik-Struktur, von einer Nebeneinanderstellung der eigenen Charaktere geformt, von der jede eine ähnliche Form und zwischenliegende Charaktere hat. Die Erklärung und Beschreibung der weiblichen Hybriden - Formen benötigen eine genauere Analyse der unteren Genital-Platte.

Die Biographischen Beziehungen zwischen *malvae* und *malvoides* zeigen eine besondere Stellung. Die gesamte Fläche wird aufgeteilt und die Trennung erfolgt nach Breiten: *malvae* besetzt die kältere nördliche Hälfte und hat nur eine Zeugung im Jahr. *Malvoides* nimmt die wärmere südliche Hälfte und kennt zwei Zeugungen im Jahr. Während einer langen Strecke durchquert die Berührungslinie Gebirge, in welchen die Trennung nach Höhe erfolgt; In diesem Falle besetzt *malvoides* die kälteren Gipfel und hat nur eine jährliche Zeugung.

Die Abgeschiedenheits-Faktoren zwischen den beiden Gattungen rühren nicht von den morphologischen oder genetischen Unverträglichkeiten her, da natürliche fruchtbare Hybride existieren, welche aber hauptsächlich ökologisch sind. *P. malvae* und *malvoides* besuchen nicht dieselben Biotopen; mehr noch in der Ebene ist die Verschiebung zwischen der Zeugung des *malvae* und den beiden Zeugungen des *malvoides* ein anderer Faktor der Abgeschiedenheit, welcher in den Bergen nicht existiert.

Die Störung der natürlichen Eigenschaften durch menschliches Eingreifen trägt dazu bei, die ökologischen Barrieren fallen zu lassen und begünstigt in mehreren Punkten die Hybridation, in verkleinerten gemeinschaftlichen Zonen des *malvae* in der Bevölkerung der *malvoides*.

Im Norden des Massif Central verändert sich das Verhalten der Hybriden nach Ortlichkeiten von 10 bis 75 %.

Die morphologischen, biologischen und ökologischen Verschiedenheiten sind wichtig, trotz der verkleinerten und lokalisierten gemeinschaftlichen Zonen, um *malvae* und *malvoides* als zwei unterschiedliche Gattungen des gleichen Geschlechtes und zweier geographisch nebeneinanderliegende Zonen, zu betrachten, welches erlaubt, sie in einen « Super Specie » zu vereinigen, im Sinne von MAYR (1931).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTI, B.W., 1952. Wie Zeit. geht *Pyrgus malvoides*. Elw. Edw. im inntal abwärts. *Ent. Z. Stuttgart* : 61.
- ALBERTI, B.W., 1956. Zur Frage Bastard Beldung zwischen *Pyrgus malvae* und *malvoides* Elw. Edw. *Zeit. Weiner Eert. ges.*, 41.
- BERNARDI, G., 1957. Contribution à l'étude des catégories taxonomiques. II. Les règles internationales de la nomenclature zoologique et la notation des catégories taxonomiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 62 : 224-249.
- BERNARDI, G., 1957. Catégories ou concepts taxonomiques exprimant des cas remarquables de spéciation. *Cah. Syst. théorique*, 1.
- BOCQUET, C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90 (4) : 187-450.
- BOURGOGNE, J., 1953. *Melitaea athalia athalia* Rott. et *Melitaea helvetica* Ruhl (*pseudoathalia* Rev.) en France. Etude biogéographique. *Annls. Soc. ent. Fr.*, 72 : 131-176.
- EVANS, Brigadier W.H., 1949. A catalogue of the Hesperiidæ from Europe, Asia and Australia in the British Museum. London.
- GUILLAUMIN, M., 1962. Etude des formes intermédiaires entre *Pyrgus malvae* L. et *P. malvoides* Elw. Edw. (Lep. Hesperiidæ). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67 : 166-173.
- GUILLAUMIN, M., 1963. Les hybrides naturels de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperiidæ). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88 (5-6) : 600-603.
- GUILLAUMIN, M., 1964. Les espèces françaises du genre *Pyrgus* Hubner avec clé de détermination d'après l'armure génitale des mâles. *Alexanor*, III.
- GUILLAUMIN, M., 1966. Détermination des femelles du genre *Pyrgus* (espèces françaises) d'après les caractéristiques de leurs genitalia. *Alexanor*, 4 : 293-302.
- KAUFFMANN, G., 1954. Beobachtung über die ersten Stände einiger alpiner Pyrginae. *Zeit. Wiener Ent. Gesel.*, 39 : 23-28.
- KAUFFMANN, G., 1954-1955. Nochmals über *Pyrgus malvae* und *malvoides* Elw. und Edw. in Nordtirol (Lep. Hesp.), genital anatomische Beiträge. *Mitt. münch ent. Ges.*, 44-45 : 479-485.
- LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, supplément 35 : 1-239.
- PETERSEN, B., 1955. Geographische Variation von *Pieris (napi) bryoniae* durch Bastardierung mit *Pieris napi*. *Zool. Bidr, Ups.*
- PICARD, J., 1948. *Pyrgus (pyrgus) malvae* L. *Revue fr. Lépidopt.*, 11 : 272-283.

- PICARD, J., 1950. Nouvelles notes sur *Pyrgus malvae* L. *Revue fr. Lépidopt.* 12 : 241-245.
- PRÖSE, H., 1955. Ein Betrachtung zum *Pyrgus malvae malvoides* Problem. abs. Beispiel taxonomischer Grenzfälle. *Lep. Hesp. Dt. ent. Z. NF*, 2 : 185-190.
- REVERDIN, J.L., 1926. *Hesperia malvae* L. ou *Hesperia malvoides* Elw. Edw. dans le canton des Grisons. *Schweiz. Ent. Anz.*, 5 Jahrg.
- SAUTER, 1964. Tabellen zur Bestimmung schweizerischer Hesperiid. *Mitt. ent. Ges. Basel*, 14 : 139-151.
- SICHEL, G., 1961. Sottospecie di *Pyrgus malvoides* Elw. Edw. (Lep. HesperIIDae) in Italia. *Boll. Zool.*, 28 (1) : 39-45.
- SICHEL, G., 1962. Contributo alla conoscenza del genere *Pyrgus* « La specie del gruppo *malvae* », con particolare riguardo alla loro origine e evoluzione. *Ann. Inst. Mus. Zool. Napoli*, (3).
- SICHEL, G., 1962. Il differenziamento subspecifico di *Pyrgus malvoides* Elw. Edw. nel suo areale. *Boll. Soc. ent. Ital.*, 92.
- VERITY, R., 1951. Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes de France. *Revue fr. Lépidopt*, I : 1-200.
- WARREN, B.C.S., 1926. Monography of the tribe HesperIIDi (European species). (Lep. Hesp.). *Trans. R. ent. Soc. London* : 74, 1-170.
- WARREN, B.C.S., 1957. Hitherto overlooked anatomical data concerning the genital structure in the Rhopalocera. *Trans. R. ent. Soc. London*, 109 (12) : 361-377.
- WARREN, B.C.S., 1966. *Pyrgus malvae asiaeclara*, Verity. *Entomol. Rec.*, 78 : 173-174.
- WILTSHIRE, E.P. et E. de Bros, 1966. *Pyrgus malvae* L. et *malvoides* Elw. Edw. *Mitt. ent. Ges. Basel*, 16 (4-6) : 110-120.

Reçu le 3 février 1970.