



**HAL**  
open science

# STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU PEUPLEMENT D'EUPHYDRYAS AURINIA ROTTEMBURG (LEPIDOPTERA) DANS LE SUD-OUEST EUROPÉEN

Robert Mazel

► **To cite this version:**

Robert Mazel. STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU PEUPLEMENT D'EUPHYDRYAS AURINIA ROTTEMBURG (LEPIDOPTERA) DANS LE SUD-OUEST EUROPÉEN. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1986, pp.205-225. hal-03024017

**HAL Id: hal-03024017**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03024017v1>**

Submitted on 25 Nov 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.

# STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU PEUPEMENT D'*EUPHYDRYAS AURINIA* ROTTEMBURG (LEPIDOPTERA) DANS LE SUD-OUEST EUROPÉEN

*Structure and evolution of the Euphydryas aurinia Rott.  
population (Lepidoptera) in the south-west of Europe*

Robert MAZEL

Université de Perpignan — Taxonomie expérimentale  
avenue de Villeneuve, 66000 Perpignan

LEPIDOPTERA  
*EUPHYDRYAS AURINIA*  
PLANTE-HÔTE  
ECOTYPE TROPHIQUE  
HYBRIDATION  
EVOLUTION

**RÉSUMÉ.** — Le peuplement du Nymphalide paléarctique *Euphydryas aurinia* Rott., très polymorphe et divisé en un grand nombre de sous-espèces, est étudié du point de vue biologique et évolutif. Des critères morphométriques permettent de séparer des ensembles de populations dont les larves consomment la même plante et qui correspondent sensiblement aux sous-espèces géographiques. L'intervention expérimentale des plantes-hôtes entre ces entités entraîne diverses perturbations des cycles biologiques et révèle l'existence d'un contrôle génétique complexe de la spécificité trophique. Les croisements entre sous-espèces produisent différents degrés d'« hybrid breakdown » mais aucune stérilité absolue n'a été mise en évidence. L'hybridation pluritaxonomique souligne l'importance des rapports gènes-cytoplasme dans ces phénomènes. Sur le terrain, l'analyse morphométrique oppose l'intergradation primaire, par passage d'une plante-hôte à une autre, à l'intergradation secondaire qui s'effectue avec échanges orientés de gènes dans les zones de contact. L'expérimentation concorde avec ces observations. L'adaptation trophique et l'isolement sont enfin considérés dans une perspective évolutive.

LEPIDOPTERA  
*EUPHYDRYAS AURINIA*  
HOSTPLANT  
TROPIC ECOTYPE  
HYBRIDATION  
EVOLUTION

**ABSTRACT.** — The paelearctic checkerspot butterfly *Euphydryas aurinia* is highly polytypic and has been divided into numerous subspecific entities by taxonomists. The present study considers the populations biology and evolutionary aspects of the problem. Thanks to morphometry, it is possible to define entities which coincide with sets of populations characterized by foodplants and distribution areas. These entities may be thus considered as subspecies, both morphologically and biologically. An absolute foodplant specificity is observed in each set of populations; forced foodplant changes result in various perturbations which in many cases are fatal. This specificity is genetically determined in a complex way. Crosses between different subspecies produce various grades of hybrid breakdown; sterility of crosses, in all tested cases, is neither total nor absent. Some intermedian populations have been observed in areas where a contact was to be expected. Morphometric methods allow to disclose gene exchanges and the genesis of a secondary intergradation zone. It is otherwise possible to obtain individuals similar to those found in the contact zone by crossing the two parent subspecies. Although the fact that *E. aurinia* represents only one single species must be considered undoubted, the internal diversity which has been demonstrated raises questions about the definition of a species. Finally the relationships between adaptation, which selects trophic ecotypes, and evolution are discussed.

Il y a plus de douze ans, E. Mayr écrivait : « En dépit de l'énorme littérature sur ce que l'on nomme les races d'hôtes, nous sommes encore loin de comprendre ce phénomène et ses implications évolutives » (1974).

En dehors de toute appréciation sur la valeur des travaux effectués, cette réflexion situe effectivement les bases de la recherche de nombreux lépidoptéristes durant les dernières décennies.

Différentes directions complémentaires ont ainsi été tracées : distribution des plantes de ponte (Wicklund, 1975); reconnaissance des plantes nourricières par les chenilles (Dethier, 1959; Chew, 1975, 1980); éthologie et déterminisme chimique (Schoonhoven, 1969; Erikson et Fenny, 1974; Dethier, 1980); etc. L'équipe californienne constituée autour de P.R. Ehrlich explore, avec un éclairage essentiellement écologique, l'ensemble de ces questions chez le Nymphalide néarctique *Euphydryas editha* Bsdv. (Ehrlich, White, Singer, Mc Kennie, Gilbert, 1975) et en dégage une interprétation évolutive originale.

Avec des moyens beaucoup plus modestes, fondés sur les données de terrain et appuyés par l'élevage et l'hybridation expérimentale, nous avons abordé l'étude des populations d'*Euphydryas aurinia* Rott. dans le sud-ouest de l'Europe (Mazel, 1982a, 1984).

Ce matériel biologique, complété par les espèces et genres voisins, nous permet de proposer quelques éléments de réponse aux questions que pose l'évolution des Insectes phytophages.

## I. — MÉTHODES

### 1. Analyse de la variation du peuplement

Elle utilise classiquement la comparaison des caractères morphologiques et les critères biométriques.

#### A. Morphologie larvaire

Le deuxième segment abdominal des chenilles parvenues à leur dernier stade (Fig. 1) dépourvu de tout appendice, reflète le graphisme propre aux différentes sous-espèces. L'extension des macules claires dorsales et stigmatales oppose deux formes ornementales : celle du type, hétéromorphe, à grandes taches latérales, et celle des sous-espèces méditerranéennes, *beckeri* et *provincialis*, caractérisées par un semis presque uniforme de ponctuations claires.

Les pattes thoraciques habituellement noires ne sont jaunes, à notre connaissance, que dans le groupe de *provincialis*. Ce caractère est récessif dans les croisements.

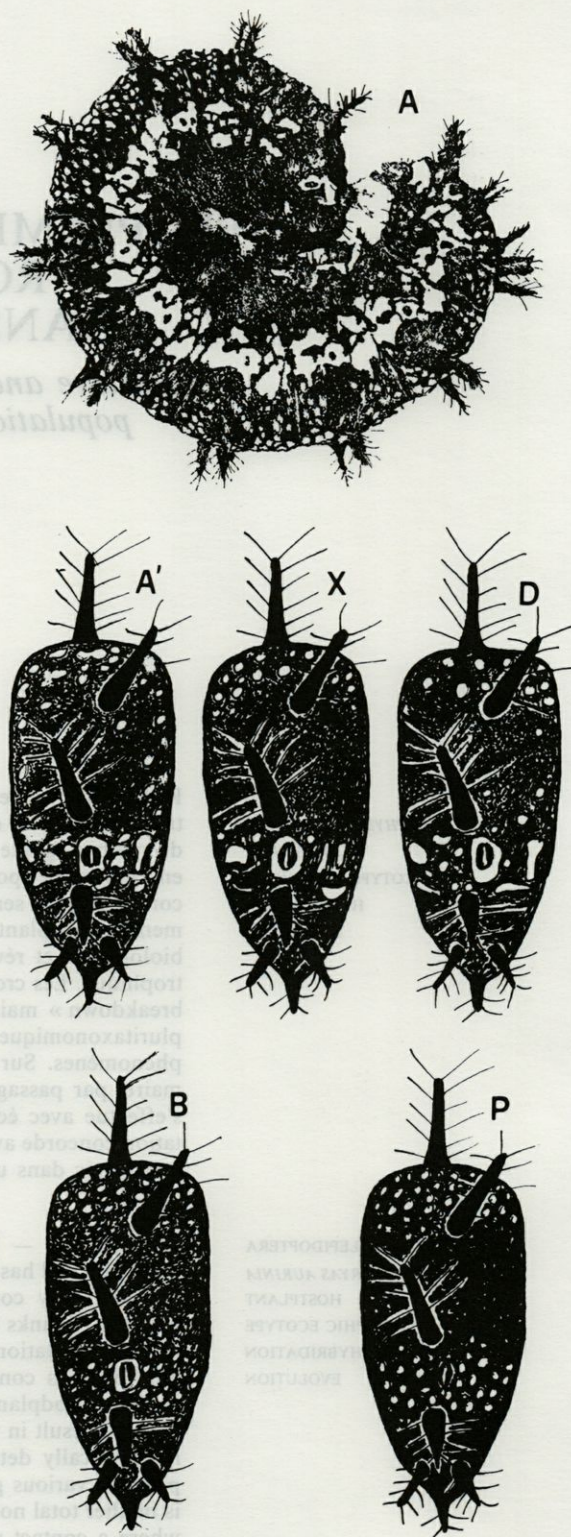


Fig. 1. — Chenilles d'*E. aurinia*. Ornementation générale et détail du deuxième segment abdominal. A, A' : *E. aurinia aurinia*; X : *E. a. xeraurinia*; D : *E. a. pyrenes-debilis*; B : *E. a. beckeri*; P : *E. a. provincialis*. (A : Photo. A. Lerouge; dessin R. Barrière).

*E. aurinia* caterpillars. General ornamentation and detailed view of the second abdominal segment.

**B. Morphologie imaginale**

Graphisme et chromatisme alaires (Fig. 2) demeurent le fondement des séparations subsécifiques originelles. La recombinaison de ces caractères, chez les hybrides expérimentaux, permet de mieux définir leur réalité car ils se manifestent clairement dans le jeu des dominances et récessivités.

**C. Critères morphométriques**

La variation de la largeur de la bande antemarginale de l'aile postérieure, relativement à la dimension de cette même aile, fournit un rapport « d/D » (Fig. 3) (Mazel 1982b) d'utilisation facile, bien visualisé par les histogrammes (Fig. 4) ou les figures diagrammatiques (Fig. 5).

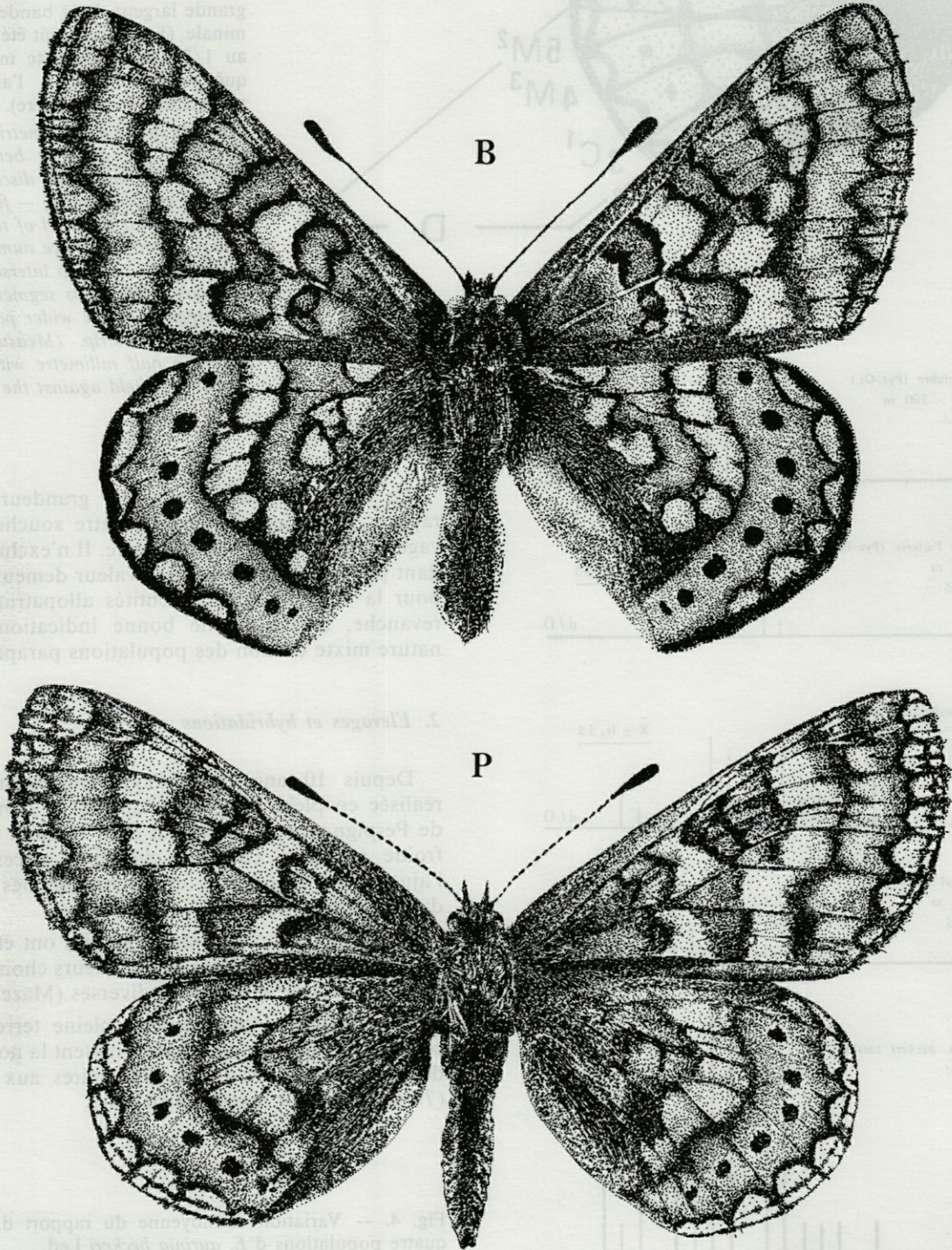


Fig. 2. — B : *E. aurinia beckeri* Led.; P : *E. aurinia provincialis* Bsdv. (Photo. A. Lerouge; dessin S. Agbalo).

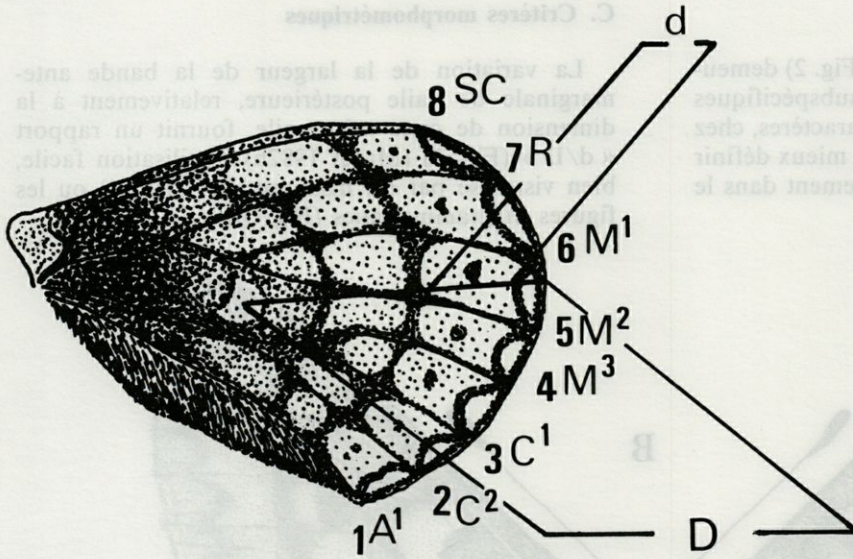
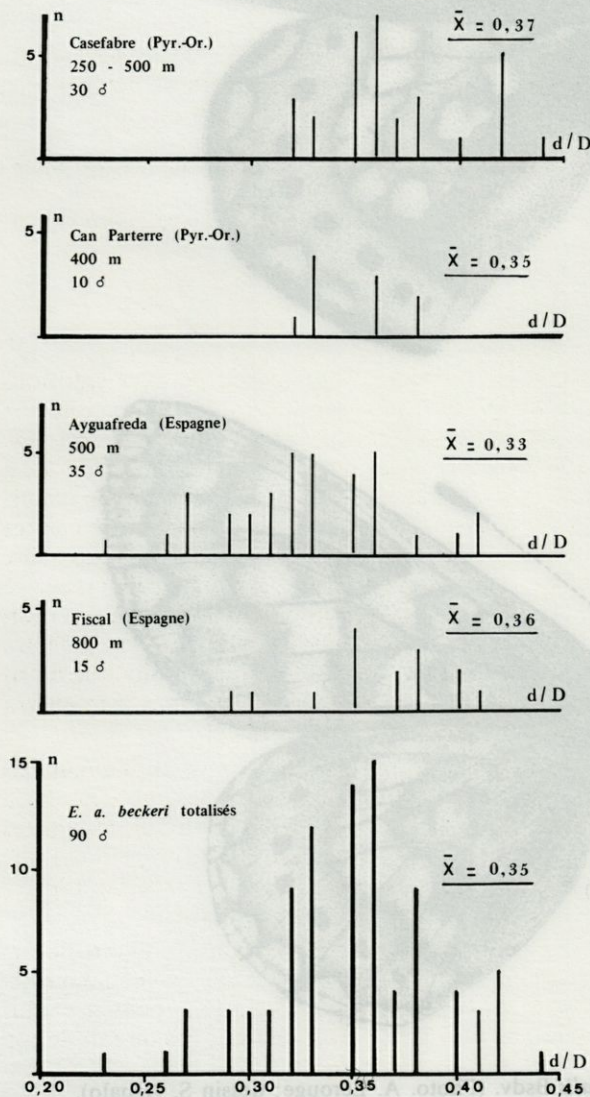


Fig. 3 — Mesure du critère morphométrique «  $d/D$  ».  $D$  : distance entre le centre de la petite macule discale claire et la limite de l'aile, franges non comprises, au niveau du sommet du chevron sub-terminal de l'espace 5.  $d$  : largeur de la bande rouge selon son intersection avec la ligne  $D$  précédente. Ce segment correspond habituellement à la plus grande largeur de la bande ante-terminale. (Les relevés ont été effectués au 1/2 mm sur règle mince placée contre l'aile à l'aide d'un mouvement à crémaillère).

Measure of the morphometric «  $d/D$  » criterium.  $D$  : distance between the centre of the small light discal macula and the tip of the wing — fringes not included — at the level of the subterminal chevron of space number 5.  $d$  : width of the red strip intersecting the previous  $D$  line. This segment usually corresponds to the wider part of the anteterminal strip. (Measurements were taken in half millimetre with a thin, small ruler held against the wing).



La recombinaison exacte des grandeurs de ce rapport, dans les croisements entre souches d'élevage, traduit l'intérêt de ce critère. Il n'exclut cependant pas la convergence et sa valeur demeure faible pour la comparaison des entités allopatriques. En revanche, il donne une bonne indication sur la nature mixte ou non des populations parapatriques.

## 2. Elevages et hybridations

Depuis 10 ans, toute l'expérimentation a été réalisée en plein air, sur le campus de l'Université de Perpignan, avec l'appoint d'un élément de serre froide et d'une chambre climatisée nécessaire à l'ajustement de certains cycles biologiques ou des dates d'émergence.

Seuls les accouplements spontanés ont été effectués par mise en présence des géniteurs choisis, dans des enceintes de dimensions diverses (Mazel, 1984).

Des cultures entretenues en pleine terre ou en pots et des rameaux coupés fournissent la nourriture des chenilles et les fleurs nécessaires aux imagos (*Thymus vulgaris*, *Scabiosa* sp., etc).

Fig. 4. — Variation et moyenne du rapport  $d/D$  chez quatre populations d'*E. aurinia beckeri* Led. Variation and average  $d/D$  ratio in four populations of *E. aurinia beckeri* Led.

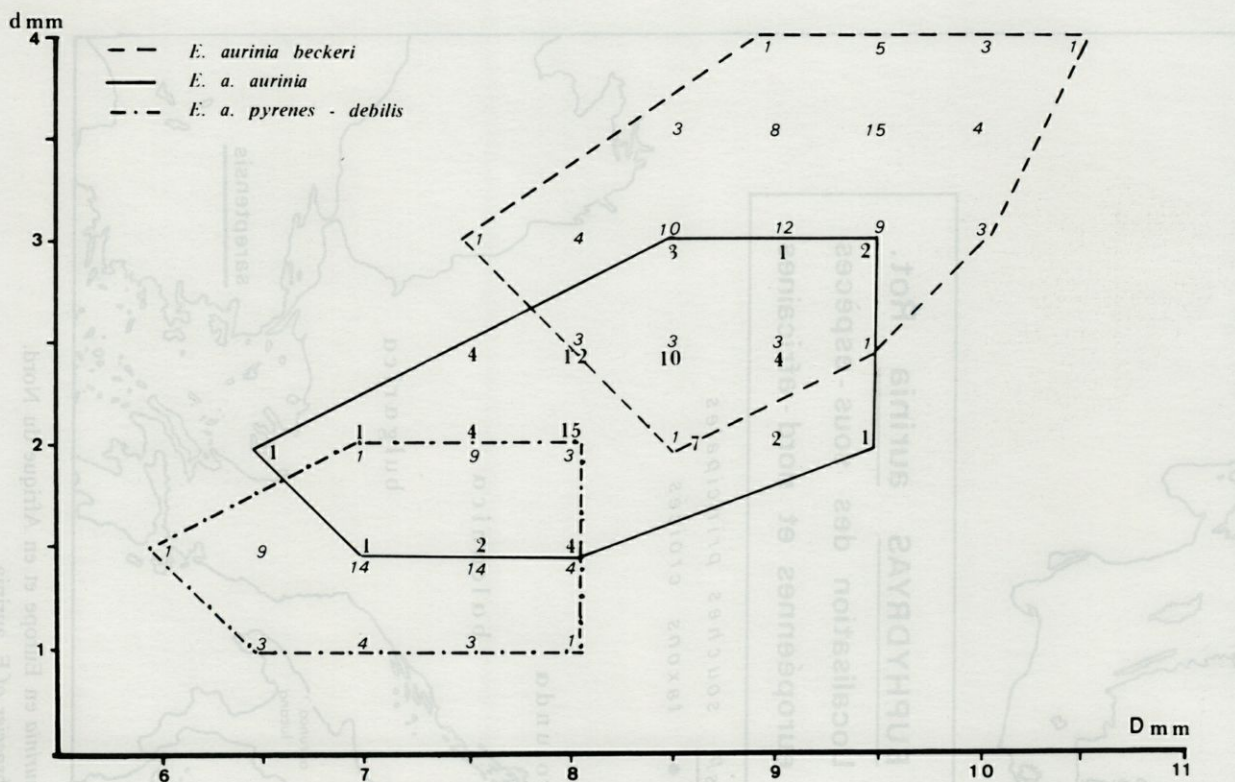


Fig. 5. — Distribution des fréquences de D et d chez trois sous-espèces d'*E. aurinia*. Pour plus de clarté, seule l'enveloppe des points sera généralement utilisée dans les figures.

Distribution of the frequencies of d and D in three subspecies of *E. aurinia*. For purposes of clarity, only the outward limit of the points will generally be used in the figures.

## II. — GÉONÉMIE ET VARIATION DU PEUPLEMENT

### 1. Variation biogéographique

Considérée dans son ensemble, l'entité paléarctique typique que constitue *E. aurinia* s'étend de l'Océan Atlantique au Pacifique, depuis le bord de la mer en Irlande à 2 500 m d'altitude dans les Pyrénées, les Alpes, le Caucase, etc.

A. Seitz (1907) et L.G. Higgins (1930) en ont particulièrement souligné la forte variabilité morphologique. Ainsi, quelques 25 taxons se répartissent sur le seul secteur géographique étudié ici... (Fig. 6). Il n'est donc pas surprenant que certaines dissensions se manifestent entre les interprétations des auteurs et A. Spuler (1908), R. Verity (1952), W. Forster et T. Wohlfhart (1955), W.L. Manley et H.G. Allcard (1970), etc, érigent telles ou telles formes en espèces distinctes. Notre propos n'étant pas de nature taxonomique, nous considérerons à priori et pour plus de clarté dans la présente étude, tous les taxons comme sous-espèces.

Cependant, si un fort polymorphisme se mani-

feste à l'échelle géographique du peuplement, nous marquons beaucoup de réserves en ce qui concerne d'éventuels changements se produisant à court terme dans les phénotypes d'une population. Cette idée a été introduite par Ford et Ford (1930) et citée depuis à toute occasion. De fait, les résultats donnés par ces auteurs demeurent assez ténus, dans le domaine concerné ici, et il est audacieux de les généraliser à un peuplement précisément aussi divers que celui d'*E. aurinia*. Il est en effet fort possible que les observations se rapportent à une population d'origine mixte, relativement instable, comme le montrera plus loin l'analyse du peuplement.

En revanche, ces remarques ne s'appliquent pas aux grandes variations d'importance numérique ou d'extension des colonies (Robbins, 1972), soulignées encore chez *E. aurinia castillana* (Templado, 1975) et dans des populations d'autres *Euphydryas* (Singer et Ehrlich, 1979; Ehrlich et coll., 1980).

La combinaison des variations individuelles et géographiques désigne donc *E. aurinia* comme sujet privilégié des études de spéciation, peut-être plus encore que les *Euphydryas* néarctiques du fait de son élevage relativement aisé.

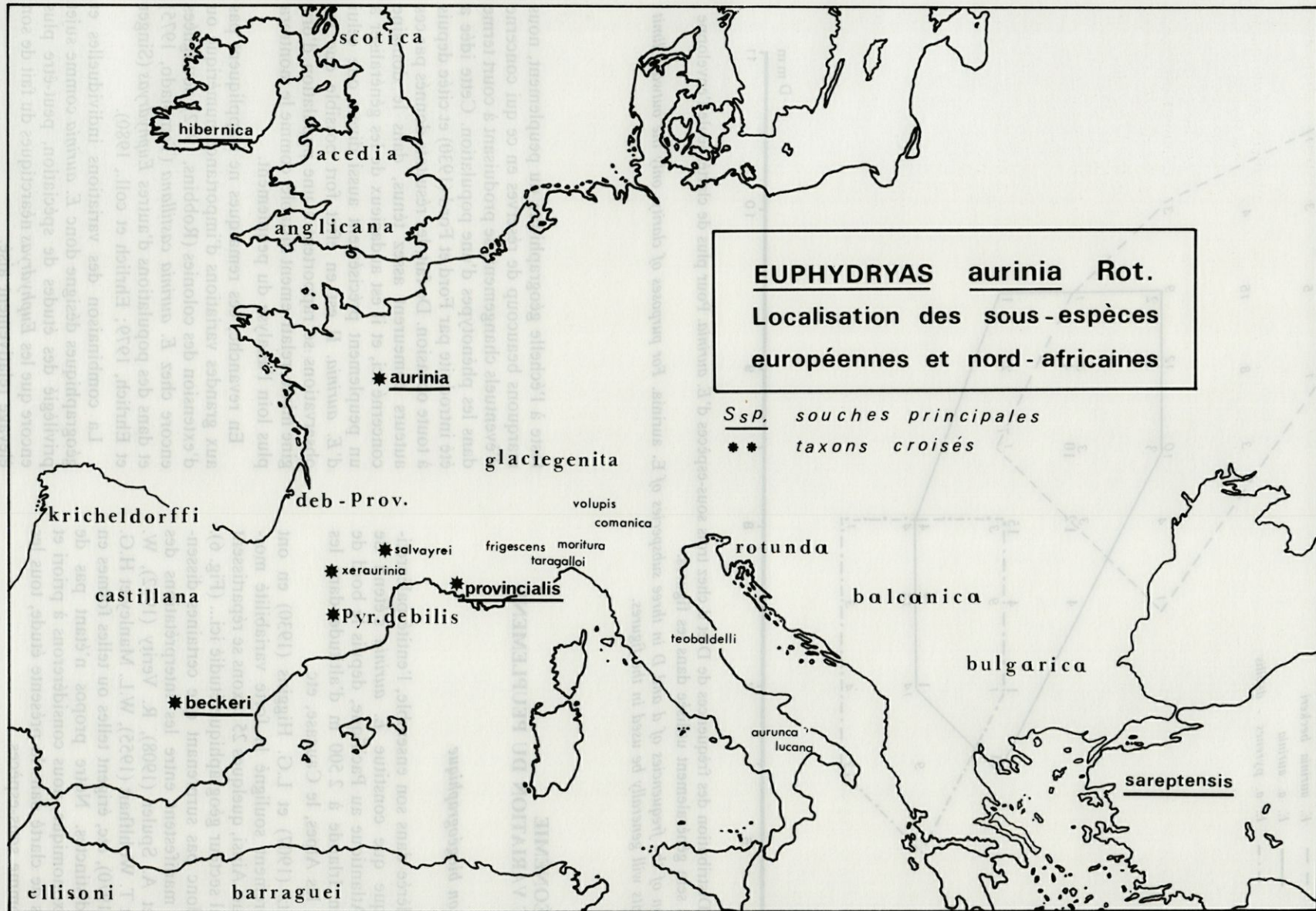


Fig. 6. — Localisation géographique des sous-espèces d'*E. aurinia* en Europe et en Afrique du Nord.  
 Geographic localization of the European and North-African subspecies of *E. aurinia*.

## 2. Variation trophique

En conditions naturelles, les populations d'*E. aurinia* se révèlent presque toutes monophages alors que coexistent dans leur biotope plusieurs plantes-hôtes potentielles, certaines utilisées contradictoirement par d'autres populations. En première approximation, une bonne concordance s'établit entre les distinctions taxonomiques subsécifiques et cette sélectivité trophique de sorte que les principales sous-espèces étudiées s'identifient à des écotypes trophiques selon le système suivant :

- *E. aurinia aurinia* Rottemburg : *Succisa pratensis*
- *E. aurinia xeraurinia* Mazel : *Scabiosa columbaria* (*Knautia arvensis*);
- *E. aurinia hibernica* Birchall : *Succisa pratensis*;
- *E. aurinia provincialis* Boisduval : *Cephalaria leucantha*;
- *E. aurinia salvayrei* Mazel : *Cephalaria leucantha*;
- *E. aurinia frigescens* Verity... — ? ;
- *E. aurinia beckeri* Lederer : *Lonicera etrusca* (et autres *Lonicera*);
- *E. aurinia glaciegenita* Verity : *Gentiana kochiana*;
- *E. aurinia pyrenes-debilis* Verity : *Gentiana alpina* (*Gentiana kochiana*);
- etc.

Seules les larves de *xeraurinia* paraissent consommer simultanément deux végétaux de genres différents, quoiqu'encore très proches, *Scabiosa columbaria* et *Knautia arvensis*, comme nous l'avons observé près de Salvezines (Aude) et à Lalbenque (Lot). En revanche, *Cephalaria leucantha* n'est pas utilisée alors qu'elle abonde dans ces localités et qu'elle nourrit seule *salvayrei* dans l'Aveyron, la Lozère, etc., c'est-à-dire à quelques dizaines de kilomètres du Lot.

Près de Toulouse, quelques populations morphologiquement très hétérogènes sont établies sur *Scabiosa atropurpurea*, seule Scabieuse disponible dans le biotope.

En Espagne, *Lonicera etrusca*, *implexa*, *hispanica* et *periclymenum* sont exploités par les différentes populations de *beckeri* et *castillana* Obth (Templado, 1975). Tous ces végétaux appartiennent à la section *caprifolium* du genre *Lonicera* (Willkomm et Lange, 1870).

Dans les Pyrénées-Orientales, l'Ariège et l'Andorre, *pyrenes-debilis* colonise les pelouses rases à *Gentiana alpina* mais en limites d'aires et en conditions ponctuelles favorables, *G. kochiana* se trouve également consommée (Port de Pailhères en Ariège à 2 000 m).

Il ne paraît pas nécessaire de multiplier les exemples pour établir la réalité de la spécificité trophique observée sur le terrain à l'échelle des populations, même si certaines plantes nourricières

nous demeurent inconnues ou incertaines, telles celles de *frigescens* ou des sous-espèces italiennes et nord-africaines.

Dans l'ensemble de son peuplement, *E. aurinia* se montre donc apte à utiliser des ressources variées mais l'apparente polyphagie qui en résulte naît en réalité de l'énumération des plantes-hôtes de peuplements monophages ou très faiblement oligophages. Cette situation est assez proche de celle décrite chez *E. editha* (White et Singer, 1974) mais se distingue par une spécificité trophique plus accusée qui transcende la population et s'impose à un palier schématiquement sub-spécifique.

Ce sont surtout les implications génétiques que supposent de telles particularités nutritionnelles que nous avons testées expérimentalement.

## III. — DONNÉES EXPÉRIMENTALES

### 1. Hybridation

L'expérimentation a porté sur des populations différentes issues des sous-espèces *aurinia* Rottemburg, *xeraurinia* Mazel, *salvayrei* Mazel, *provincialis* Boisduval, *beckeri* Lederer et *pyrenes-debilis* Verity (Fig. 6). Le protocole initial visait à contrôler le degré d'interfertilité de ces sous-espèces.

Quelques centaines de croisements, correspondant à une cinquantaine de combinaisons, ont été effectués aux niveaux F1, F2 et par retour aux souches parentales. Nous nous bornerons à citer ici quelques résultats (Mazel 1984).

1. Les croisements réciproques (♀1/♂2 et ♀2/♂1) ne fournissent pas des résultats symétriques, morphologiquement et quantitativement. Les combinaisons de retro-croisement montrent l'importance de la synergie génome-cytoplasme dans le développement de l'œuf, comme le soulignait G. Cousin chez les Gryllidae (1967 et ante). Les résultats des recombinaisons cyto-géniques obtenues s'accordent avec les croisements effectués chez les Nymphalides américains du genre *Phyciodes* (Oliver 1980) et complètent l'analyse de ces phénomènes au niveau bitaxonomique (Oliver 1979).

2. Des hybridations complexes, « pluritaxonomiques » révèlent d'autres aspects des régulations cyto-géniques.

Les histogrammes et diagrammes, fournis par l'utilisation du rapport « d/D », font apparaître l'homogénéité spectaculaire des combinaisons triples, (Fig. 7), plus marquée que chez les F1 bitaxonomiques.

Les « hybrides doubles », recombinant des F1 issues de quatre souches parentales taxonomiquement distinctes, montrent une sélectivité phénotypique également étroite (Fig. 8a), d'un type très voisin



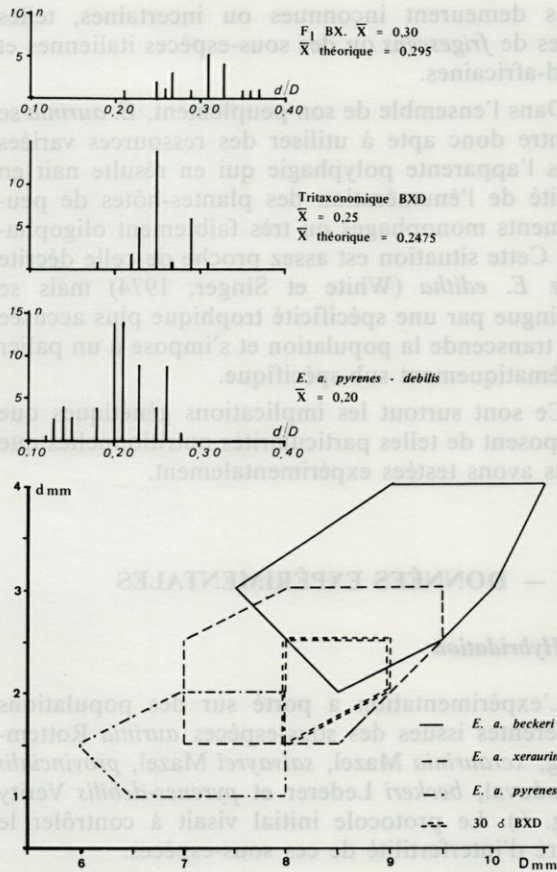


Fig. 7. — Hybride tritaxonomique BXD et ses formes parentales. La position de l'aire hybride semble traduire logiquement la combinaison réalisée. Sa faible extension est en accord avec l'homogénéité de l'habitus que présentent les Papillons obtenus et on peut penser qu'elle exprime une variabilité réduite à un petit nombre de combinaisons géniques.

*Hybrid tritaxonomic BXD and its parental forms. The place of the hybrid area seems to express logically the combination achieved. Its small extension is in agreement with the homogeneity of the habitus presented by the butterflies obtained and justifies the idea that it is the expression of a liability to vary in a restricted manner to a small number of genic combinations.*

du précédent, beaucoup plus proche des combinaisons bitaxonomiques F1 que F2. Le nombre d'individus obtenus est généralement grand, très supérieur à celui des F2 traditionnelles.

Ces faits évoquent la « revalorisation sexuelle » définie par C. Puisségur (1964) et reprise précisément à propos de l'hybridation plurispécifique réalisée dans les genres *Chrysocarabus* et *Chrysotribax* chez les *Carabidae* (Puisségur, 1983).

Les combinaisons multiples, additives, de la forme ♀ 1-2/♂3, puis ♀ 1-2-3/♂4, ..., outre les difficultés liées au délai d'obtention, semblent génétiquement plus fragiles. La figure 8b exprime une

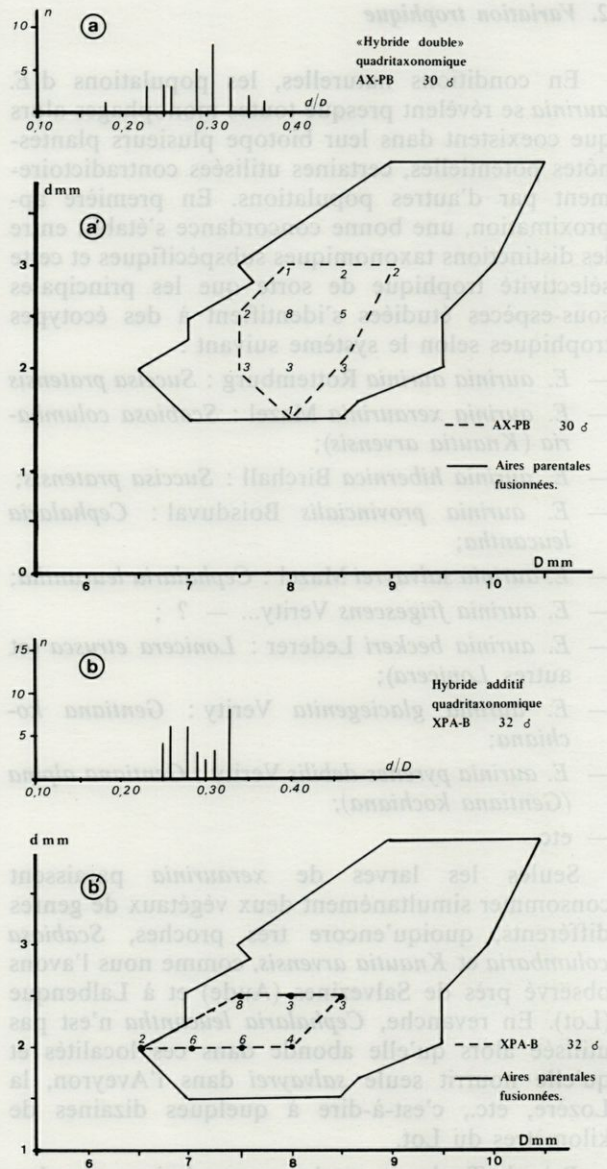


Fig. 8. — Combinaisons quadrataxonomiques. a - a', « hybride double » AX-PB. - a - Le caractère unimodal de l'histogramme évoque une F<sub>1</sub>. - a' - La faible extension du diagramme hybride indique la réalisation d'un nombre restreint de phénotypes. b - b', hybride additif XPA-B. - b, L'histogramme atypique traduit un groupement très sélectif des valeurs de d/D. - b' - La variation minimale (0,5 mm) de la largeur de la bande subterminale des ailes postérieures (d) s'oppose au nombre considérable de combinaisons génétiquement possibles.

*Quadrataxonomic combinations. a - a' : « double hybrid » AX-PB. - a - The unimodal histogram reminds one of an F<sub>1</sub>. - a' - The small extension of the hybrid diagram shows that a restricted number of phenotypes have been achieved. b - b' : additional hybrid XPA-B. - b - The atypical histogram expresses a very selective grouping of the values of d/D. - b' - The minimal variation of the width (0,5 mm) of the subterminal strip of the back-wings (d) is in opposition with the very great number of genetically possible combinations.*

sélection morphologique très différente des précédentes, pour une combinaison quadritaxonomique de ce type.

Deux femelles du croisement ♀ DAX/♂ B (♀ *pyrenes-debilis/aurinia/xeraurinia*/♂ *beckeri*) ont produit une descendance de 450 individus environ (216 imagos et plus de 200 chenilles retirées des élevages). Dans le croisement réciproque, 2 ♀ *beckeri* fécondées par des mâles DAX ont donné deux pontes : l'une n'a pas éclos, l'autre n'a fourni que 16 ♂ et 8 ♀.

Ces quelques données traduisent à la fois, nous semble-t-il, la fragilité et l'ampleur des possibilités de régulation que les génomes mobilisent dans la structuration d'un individu viable. En ce sens, l'hybridation pluritaxonomique pourrait offrir une approche nouvelle des mécanismes en cause...

3. Les croisements bitaxonomiques, classiques, réalisés entre les cinq taxons de référence font apparaître des aptitudes à l'hybridation très diverses.

Les mâles *beckeri* restent souvent indifférents à la présence des femelles des autres taxons à tel point que les croisements ♀ *aurinia* ou ♀ *xeraurinia*/♂ *beckeri* s'obtiennent avec beaucoup de difficultés. À l'inverse, les femelles *beckeri* sont très attractives pour tous les mâles. Dans tous les autres cas, les copulations spontanées se déroulent sans particularité notable.

Les disparités structurales, en particulier les tailles variant presque du simple au double et les ornementsations très dissemblables entre *beckeri* et *pyrenes-debilis*, ne constituent pas un obstacle aux croisements. En revanche, *aurinia* et *xeraurinia*, morphologiquement très proches, ont une descendance nulle ou réduite à quelques individus dès la F1. Il en va de même pour la plupart des combinaisons entre *xeraurinia* et *pyrenes-debilis* (ces résultats, liés au trophisme larvaire, seront repris plus loin).

Les croisements qui impliquent *beckeri* fournissent des hybrides de première génération le plus souvent nombreux, robustes (hétérosis), et bien marqués par la dissymétrie qui oppose les deux F1 réciproques.

Dans tous les cas, les produits F2 (F1 par F1) atteignent une taille inférieure à celle de l'hybride de première génération correspondant (Fig. 9), certains allant jusqu'à présenter un aspect chétif et ne vivant que quelques jours. Le nombre d'individus est également réduit, presque nul pour la F2 *beckeri/xeraurinia* alors que les imagos F1 sont au contraire abondants pour cette même combinaison. En moyenne, nous obtenons pour les croisements qui ont produit les 2 générations d'hybrides,

- en F1 : 40,64 imagos pour une ponte;
- en F2 : 16 imagos pour une ponte.

En conclusion, aucune barrière génétique d'in-

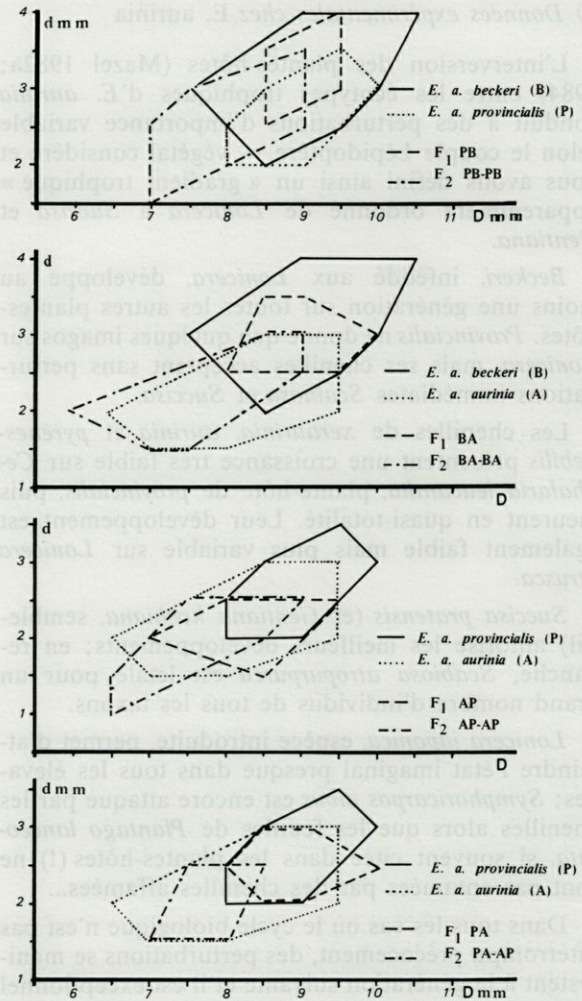


Fig. 9 — Morphométrie comparée des deux générations d'hybrides, F<sub>1</sub> et F<sub>2</sub>, dans quelques croisements expérimentaux.

Comparative morphometry of two generations of hybrids, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub>, in some experimental cross-breedings.

terstérilité absolue n'a été mise en évidence pour les taxons situés dans la partie étudiée du territoire qu'occupe *E. aurinia*. En revanche, de fortes restrictions de fécondité se manifestent lors des croisements expérimentaux, de manière différente selon les couples de taxons considérés : pas de copulation, pas de ponte ou ponte réduite, pas d'éclosion des œufs mais surtout mortalité des chenilles de sorte que ces troubles apparaissent généralement indissociables du trophisme larvaire.

## 2. Facteurs trophiques

### A. Spécificité trophique

Pour plus de clarté, les résultats obtenus avec *E. aurinia* seront présentés indépendamment des très abondantes données générales ayant trait à ce sujet.

a) *Données expérimentales chez E. aurinia*

L'intervention des plantes-hôtes (Mazel 1982a; 1984) entre les écotypes trophiques d'*E. aurinia* conduit à des perturbations d'importance variable selon le couple Lépidoptère — végétal considéré et nous avons défini ainsi un « gradient trophique » apparemment ordonné de *Lonicera* à *Succisa* et *Gentiana*.

*Beckeri*, inféodé aux *Lonicera*, développe au moins une génération sur toutes les autres plantes-hôtes. *Provincialis* ne donne que quelques imagos sur *Lonicera*, mais ses chenilles acceptent sans perturbations immédiates *Scabiosa* et *Succisa*.

Les chenilles de *xeraurinia*, *aurinia* et *pyrenes-debilis* présentent une croissance très faible sur *Cephalaria leucantha*, plante-hôte de *provincialis*, puis meurent en quasi-totalité. Leur développement est également faible mais plus variable sur *Lonicera etrusca*.

*Succisa pratensis* (et *Gentiana kochiana*, semble-t-il) autorise les meilleurs développements; en revanche, *Scabiosa atropurpurea* est létale pour un grand nombre d'individus de tous les taxons.

*Lonicera japonica*, espèce introduite, permet d'atteindre l'état imaginal presque dans tous les élevages; *Symphoricarpos albus* est encore attaqué par les chenilles alors que les feuilles de *Plantago lanceolata*, si souvent citée dans les plantes-hôtes (!) ne sont pas entamées par des chenilles affamées...

Dans tous les cas où le cycle biologique n'est pas interrompu précocement, des perturbations se manifestent à la génération suivante et il est exceptionnel d'obtenir en nombre des imagos de deuxième génération. Cependant la variation individuelle demeure très grande dans ces phénomènes pour la plupart des taxons.

Enfin, il convient de souligner que la consommation du végétal porteur de la ponte, dès l'éclosion des œufs, et le comportement grégaire des jeunes chenilles, font que la discrimination du végétal nourricier incombe à l'imago femelle lors de l'oviposition. Les choix expérimentaux paraissent plus ou moins affinés selon que les plantes proposées existent ou non dans le biotope d'origine des Papillons testés et ils varient encore selon les taxons.

Les préférences s'accordent très généralement avec le gradient trophique qui conditionne la vie larvaire mais toutes les femelles pondent uniquement sur *Succisa pratensis* chaque fois que ce végétal est introduit dans la volière d'expérimentation. L'attraction créée par ce végétal apparaît ainsi ou plus intense ou qualitativement plus efficace que celle de toutes les autres plantes-hôtes.

De manière générale, l'expérimentation vérifie donc les données de terrain et confirme l'existence d'une monophagie propre aux différentes sous-espèces mais, simultanément, elle fait apparaître une

diversité adaptative importante et très inégale entre les taxons et entre les individus.

b) *Données générales*

D'un point de vue botanique, les Caprifoliacées, Dipsacacées et Gentianacées constituent 3 familles proches, généralement regroupées dans le même phylum évolutif (Chadefaud et Emberger, 1960). Il est donc très probable que des parentés chimiques déterminent le choix des plantes-hôtes par *E. aurinia*, à l'image des modèles relationnels établis entre Crucifères et Papilionidae (Ehrlich et Raven, 1964); etc.

Très généralement, les allélochimiques interviennent dans la reconnaissance de l'hôte et la phagostimulation; d'après Bowers (1981), ce processus pourrait être lié à la présence de glucosides irridoides chez les plantes-hôtes des *Euphydryas* américains. Ces mêmes substances sont citées en particulier chez *Lonicera involucrata* qui nourrit les chenilles d'*E. gillettii* dans les Montagnes Rocheuses (Williams et Coll., 1984).

Par ailleurs, R. Hegnauer (1964-1966) souligne l'abondance et la diversité des hétérosides (glucosides) chez les Caprifoliacées, les Dipsacacées et les Gentianacées, familles qui renferment toutes les plantes nourricières d'*E. aurinia* et de la quasi-totalité des autres *Euphydryas* eurasiatiques.

Comme chez les Piérides, des hétérosides se trouvent donc très vraisemblablement à la base de la sélection des plantes-hôtes par les *Euphydryas*.

La diversité de ces substances chez les *Lonicera*, combinées de surcroît à des composés phénoliques et accompagnées de saponines, pourrait expliquer une part des comportements trophiques observés en expérience chez *E. aurinia*.

Les choix restrictifs feraient intervenir une certaine synergie chimique propre au végétal (Chew, 1980), surtout étudiée en agronomie et notamment chez les Pucerons (Herbach, 1985).

La phénologie des végétaux, la richesse des feuilles en protéines et la production saisonnière de résine interviennent simultanément dans la sélection des plantes-hôtes par *E. chalcona* en Californie (Mooney et coll. 1980; Williams et coll., 1983).

Au Colorado, d'autres facteurs écologiques expliquent qu'*E. editha* soit monophage sur *Castilleja linariifolia* (Scrofulariacées). En revanche le Papillon semble se développer, dans le Nevada, uniquement sur *C. chromosa* alors que *C. linariifolia* est également abondante (Holdren et Ehrlich 1982). Les raisons de ce second choix n'ont pas été étudiées mais le rapprochement avec le comportement nutritionnel d'*E. aurinia salvayrei* et *xeraurinia* paraît intéressant à souligner quelles que soient les causes.

L'ensemble de ces données n'est pas transposable directement à *E. aurinia* mais fournit la base pro-

bable des mécanismes comportementaux qui demeurent à préciser chez les *Euphydryas* paléarctiques.

### B. Trophisme et hybridation

Dans les croisements bitaxonomiques, l'une des 2 plantes-hôtes parentales est classiquement « dominante » dans le développement des chenilles hybrides, soit de manière absolue, soit relativement (Mazel 1984). Des résultats analogues ont été obtenus par le croisement de Nymphalides du genre *Phyciodes*, relativement proches de nos *Melitaea* (Oliver 1982).

Il n'apparaît pas de concordances exactes avec les potentialités de développement offertes par les différentes plantes-hôtes à l'ensemble des taxons. Ainsi les hybrides F1 et F2 du croisement *beckeri/provincialis* ne vivent que sur *Lonicera* alors que *Cephalaria*, nourricière naturelle de *provincialis*, assure seule le développement des 2 parents. En revanche, diverses combinaisons de rétro-croisement entre *beckeri* et *provincialis* ont donné une descendance d'importance sensiblement égale sur les 2 plantes.

Ces faits semblent relever d'un déterminisme polygénique et pluriallélique. L'exclusion, chez l'hybride, de l'une des 2 plantes-hôtes parentales, pourrait traduire une dominance allélique limitée à un ou quelques loci. Ce phénomène indiquerait alors une similitude génétique étroite entre des taxons tels que *beckeri* et *provincialis* ou *aurinia* et *xeraurinia* (dominance « absolue » de *Succisa* sur *Scabiosa*...).

Le comportement trophique des combinaisons pluritaxonomiques est illustré dans le tableau suivant par la proportion d'imagos obtenus par l'élevage des chenilles hybrides sur les 4 plantes-hôtes parentales.

*Lonicera* et *Succisa* semblent s'opposer. Lorsque la solution *Lonicera* prévaut, un nombre relativement important d'individus se développe aussi sur *Cephalaria*; inversement la prédominance de *Succisa* s'accompagne d'un assez bon résultat sur *Scabiosa*.

Ces observations confirmeraient donc les affinités *beckeri* — *provincialis* et *aurinia* — *xeraurinia* de même que l'exclusion d'un végétal par l'autre, dans chaque ensemble, lors des croisements simples.

La proportion d'individus produits par les couples *Lonicera* — *Cephalaria* et *Succisa* — *Scabiosa* s'inverse pour certaines combinaisons réciproques mais il ne nous est pas possible, actuellement, de déterminer la loi qui régit ce mécanisme.

L'ensemble traduit clairement l'importance des gènes de régulation (Oliver, 1979) et les effets de leur réarrangement dans le génome car le matériel génétique de base est ici le même dans toutes les combinaisons.

Très peu de données sur ces questions sont disponibles pour *E. editha*, mais il semble qu'aucune restriction de fertilité n'intervienne dans les croisements des écotypes trophiques de cette espèce (*Singer in litteris*).

## IV. — ANALYSE DU PEUPLEMENT

Dans les régions montagneuses, le gradient altitudinal impose un certain étagement qui facilite l'interprétation des formes rencontrées; en revanche, les facteurs trophiques semblent régir plus directement les rapports entre populations de basse altitude. Ces deux aspects seront étudiés successivement.

### 1. Les peuplements orophiles

#### A. *E. aurinia pyrenes-debilis* Verity et les populations des Pyrénées

La carte de la partie orientale des Pyrénées (Fig. 10) situe 3 formes d'*E. aurinia* morphologiquement et biologiquement distinctes :

- *E. aurinia pyrenes-debilis* inféodé aux Gentianes à partir de 2 000 m et au-dessus, petit, chargé de noir mais bien contrasté avec des teintes vives jaune et orangé-rouge;
- une forme montagnarde présentant le même type d'ornementation mais moins assombri, de plus grande taille et vivant sur *Succisa pratensis* peu en-dessous de 2 000 m;

	<i>Lonicera</i>	<i>Cephalaria</i>	<i>Scabiosa</i>	<i>Succisa</i>
♀ B/♂ XPA	273 (72 %)	Non testée	Non testée	106 (28 %)
♀ XPA/♂ B	104 (21 %) — 27 % —	30 (6 %)	65 (13 %) — 73 % —	297 (60 %)
♀ PB/♂ AX	235 (66 %) — 91 % —	90 (25 %)	13 (4 %) — 9 % —	17 (5 %)
♀ AX/♂ PB	77 (22 %) — 38 % —	56 (16 %)	79 (23 %) — 62 % —	133 (39 %)
♀ PA/♂ XB	17 (8 %) — 19 % —	22 (11 %)	73 (35 %) — 81 % —	97 (46 %)
♀ XB/♂ PA	5 (6 %)	Non testée	Non testée	85 (94 %)
♀ PX/♂ AB	122 (61 %)	46 (23 %)	Non testée	33 (16 %)
♀ AB/♂ PX	74 (26 %)	117 (40 %)	Non testée	98 (34 %)

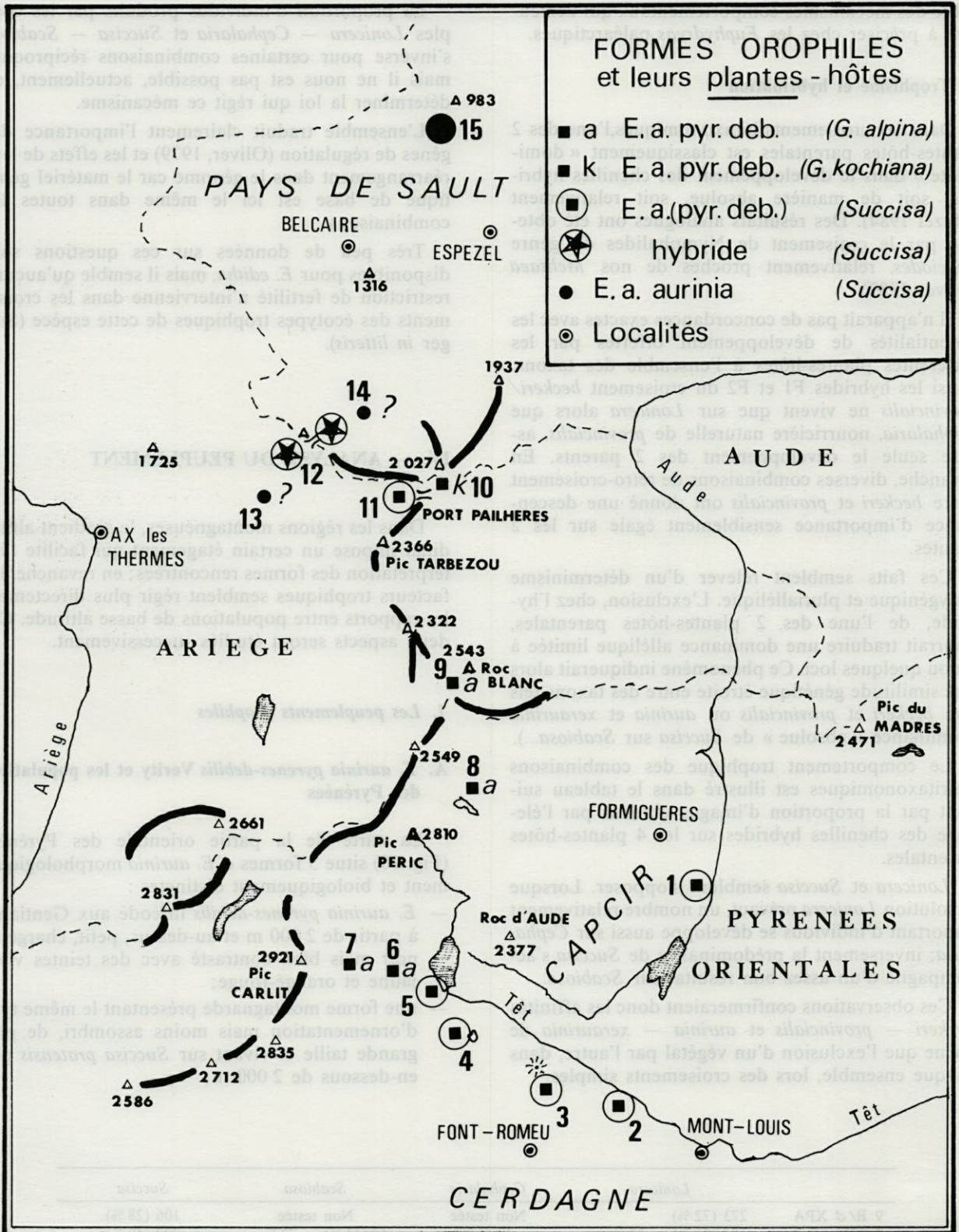


Fig. 10. — Peuplement orophile de la partie orientale des Pyrénées. *Mountain populations of the eastern part of the Pyrenees.*  
Localités. Places :  
1 — Matemale; 2 — Pla de Barrès; 3 — Belvédère 2 000; 4 — Etang de Pradeilles; 5 — Les Bouillouses; 6 — Etang des Dougnès; 7 — Etang Soubirans; 8 — Etangs de Camporels; 9 — Roc Blanc; 10 — Port de Pailhères, versant est; 11 — Port de Pailhères, versant ouest; 12 — Col du Pradel (2 stations); 13 — Le Poujal; 14 — Forêt de la Fajolle (Individus isolés); 15 — Tout le Pays de Sault.

— *E. aurinia aurinia*, d'envergure à peine supérieure au précédent mais de coloration plus terne, plus nettement fauve et moins contrastée, localisé plus au nord à altitude voisine de 1 000 m, se développant aussi sur *Succisa*.

En outre, la population du Col du Pradel, vers 1 600 m, présente des caractères composites.

L'utilisation du rapport morphométrique  $d/D$  permet l'interprétation de cet étagement de populations et la lecture des figures 11a et b est à peu près immédiate.

La population du Col du Pradel (Fig. 11b) correspond à une intergradation secondaire, *sensu* Mayr, et démontre que le peuplement orophile n'est pas une simple extension de la sous-espèce nominative *E. aurinia aurinia* occupant le niveau altitudinal immédiatement inférieur.

En revanche, la similitude est à peu près totale entre la forme montagnarde, située vers 1 600-2 000 m, et *pyrenes-debilis* au-delà de 2 000 m (Fig. 11a). Les différences morphologiques observées entre ces 2 taxons demeurent essentiellement quantitatives et semblent directement liées, pour la taille et le mélanisme au moins, au gradient altitudinal. Le

transfert de la ponte, de *Succisa* à *Gentiana*, représente donc l'acte éthologique initiateur de la conquête du biotope altitudinal extrême, il constitue la voie de l'intergradation primaire.

#### B. *E. aurinia frigescens* Verity et le peuplement du sud-ouest alpin

C. Oberthur (1922) réunissait sous le nom de *debilis* les *aurinia* orophiles des Pyrénées-Orientales et des Alpes occidentales françaises (... et d'autres de la forêt de Rennes en Bretagne...) en soulignant une certaine analogie générale entre ces 2 peuplements.

De fait, les diagrammes des valeurs de  $d/D$ , pour un échantillon des Cols de Vars et du Lautaret, sont superposables à ceux qui caractérisent *pyrenes-debilis*. Par contre, l'ornementation alaire générale se distingue de celle de *pyrenes-debilis* par sa forte tendance homochrome et par l'effacement des dessins du revers, caractères qui appartiennent à la souche *provincialis*. Or, une ponte obtenue d'une femelle du Col de Vars a donné des chenilles très peu maculées de blanc et à pattes thoraciques jaune,

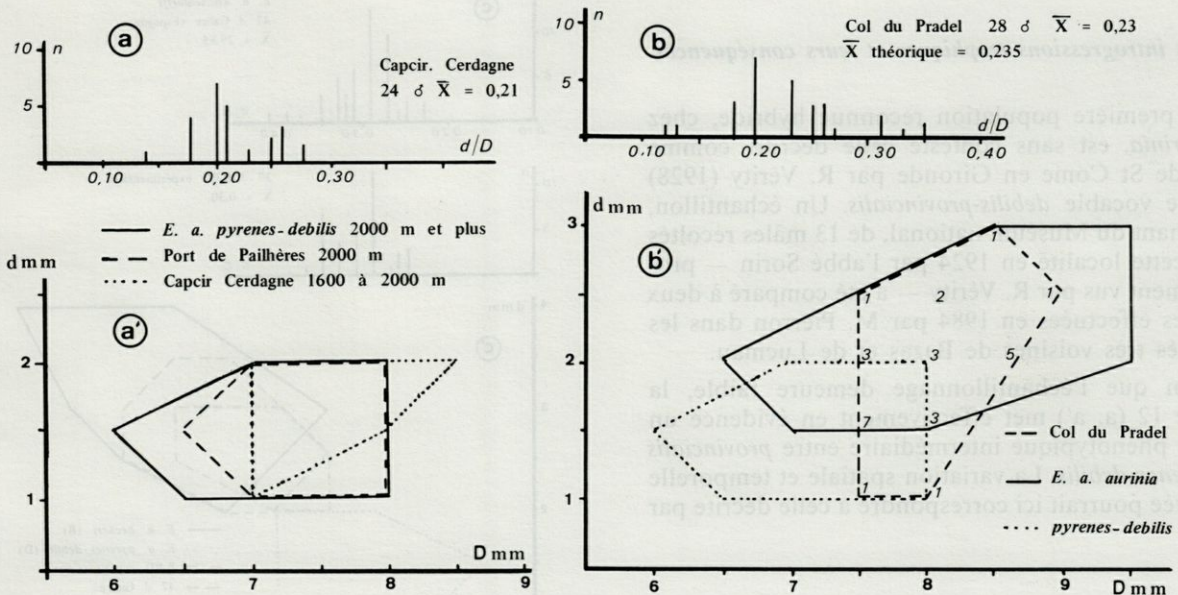


Fig. 11. — Analyse morphométrique des populations montagnardes d'*E. aurinia*. a) Peuplement établi sur *Succisa pratensis* en Cerdagne et Capcir. a') Analogies avec le peuplement du Port de Pailhères et *E. a. pyrenes-debilis* typique vivant sur *Gentiana alpina* à altitude plus élevée. b) Échantillon provenant du col du Pradel (Aude), 1 600 m. Moyenne exactement égale à la valeur théorique donnée par les moyennes parentales. Le mode est celui de *pyrenes-debilis* mais l'étalement de l'histogramme traduit l'accentuation de la variabilité. Sur le diagramme b', position intermédiaire et transversale caractéristique de l'aire hybride.

*Morphometric analysis of the mountain populations of E. aurinia.* a) Population feeding on *Succisa pratensis* in Cerdagne and Capcir. a') Similarities with the population of Port de Pailhères and the typical *E. a. pyrenes-debilis* living on *Gentiana alpina* in higher places. b) A sample from the Col du Pradel (Aude) alt. 1 600 m. An average equaling exactly the theoretical value given by parental averages. The maximum frequency is that of *pyrenes-debilis* but the great extension of the histogram shows a greater liability to vary. On the b' diagram intermediary and transverse position characteristic of the hybrid area.

autres particularités que nous ne connaissons que chez *provincialis*. Il est donc vraisemblable que *frigescens* constitue une entité dérivant de *provincialis* par intergradation primaire, au même titre que *comacina* Turati au nord de l'Italie.

Le peuplement orophile proviendrait donc ici directement de la souche établie à basse altitude, structure très différente de celle observée dans la partie orientale des Pyrénées où se réalise une véritable stratification altitudinale d'au moins 3 souches distinctes avec *beckeri* sur les collines basses, *aurinia* sur les versants humides de moyenne altitude et les formes orophiles vers 1 600-2 000 m et au-dessus. La relative convergence observée entre *frigescens* et *pyrenes-debilis* semblerait donc tributaire des analogies climatiques imposées par le relief.

De toute manière, l'usage d'une seule unité taxonomique *debilis* Obth appliquée indistinctement aux populations des Alpes et des Pyrénées, comme le font L.G. Higgins et N.D. Riley (1970), doit être abandonné.

Un matériel insuffisant ne nous permet pas actuellement de préciser les rapports qui s'établissent entre *frigescens* et *glaciegenita* au-delà du col du Lautaret vers le nord. Enfin le statut de *glaciegenita* lui-même reste à établir, à partir notamment des travaux effectués par Gerber (1972).

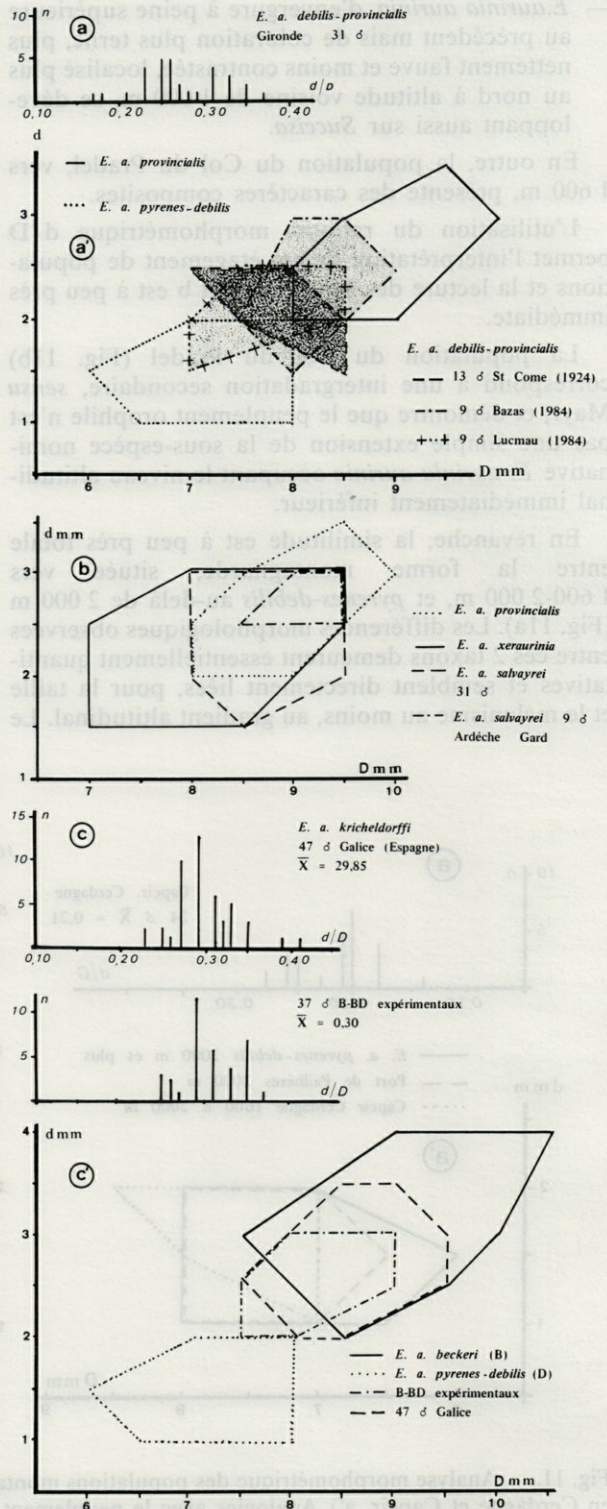
2. Les introgressions trophiques et leurs conséquences.

La première population reconnue hybride, chez *E. aurinia*, est sans conteste celle décrite, comme telle, de St Come en Gironde par R. Vérité (1928) sous le vocable *debilis-provincialis*. Un échantillon, provenant du Muséum national, de 13 mâles récoltés dans cette localité en 1924 par l'abbé Sorin — probablement vus par R. Vérité — a été comparé à deux récoltes effectuées en 1984 par M. Pierron dans les localités très voisines de Bazas et de Lucmau.

Bien que l'échantillonnage demeure faible, la Figure 12 (a, a') met effectivement en évidence un aspect phénotypique intermédiaire entre *provincialis* et *pyrenes-debilis*. La variation spatiale et temporelle observée pourrait ici correspondre à celle décrite par

Fig. 12. — Intergradations secondaires. a - a') Comparaison biométrique de trois échantillons de *debilisprovincialis* Verity, de Gironde, aux populations de *provincialis* et de *pyrenes-debilis*. on remarquera l'étalement accusé de l'histogramme. Interprétation dans le texte. b) Variation géographique du rapport d/D dans le peuplement de *salvayrei* par comparaison à *provincialis* et *xeraurinia*. c - c') Analogies morphométriques entre le peuplement du nord-ouest espagnol et le croisement expérimental B-BD (♀ *beckeri* / ♂ F<sub>1</sub> *beckeri* — *pyrenes-debilis*).

Secondary intergradations. a - a') Biometric comparison of the three samples of *debilis-provincialis* from Gironde with



the populations of *provincialis* and of *pyrenes-debilis*. Note the very wide extension of the histogram (Interpreted in the text). b) Geographical variations of the d/D ratio in the population of *salvayrei* as compared to *provincialis* and *xeraurinia*. c - c') Morphometric similarities between the population of North-West Spain and the experimental B-BD cross-breeding (♀ *beckeri* / ♂ F<sub>1</sub> *beckeri*-*pyrenes-debilis*).

Ford et Ford (1930), et elle reste dans une norme globale comprise entre les caractéristiques morphométriques des deux parents présumés.

En toute rigueur cependant, les simples critères utilisés ne font que renforcer la diagnose de R. Verity en suggérant que cette population est le résultat d'une intergradation comparable à celle du Col du Pradel, mais en quelque sorte « fossile », car les populations mères ne sont pas présentes en Gironde. Une étude appuyée sur des critères moins labiles et sujets à convergence que la morphologie alaire, l'électrophorèse par exemple, permettrait peut-être de le prouver.

Dans les 2 cas cependant, le peuplement « hybride » paraît étroitement localisé, vraisemblablement du fait du relief aux Pyrénées ou en rapport avec son caractère relictuel en Gironde. Dans les 2 cas encore, les chenilles consomment *Succisa pratensis*, la plante-hôte la plus facilement acceptée par toutes les sous-espèces.

Les rapports qui s'établissent entre d'autres populations ne sont pas aussi simples et se particularisent par une dynamique propre.

#### A. *E. aurinia salvayrei* Mazel

R. Gaillard avait indiqué l'origine mixte des *aurinia* du Gard qu'il rapportait au croisement *aurinia-provincialis* (1954). La distinction de la sous-espèce *xeraurinia* nous a conduit à reconnaître l'importance biologique considérable de la forme hybride, et nous l'avons nommée *salvayrei* (Mazel 1982a). Elle s'étend essentiellement sur la région des Grands Causses de l'Aveyron et du Nord de l'Hérault au sud de la Lozère, puis vers l'Ardèche et le Gard. Le Rhône semble marquer sa limite actuelle vis-à-vis de *provincialis* qui peuple tout le sud-est de la France.

La figure 12b exprime la nature composite du peuplement, confirmée par l'obtention des hybrides expérimentaux correspondants (Mazel, 1977). En outre, existe une certaine prédominance des caractères de *xeraurinia* vers l'ouest et de *provincialis* vers l'est. En fait, une certaine diversification d'origine adaptative ou paléogéographique s'observe sur le terrain mais son importance biologique demeure faible en comparaison des phénomènes trophiques impliqués dans l'hybridation.

Les chenilles de *xeraurinia* se développent sur *Scabiosa columbaria* (et *Knautia arvensis*) et leur croissance est quasi-nulle sur *Cephalaria leucantha* qu'elles ne consomment d'ailleurs pas dans la nature.

Les exigences trophiques sont inverses pour *provincialis*, inféodé à *Cephalaria*, mais la consommation expérimentale de *Scabiosa* laisse subsister un nombre important d'individus dont le développement et la fertilité imaginale demeurent apparemment normaux.

L'hybride naturel *E. aurinia salvayrei* vit sur *Cephalaria leucantha*, plante qui assure aussi la réalisation complète du cycle biologique pour les hybrides expérimentaux entre *provincialis* et *xeraurinia*, alors que *Scabiosa columbaria* ne permet l'obtention que d'un nombre réduit d'imagos aussi bien pour *salvayrei* que pour le croisement expérimental.

Il est donc probable qu'une série d'allèles trophiques conduise à la « dominance » de *Cephalaria* alors qu'il paraissait logique d'attendre un développement préférentiel sur *Scabiosa* qu'acceptent les 2 parents.

L'expérimentation a montré que ces phénomènes sont généraux et *Cephalaria* « domine » encore *Succisa* dans l'hybridation *provincialis-aurinia*, etc.

— Quelle est l'incidence de ces contraintes trophiques sur le terrain ?

— Quelles que soient les modalités de la rencontre des populations de *xeraurinia* et de *provincialis*, seules les pontes déposées sur *Cephalaria* conduiront à l'imago hybride.

En admettant la réciprocité des croisements spontanés initiaux, l'efficacité théorique serait alors de 50 %. Il en résulte de plus que la progression de l'hybridation ne peut se réaliser que du côté du peuplement dont la plante-hôte convient à l'hybride : nous avons nommé « introgression trophique » un tel processus. Il se distingue de la « stasipatric speciation » (Key, 1968) du fait que les hybrides demeurent féconds avec les deux parents.

Dans le cas de *salvayrei*, la pression de sélection doit être telle que la ponte ne s'effectue plus, dans un délai bref, que sur *Cephalaria*. L'ensemble du mécanisme aboutit ainsi à une introgression des caractères *xeraurinia* chez *provincialis*. Il semble, de manière un peu idéalisée, que le Rhône arrête actuellement cette progression ou la freine fortement...

#### B. Peuplement du nord-ouest de l'Espagne

E.H. Fernandez Vidal a fait appel à notre concours pour une étude des *aurinia* du nord-ouest de l'Espagne, plus particulièrement de la Galice, où il a reconnu une forme hybride de grande extension géographique résultant de l'intergradation secondaire entre *E. aurinia beckeri* et la souche montagnarde apparentée à *pyrenes-debilis*.

Les caractères des populations sont intermédiaires, combinant les rouges à tendance homochrome de *beckeri* et les teintes vives et contrastées jaune, orange, blanc et noir de l'*aurinia* d'altitude. Il en résulte une ornementation riche, très colorée (Manley et Allcard 1970, pl. 9, fig. 11 et 12) bien conforme à la description de *kricheldorffi* Collier (1933).

D'un point de vue biologique plus général, l'abondant matériel récolté par notre collègue espa-



gnol apparaît très proche des hybrides expérimentaux produits entre *beckeri* et *pyrenes-debilis*, plus précisément des combinaisons ♀ *beckeri* / ♂ *pyrenes-debilis* (F1 BD) et ♀ *beckeri* / ♂ F1 BD. Les données morphométriques concordent avec cet habitus (Fig. 12c,c').

Enfin, conformément à l'expérimentation réalisée avec *beckeri*, la plante-hôte reconnue est un *Lonicera*, *L. periclymenum* L., ce qui implique une introgression trophique développée vers le sud dans le peuplement de *beckeri*. Ces observations s'accordent donc avec les faits relevés chez *salvayrei*. En outre, les caractères phénotypiques bien tranchés des souches qui entrent ici en relation devraient permettre, dans la poursuite ultérieure de l'étude, une meilleure compréhension des mécanismes d'introgression.

### 3. L'organisation générale du peuplement d'*E. aurinia*

Au terme d'une première partie essentiellement analytique, le vaste territoire occupé par l'espèce se résout en une mosaïque de peuplements d'importance géographique très variable, situés conventionnellement à un niveau taxonomique subsppécifique. En effet, la concordance qui s'observe très généralement entre caractères morphologiques et plante-hôte permet de rapporter les populations aux différentes sous-espèces décrites.

En limite d'aires cependant, les unités ainsi définies montrent des transitions que l'analyse morphométrique permet d'attribuer à 2 mécanismes :

- une intergradation primaire liée à la conquête d'une nouvelle plante-hôte pour un taxon donné;
- une intergradation secondaire, généralement accompagnée de phénomènes trophiques plus complexes, résultant d'un contact biogéographique établi entre 2 taxons précédemment isolés.

Dans tous les cas, la dynamique du peuplement relève fondamentalement du contrôle génétique trophique qui s'exprime lors de l'oviposition et de la nutrition larvaire. Les restrictions du développement qui en résultent pourraient être traduites, d'un point de vue écologique, par le terme de « quasi-species trophiques » appliqué aux taxons d'*E. aurinia*.

Un tel système pose de nombreuses questions dans les domaines de l'écologie et de l'évolution.

## V. — ASPECTS ÉCOLOGIQUES ET ÉVOLUTIFS

Il semble qu'*E. aurinia* illustre pleinement les propos de J. Blondel (1979) quand cet auteur écrit : « Un fractionnement délibéré entre biogéographie, écologie et évolution n'a plus beaucoup de raison

d'être, car ces trois sciences synthétiques convergent désormais vers une même problématique d'ensemble qui est la compréhension des lois sous-jacentes à l'édification des communautés à un instant donné du temps et en un lieu précis de l'espace ». Dans cette optique, nous tenterons de projeter l'évolution de l'espèce dans le prolongement direct des faits écologiques.

### 1. Écologie et spéciation

#### A. Différenciation des écotypes

La genèse des formes orophiles fournit un premier schéma simple.

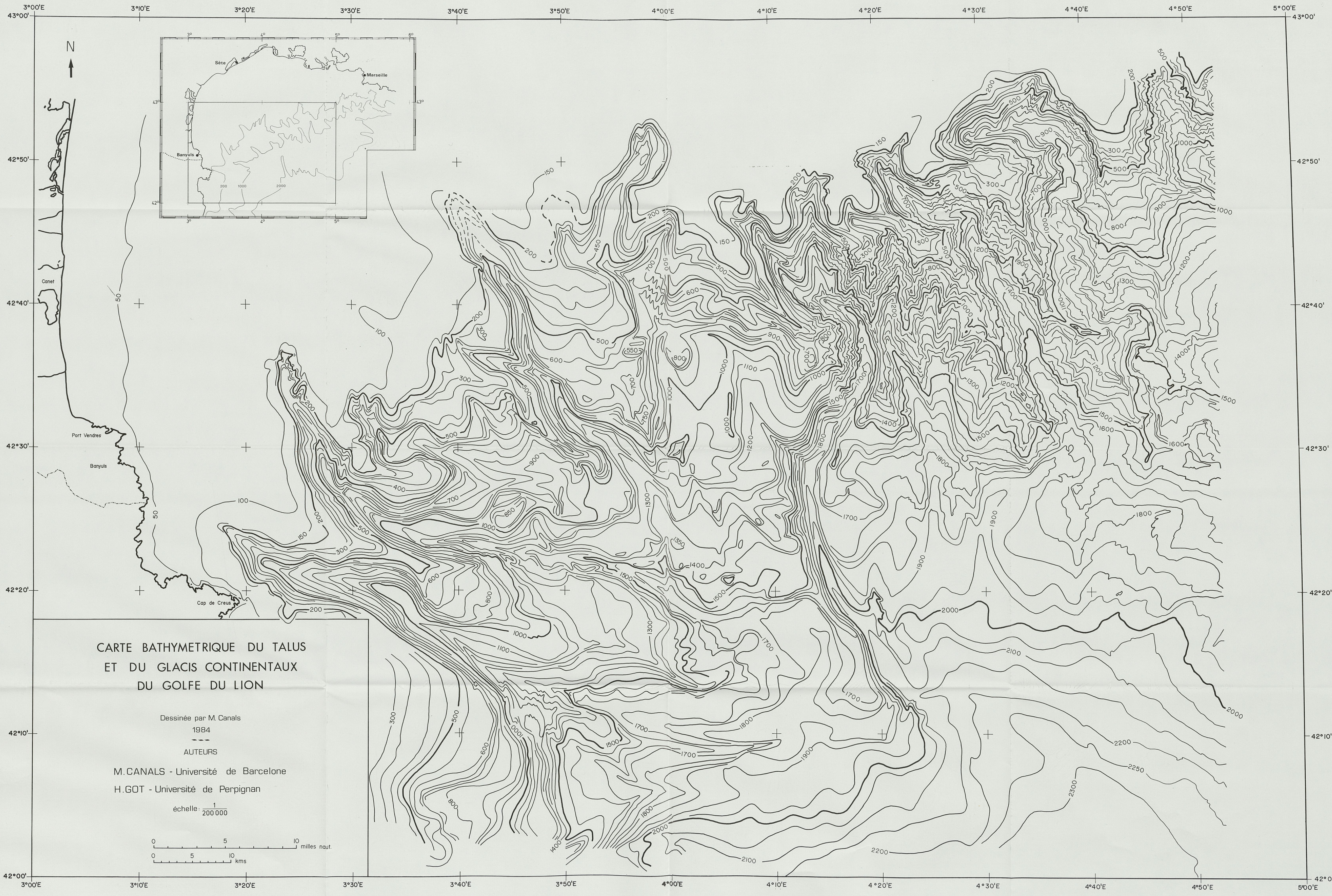
Dans la partie orientale des Pyrénées, *Succisa pratensis* dépasse 2 000 m et atteint la base des pelouses subalpines où elle voisine avec *Gentiana kochiana* (Port de Pailhères), plus rarement avec *Gentiana alpina* (Lacs du Carlit). L'étagement altitudinal permet ainsi à la forme montagnarde de produire *pyrenes-debilis*, écotype d'altitude exploitant les vastes étendues à *Gentiana alpina* des Pyrénées-Orientales, après relais éventuel sur *G. kochiana* tel qu'il s'observe au Port de Pailhères.

Le contrôle génétique des caractères de l'écotype est en tout cas précis car le type morphologique d'altitude est maintenu chez des imagos obtenus après 2 ans d'élevage à Perpignan, sur *Succisa* ou *Lonicera*. Un élevage *ab ovo*, d'un an, a montré le même comportement pour *frigescens* du sud-ouest alpin.

A plus basse altitude, *E. aurinia aurinia* et *aurinia xeraurinia*, morphologiquement très proches, peuvent être regardés comme formes trophiques vicariantes; *xeraurinia* vivant sur *Scabiosa columbaria* en milieu relativement sec alors qu'*aurinia* colonise *Succisa pratensis* en biotopes humides. En fait, les 2 plantes cohabitent fréquemment et le peuplement du Lépidoptère paraît continu, plus abondant au niveau des *Succises*.

L'étude expérimentale fournit alors les résultats suivants :

- pour les deux écotypes, la ponte s'effectue préférentiellement sur *Succisa*;
- l'écotype sur *Scabiosa*, *xeraurinia*, est très peu affecté par l'élevage sur *Succisa*; en revanche l'écotype sur *Succisa*, c'est-à-dire *aurinia*, ne donne qu'un contingent réduit ou nul d'imagos par élevage sur *Scabiosa*;
- plus de 20 essais de croisement entre les 2 écotypes, dans les 2 sens et à partir de populations diverses, ont donné les résultats les plus faibles, souvent nuls, enregistrés pour l'ensemble des croisements F1 effectués chez *E. aurinia*;
- à l'exception d'un seul élevage, toutes les chenilles hybrides de première génération sont mortes sur *Scabiosa*.



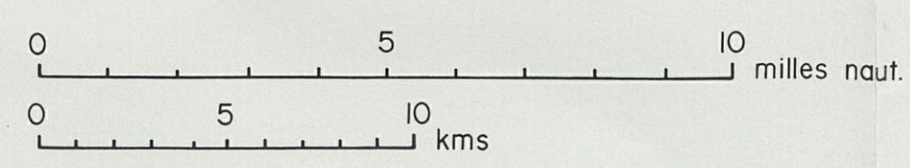
CARTE BATHYMETRIQUE DU TALUS  
ET DU GLACIS CONTINENTAUX  
DU GOLFE DU LION

Dessinée par M. Canals  
1984

AUTEURS

M.CANALS - Université de Barcelone  
H.GOT - Université de Perpignan

échelle:  $\frac{1}{200\,000}$



En accord avec la géonémie actuelle des sous-espèces d'*E. aurinia*, ces faits plaident donc en faveur de la genèse de l'écotype sur *Succisa* à partir des populations de *xeraurinia* établies sur *Scabiosa*. La Fig. 13 exprime cette conception.

Conformément aux données expérimentales, la polarisation du flux génétique dans le sens de l'écotype sur *Succisa* doit être entretenue par la non réciprocity du choix des plantes de ponte, le jeu du filtre écologique lié à la valeur trophique différentielle des deux plantes-hôtes pour l'état larvaire, le désavantage qui affecte l'hybride, etc.

Dans l'ensemble du phénomène, deux temps peuvent être distingués : migration primaire permettant le passage initial d'un biotope à l'autre par changement de plante-hôte, une migration secondaire assurant la conquête d'un biotope nouveau par l'écotype adapté.

Cette adaptabilité semble alors permettre l'exploitation par l'espèce de la plante-hôte favorisée par les paramètres climatiques du moment. Il s'en suit encore une genèse diffuse intéressant simultanément, mais indépendamment, plusieurs populations et les modifications du tapis végétal, induites par les variations climatiques, pourraient ainsi conduire au remplacement rapide d'une souche par une autre...

**B. Les intergradations secondaires**

A la fois complémentaires, et en partie opposées au processus précédent, elles conduisent à un nouvel équilibre du pool génétique réalisé chez l'hybride et à la reconquête, par l'introggression trophique, d'une plante-hôte offrant des potentialités évolutives nouvelles au génome du taxon introgressif. L'interferti-

lité entretenue entre les deux taxons doit conférer une grande vitesse à la progression de l'hybridation qui, dans une certaine mesure, contredit E. Mayr quand celui-ci affirme qu'il n'existe pas de barrière plus formidable, pour une sous-espèce, qu'une autre sous-espèce (1974).

**C. Stratégie évolutive**

A l'échelle de la population, l'interfertilité subs-spécifique exclut la sympatrie entre écotypes. Ceux-ci étant monophages, un biotope donné ne peut être occupé que par l'un d'entre-eux qui n'exploite donc que l'une des plantes-hôtes potentielles de ce biotope.

Pour l'ensemble de l'espèce, s'instaure en revanche une polyphagie allopatrique globale permettant l'occupation de tous les biotopes favorables du fait de la diversification des écotypes trophiques dérivant les uns des autres. Cependant, la persistance d'une certaine fertilité interpopulationnelle, en dépit de l'accroissement du polymorphisme, concilie cohérence spécifique et souplesse adaptative.

**2. Hypothèse évolutive**

La dimension temporelle échappant à nos investigations, la perspective évolutive ne peut être obtenue que par confrontation des différents degrés de spéciation atteints par des entités spécifiques affines.

Chez les *Melitaeinae* paléarctiques dans leur ensemble, et plus encore à l'intérieur des genres ou des sous-genres, les espèces présentent des affinités telles que leur séparation demeure parfois délicate;

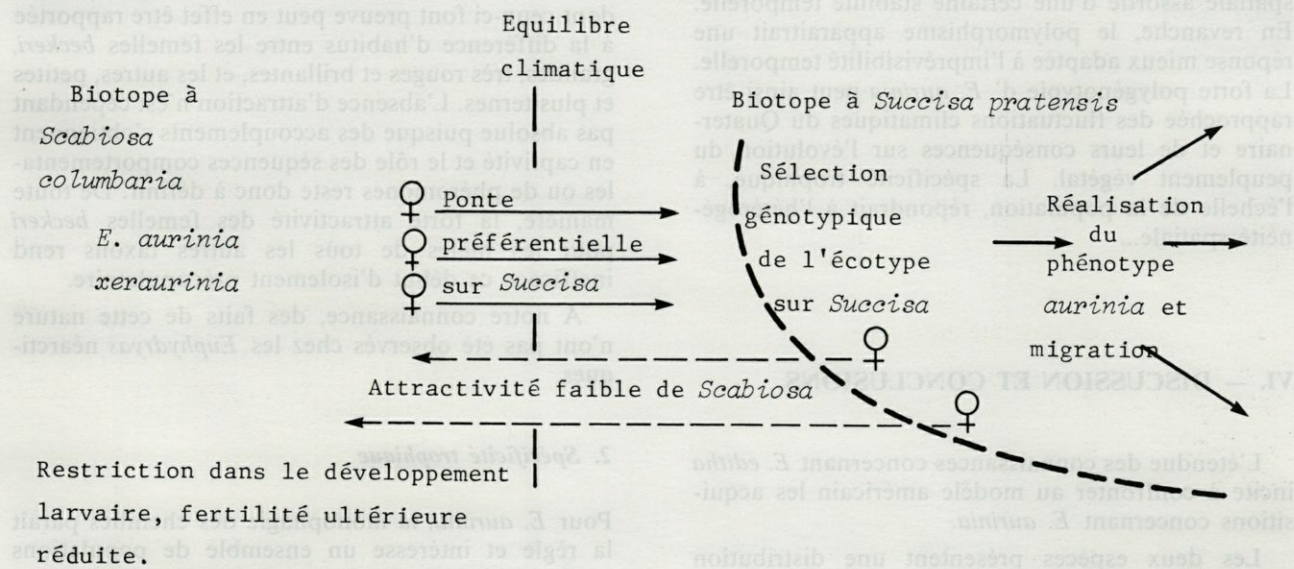


Fig. 13. — Mécanisme de l'intergradation primaire de *E. aurinia xeraurinia* à *E. aurinia aurinia*.  
 Mechanism of the primary intergradation from *E. aurinia xeraurinia* to *E. aurinia aurinia*.

il en va de même chez les *Euphydryas* néarctiques (Murphy et Ehrlich 1983).

De plus, les plantes-hôtes appartiennent au même phylum évolutif, celui qui concerne aussi les sous-espèces d'*E. aurinia* (Mazel 1982a).

On pourrait donc imaginer qu'un processus évolutif a séparé ces espèces les unes des autres à partir de peuplements polytypiques comparables à celui que présente *E. aurinia* actuellement. Les théories gradualistes, néo-darwiniennes, rendent compte classiquement d'une telle évolution en attribuant un rôle décisif à l'isolement...

En appliquant les concepts écologiques aux produits de cette évolution, diverses considérations peuvent être alors dégagées.

Contrairement au dispositif adopté au niveau intra-spécifique, l'occupation sympatrique des niches trophiques des biotopes devient possible à l'échelle supra-spécifique, par le recoupement territorial des populations issues des radiations évolutives affectant les espèces sœurs. Ainsi, *E. desfontainii* Godart, espèce d'abord considérée comme forme d'*E. aurinia beckeri* Lederer en Espagne, se développe sur *Cephalaria leucantha* et cohabite, en Catalogne espagnole, avec *beckeri* inféodé aux *Lonicera*. Dans le Fenouillèdes, à la limite de l'Aude et des Pyrénées-Orientales, *E. desfontainii* est sympatrique avec *E. aurinia xeraurinia* Mazel vivant sur *Scabiosa columbaria*. Il est remarquable que *Cephalaria* soit aussi plante-hôte d'*E. aurinia*, mais pour des sous-espèces allopatriques avec les précédentes, telles *salvayrei* ou *provincialis*. En outre, plusieurs espèces de Méritées fréquentent encore les biotopes occupés par *E. aurinia* et *desfontainii*.

Suivant M. Lamotte et J. Générumont (1983), la plurispécificité serait liée à une forte hétérogénéité spatiale assortie d'une certaine stabilité temporelle. En revanche, le polymorphisme apparaîtrait une réponse mieux adaptée à l'imprévisibilité temporelle. La forte polygénotypie d'*E. aurinia* peut ainsi être rapprochée des fluctuations climatiques du Quaternaire et de leurs conséquences sur l'évolution du peuplement végétal. La spécificité trophique, à l'échelle de la population, répondrait à l'hétérogénéité spatiale...

## VI. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étendue des connaissances concernant *E. editha* incite à confronter au modèle américain les acquisitions concernant *E. aurinia*.

Les deux espèces présentent une distribution géographique à l'échelle de leurs continents respectifs, *E. aurinia* peuplant la majeure partie de l'Europe et *E. editha* couvrant une aire étendue en

Amérique du Nord. De ce fait, les populations se trouvent soumises à des pressions de sélection très diverses et pouvant par conséquent se correspondre d'un continent à l'autre; on peut donc considérer a priori que les deux processus évolutifs ne sont pas fondamentalement distincts ni soumis à des pressions écologiques de nature différente. Bien au contraire, il paraît logique d'admettre que 2 espèces rangées dans le même genre (Brussard et coll., 1985), ou dans 2 genres voisins (Higgins, 1978), ayant le même cycle de développement, des exigences trophiques parallèles, etc., subissent aussi les mêmes mécanismes évolutifs fondamentaux selon la même séquence.

Dans une perspective évolutive gradualiste, l'accentuation du polymorphisme, la spécialisation nutritionnelle et des restrictions dans la fécondité interpopulationnelle semblent indiquer qu'*E. aurinia* se situe à un niveau d'évolution plus avancé que celui d'*E. editha*. Une certaine complémentarité, très fructueuse pour la compréhension des processus en cause, pourrait ainsi se dégager du rapprochement des caractéristiques des deux espèces.

Une analyse plus précise devient alors nécessaire dans les trois domaines essentiels de divergence :

- le polymorphisme intraspécifique;
- la spécificité trophique;
- la fertilité interpopulationnelle.

### 1. Polymorphisme

En dehors des faits d'adaptation liés aux contraintes climatiques, altitudinales, etc., la diversification morphologique ne révèle de conséquence évolutive importante que dans le comportement des mâles *beckeri*. L'amorce d'isolement prézygotique dont ceux-ci font preuve peut en effet être rapportée à la différence d'habitus entre les femelles *beckeri*, grandes, très rouges et brillantes, et les autres, petites et plus ternes. L'absence d'attraction n'est cependant pas absolue puisque des accouplements s'obtiennent en captivité et le rôle des séquences comportementales ou de phéromones reste donc à définir. De toute manière, la forte attractivité des femelles *beckeri* pour les mâles de tous les autres taxons rend inefficace ce début d'isolement précopulatoire.

A notre connaissance, des faits de cette nature n'ont pas été observés chez les *Euphydryas* néarctiques.

### 2. Spécificité trophique

Pour *E. aurinia*, la monophagie des chenilles paraît la règle et intéresse un ensemble de populations généralement regroupées en une sous-espèce caractérisée par une morphologie parfois très distincte.

Pour *E. editha*, l'oligophagie paraît plus fréquente

et les choix trophiques géographiquement plus dispersés (White et Singer, 1974).

Les études réalisées chez *E. Chalcedona* montrent l'importance des facteurs écologiques qui conditionnent la nutrition des chenilles (Ehrlich et Murphy 1981; Williams et coll., 1983). Des pressions de sélection de même type semblent induire la réponse adaptative d'*E. editha* dans le Colorado et conduire à une « monophagie écologique » (Gilbert, 1977 in Holdren et Ehrlich 1982).

M.C. Singer (1983) met en évidence des degrés de spécialisation dans le choix des plantes de ponte par les femelles d'*E. editha* d'une population oligophage de Californie. Il distingue ainsi des individus « généraliste » et « spécialistes » (Wiklund, 1981) pondant, respectivement, sans choix d'une plante-hôte privilégiée ou, inversement, sur une seule espèce. Un tel processus n'a pas été étudié chez *E. aurinia* mais la monophagie observée sur le terrain semble exclure le comportement « généraliste ». Il est alors tentant de rapporter le passage de l'oligophagie à la monophagie à une sélection des « spécialistes », point de vue cependant difficilement conciliable avec l'attraction privilégiée qu'exerce *Succisa* sur les femelles de tous les taxons d'*E. aurinia*.

Quelque soit le mécanisme en cause, cette spécialisation trophique conduit-elle par l'isolement physiologique, et secondairement géographique, à l'isolement génétique ? En d'autres termes, représente-t-elle le pas initial du processus gradualiste de spéciation néodarwinienne ? L'interfertilité ou l'interstérilité entre écotypes trophiques apporte des éléments de réponse à considérer.

### 3. L'interfertilité populationnelle et les intergradations secondaires

Notre propos n'est pas de prendre parti ici dans le débat pour l'intérêt pratique du critère d'isolement reproductif (Shapiro, 1983), ou contre (Ehrlich et Murphy, 1983), mais d'examiner les faits établis en ce domaine.

Chez *E. editha*, aucune restriction de fertilité ne semble avoir été mise en évidence.

Chez *E. aurinia*, ce phénomène revêt des aspects différents en expérience et sur le terrain.

#### A. Expérimentation

Dans les élevages, la mortalité induite par la substitution des plantes nourricières des chenilles traduit la réalité d'une ségrégation génotypique. Le fort « hybrid breakdown » qui se manifeste dans les croisements de divers écotypes trophiques vient renforcer cette interprétation.

En première analyse, il paraît donc logique de rapporter les incompatibilités observées dans les

croisements à la divergence induite par les adaptations trophiques. Cette affirmation ne doit être posée qu'avec beaucoup de réserves car elle s'applique certainement à un ensemble complexe de mécanismes et à des degrés différents d'évolution. Ainsi B. Tabashnik (1983) montre qu'aucune modification génétique, expérimentalement appréciable, n'est nécessaire à *Cotias philodice eriphyle* pour se développer sur *Medicago sativa*, l'Alfa cultivé...

En fait, qu'il s'agisse de combinaisons d'allèles trophiques ou de manifestations d'un pouvoir régulateur variable (Oliver 1979), les données expérimentales demeurent favorables à une interprétation évolutive gradualiste. Cependant, ni la proximité géographique, ni la ressemblance morphologique ne permettent de prévoir la compatibilité des génomes des populations croisées, tant chez les *Phyciodes* (Oliver, 1980; 1982) que chez *E. aurinia*.

#### B. Terrain

Dans le modèle de la spéciation allopatrique de Fisher — Ford — Dobzhansky, il est classique d'envisager, au cours de la phase de rencontre, deux éventualités opposées : ou bien les taxons séparés divergent, se construisent des barrières précopulatoires et déplacent leurs écologies respectives sous l'influence des forces sélectives; ou bien ces taxons fusionnent en éliminant leurs divergences (Wallace, 1974). Ici, c'est la deuxième éventualité qui est de toute évidence réalisée car aucune interstérilité n'apparaît dans le peuplement et les intergradations secondaires décrites montrent au contraire qu'une solution viable est toujours trouvée en conditions naturelles. Même si l'expérimentation révèle une certaine réduction de fécondité interpopulationnelle, la cohérence spécifique est maintenue et les exigences trophiques font figure d'épiphénomènes liés à une adaptation écologique opportuniste.

Pour l'ensemble du peuplement d'*E. aurinia*, force est de reconnaître que l'adaptation trophique qui se manifeste sur le terrain n'a pas plus de signification évolutive que le polymorphisme structural.

Ainsi nous avons établi que *beckeri*, typiquement méditerranéen, de 45 mm environ d'envergure, brillamment coloré dans les teintes rouges, se développe sur *Lonicera* (Caprifoliacées) donne des hybrides expérimentaux F1, F2 et de retrocroisement avec *pyrenes-debilis* de 35 mm d'envergure, sombre, localisé entre 2 000 et 2 500 m d'altitude dans la partie orientale des Pyrénées où ses chenilles vivent sur *Gentiana alpina* (Gentianacées).

Sur le terrain, *E. aurinia kricheldorfii* du nord-ouest de l'Espagne correspond au même croisement avec la souche originelle d'où dérive *pyrenes-debilis*...

Avec des caractères morphologiques et biologiques beaucoup plus tranchés que n'en présentent

*E. editha bayensis*, de la baie de San Francisco, et *E. editha gunnisonensis* du Colorado, après un isolement (Vérité, 1925) certainement très supérieur à « 7 000 générations », les sous-espèces d'*E. aurinia* réalisent le « test » révélé par P.R. Ehrlich et D.D. Murphy (1983) : elles se rencontrent... Et se croisent aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire, mais rien, hors de l'expérience, ne nous permettait de prévoir ce dernier résultat.

Si les énormes disparités morphologiques, biologiques et écologiques qui opposent *beckeri* et *pyrenes-debilis* n'entravent pas leur compatibilité génétique, en revanche *aurinia aurinia* et *aurinia xeraurinia*, presque indistincts morphologiquement et vivant sur 2 végétaux encore classés au sein du genre *Scabiosa* il y a quelques dizaines d'années, révèlent des incompatibilités sévères dans la seule mise en commun des génomes à la génération F1. De même, les espèces « Type A » et « Type B » séparées expérimentalement au sein de *Phyciodes tharos* par C.G. Oliver (1980) acceptent le même *Aster* comme plante nourricière. Six espèces jumelles ont été reconnues dans le complexe d'*Acraea admatha* Hew. (Pierre 1980)...

Il semble donc que l'incompatibilité génétique, c'est-à-dire la rupture de la cohérence du génome, soit indépendante du degré d'adaptation. Le sens des croisements suffisant à perturber radicalement les résultats de l'hybridation, l'incompatibilité des génomes paraît un phénomène qualitatif qui résulterait de la mutation de quelques gènes critiques créant un déséquilibre cyto-génique dans la combinaison réalisée.

L'inertie génétique, qui maintient la cohérence spécifique en préservant l'interfertilité des populations, n'est pas rompue par la divergence adaptative et l'isolement (Ehrlich et White, 1980); quelle que soit son ancienneté, l'adaptation ne prend de valeur évolutive que si elle touche certains gènes privilégiés.

Par l'ensemble de ses caractères, le complexe intra-spécifique d'*E. aurinia* semble donc susceptible de fournir un modèle des stades de la pré-spéciation, domaine dans lequel des nouveautés peuvent encore être apportées à la théorie néo-darwinienne de la spéciation.

REMERCIEMENTS. — Nous assurons de toute notre gratitude M.H. Descimon qui s'est chargé de la mise à jour de notre documentation et de la révision de la présente publication.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et Ecologie. Masson. Paris, 173 p.
- BOWERS M.D., 1981. Unpalatability as a defense strategy of western checkerspot Butterflies (*Euphydryas*). *Evolution*, **35** : 367-375.
- BAUSSARD P.F., P.R. EHRLICH, D.D. MURPHY, B.A. WILCOX and J. WRIGHT. Genetic distances and the taxonomy of checkerspot Butterflies. *J. Kansas entomol. Soc.*, **58** (3) : 403-412.
- CHADEFAUD M. et L. EMBERGER, 1960. Traité de botanique systématique. Tome II. Les végétaux vasculaires, (1) : 615-753; (2) : 754-844. Masson. Paris.
- CHEW F.S., 1975. Coevolution of Pierid Butterflies and their Cruciferous food-plants. I. *Oecologia* (Berl.), **20** : 117-127.
- CHEW F.S., 1980. Foodplant preferences of Pieris caterpillars. *Oecologia* (Berl.), **46** : 347-353.
- COLLIER W.A., 1933. Beschreibung einiger neuer Argynnidien. *Ent. Rdsch.*, **50** : 54-55.
- COUSIN G., 1967. Considérations sur la notion d'espèce à propos des échanges géniques dans un cercle Syngame de Gryllides cosmopolites. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **3** (3) : 527-565.
- DETHIER V.G., 1959. — Foodplant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. *Canad. entomol.*, **91** : 581-596.
- DETHIER V.G., 1980. — Evolution of receptor sensitivity to secondary plant substances with special reference to deterrents. *Amer. Natur.*, **115** : 45-66.
- EHRLICH P.R. et D.D. MURPHY, 1981. — The population biology of Checkerspot Butterflies (*Euphydryas*). *Biol. Zbl.*, **100** : 613-629.
- EHRLICH P.R. et D.D. MURPHY, 1983. — Butterflies and Biospecies. *J. Res. Lepid.*, **21** (4) : 219-225 (1982).
- EHRLICH P.R., D.D. MURPHY, M.C. SINGER, C.B. SHERWOOD, R.R. WHITE and I.L. BROWN, 1980. Extinction, reduction, stability and increase: the responses of checkerspot Butterfly populations to the California drought. *Oecologia* (Berl.), **46** : 101-105.
- EHRLICH P.R. and P.H. RAVEN, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18** : 586-608.
- EHRLICH P.R. and P.H. RAVEN, 1969. Differentiation of populations. *Science*, **165** : 1228-1232.
- EHRLICH P.R. and R.R. WHITE, 1980. Colorado checkerspot Butterflies: isolation, neutrality and the biospecies. *Amer. Naturalist.*, **115** (3) : 328-341.
- EHRLICH P.R., R.R. WHITE, M.C. SINGER, S.W. McKECHNIE, L.E. GILBERT, 1975. — Checkerspot Butterflies: a historical perspective. *Science*, **188** : 221-228.
- ERIKSON J.M. and P. FEENY, 1974. Sinigrin: a chemical barrier to the black Swallowtail Butterfly: *Papilio polyxenes*. *Ecology*, **55** : 103-111.
- FORD M.D. and E.B. FORD, 1930. Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia* Rott. *Trans. Roy. Ent. Soc. London.*, **78** : 345-351.
- FORSTER W. et T.A. WOHLFAHRT, 1955 (1976). Die Schmetterlinge Mitteleuropas Diurna: 62; Franckl'sche verlagshandlung — Stuttgart.
- FURON R., 1972. Eléments de paléoclimatologie. Vuibert. Paris, 216 p.
- GAILLARD R., 1954. Gryptocères et Rhopalocères du Gard. *Revue fr. Lepid.*, **14** : 154-164.
- GERBER H., 1972. Speziation und Biologie von *E. aurinia aurinia* und *E. aurinia debilis* F. *glacieggenita*. *Mit. Ent. Gesel. Basel. N.F.*, **22** : 73-87.

- HEGNAUER R., 1964. Chemotaxonomie der Pflanzen. Birkhauser Verlag. Basel. Caprifolicées, 3 : 365-373; Gentianacées (1966), 4 : 23-31, Dipsacacées, 4 : 176-192.
- HERBACH E., 1985. Rôle des sémiocchimiques dans les relations pucerons-plantes. II. Les substances allélochimiques. *Agronomie*, 5 (4) : 375-384.
- HIGGINS L.G., 1950. A descriptive catalogue of the Palearctic *Euphydryas*. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 101 (12) : 437-489.
- HIGGINS L.G., 1978. A revision of the genus *Euphydryas* Scudder. *Ent. Gaz.*, 29 : 109-115.
- HIGGINS L.G. et N.D. RILEY, 1971 (1970). Guide des papillons d'Europe. Rhopalocères Delachaux et Niestlé. Paris 414 p.
- HOLDREN C.E. et P.R. EHRLICH, 1982. Ecological determinants of food plant choice in the Checkerspot Butterfly *E. editha* in Colorado. *Oecologia* (Berl.), 52 : 417-423.
- HORN D.J. et R.D. MITCHELL, 1977. Analysis of ecological systems. Ohio State Univ. Press.
- KEY K.H., 1968. The concept of stasipatric speciation. *Syst. Zool.*, 17 (1) : 14-22.
- LAMOTTE M. et J. GENERMONT, 1983. Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponse à l'hétérogénéité du milieu. Coll. int. C.N.R.S., n° 330 : 295-301.
- MANLEY W.B.L. et H.G. ALLCARD, 1970. A field guide to the Butterflies and Burnets of Spain. Clasesy Hampton; 191 p., 40 pl.
- MAYR E., 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Paris, 496 p.
- MAZEL R., 1977. Première contribution expérimentale à la connaissance taxonomique et phylétique de *E. aurinia* Rott. *Entomops*, 44 : 103-112.
- MAZEL R., 1982a. Exigences trophiques et évolution dans les genres *Euphydryas* et *Melitaea lato sensu*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N.S., 18 (2) : 211-227.
- MAZEL R., 1982b. — Intérêts biogéographiques et phylétiques de deux sous-espèces nouvelles d'*E. aurinia* Rott. (Seconde contribution). *Alexandor*, 12 (7) : 303-316.
- MAZEL R., 1984. Trophisme, hybridation et spéciation chez *E. aurinia* Rott. Thèse. Université de Perpignan. 335 p.
- MOONEY H.A., P.R. EHRLICH, D.E. LINCOLN et K.S. WILLIAMS, 1980. Environnemental controls of the seasonality of a drought deciduous shrub, *Diplacus aurantiacus* and its predator, the Checkerspot Butterfly *E. chalcona*. *Oecologia* (Berl.), 45 : 143-146.
- MURPHY D.D. et P.R. EHRLICH, 1983. A note on the biosystematics of the *Euphydryas* of central Utah. *Bull. Utha Lepido. Soc.*, 3 (3).
- OBERTHUR C., 1922. Etudes de Lépidoptérologie comparée. Oberthur, Rennes. XX (1<sup>re</sup> série), 402 p. (46-60).
- OLIVER C.G., 1979. Genetic differentiation and hybrid viability within and between some lepidoptera species. *Am. Nat.*, 114 (5) : 681-694.
- OLIVER C.G., 1980. Phenotypic differentiation and hybrid breakdown within *Phyciodes « tharos »* in the northeastern United States. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73 : 715-721.
- OLIVER C.G., 1982. Experimental hybridization between *Phyciodes tharos* and *P. phaon*. *J. Lep. Soc.*, 36 (2) : 121-131.
- PIERRE J., 1980. Le complexe ultraspécifique d'*Acraea admatha* Hew., reconnaissance de six espèces jumelles, description de nouveaux taxons. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N.S., 15 (4) (1979) : 719-737.
- PUISSEGUR C., 1964. Recherches sur la génétique des Carabes. *Vie Milieu*, suppl. 18, Masson et Cie, 288 p., 8 pl.
- PUISSEGUR C., 1982. Mise à l'épreuve génétique, stérilité et fertilité d'hybrides quinquespécifiques de *Chrysocarus* Thoms. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris.*, 295 (III) : 779-782.
- ROBINS E.J., 1972. Population dynamics of the marsh fritillary butterfly *E. aurinia*. Thesis, Imperial College, London.
- SCHOONHOVEN L.M., 1969. Gustation and foodplant selection in some Lepidopterous larvae. *Ent. exp. Appl.*, 12 : 255-564.
- SEITZ A. (1907), 1911. Les macrolépidoptères du globe. Première partie. Diurnes paléarctiques. Stuttgart, 380 p. (213-215).
- SHAPIRO A.M., 1983. Taxonomic uncertainty, the Biological Species Concept and the nearctic Butterflies : a reappraisal after twenty years. *J. Res. Lep.*, 21 (4) 1982 : 212-218.
- SINGER M.C., 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, 37 (2) : 389-403.
- SINGER M.C. et P.R. EHRLICH, 1979. Population dynamics of the Checkerspot Butterfly *E. editha*. *Fortschr. Zool.*, 25 (2/3) : 53-60.
- SPULER A., 1908. Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart, I Band, 385 p. (21-22).
- TABASHNIK B.E., 1983. Host range evolution : the shift from native legume hosts to alfalfa by the Butterfly, *Colias philodice eriphyle*. *Evolution*, 37 : 150-162.
- WALLAGE B. 1974. Génétique des populations. Masson, Paris, 226 p.
- WHITE R.R. et M.C. SINGER, 1974. Geographical distribution of host plant choice in *E. editha*. *J. Lep. Soc.*, 28 (2) : 103-107.
- WICKLUND C., 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* (Berl.), 18 : 185-197.
- WICKLUND C., 1981. Generalist/specialist oviposition behavior in *Papilio machaon* and functional aspects of the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos*, 36 : 163-170.
- WILLIAMS K.S., D.E. LINCOLN et P.R. EHRLICH, 1983. The coevolution of *E. chalcona* Butterflies and their larval host-plants. II. *Oecologia* (Berl.), 56 : 330-335.
- WILKOMM M. et J. LANGE, 1870. *Prodromus florae hispanicae*. Stuttgartiae, Vol. II, 680 p. (331-334).