

# MELITAEA ATHALIA ATHALIA ROTT. ET M. ATHALIA HELVETICA RUHL (*pseudathalia* REV.) EN FRANCE ÉTUDE BIOGÉOGRAPHIQUE

[LEP. NYMPHALIDAE]

PAR

Jean BOURGOGNE

## 1. — APERÇU HISTORIQUE

Les grosses difficultés que présente la détermination des espèces du genre *Melitaea*, notamment dans le groupe de *M. athalia* Rott., ont incité depuis longtemps les entomologistes à avoir recours aux armures génitales. C'est pour cette raison que la littérature relativement ancienne renferme déjà plusieurs figures et descriptions des genitalia mâles de *M. athalia*, dues à WHITE (1878), KLINKHARDT (1899), POLJANEC (1901), DAMPF (1909), HORMUZAKI (1911), SUSCHKIN (1913), SHELDON (1916); ces travaux concernent tous la forme typique de cette espèce.

C'est REVERDIN (1920) qui découvrit que, sous le nom de *Melitaea athalia* Rott., on avait jusqu'alors confondu deux formes géographiques, pratiquement indistinguables extérieurement, mais très différentes par leurs armures génitales mâles; ces différences sont telles qu'il est naturel de leur attribuer une valeur d'ordre spécifique; c'est ce que fit REVERDIN, mais en ajoutant sagement que cette séparation spécifique demandait confirmation par une étude biologique. Selon les éléments recueillis par l'auteur de cette découverte, la nouvelle espèce, *M. pseudathalia* Rev., est répartie en Italie, Suisse et France méridionales, et Espagne. Deux ans plus tard, REVERDIN (1922) donne des précisions supplémentaires, et révèle l'existence, notamment en Suisse, d'exemplaires intermédiaires, ce qui rend douteuse, dit-il, la séparation spécifique des deux formes; pour la France, il signale, parmi de nombreuses préparations, une seule armure à caractère intermédiaire, de Vernet-les-Bains (Pyr.-Or.), et donne la liste des départements occupés, les uns par *M. athalia*, les autres par *M. pseudathalia*; il insiste sur le fait que les deux formes paraissent s'exclure mutuellement partout en France, sauf dans une seule localité : Saint-Côme (Gironde), où elles cohabitent. On trouve l'indication de cette répartition française reproduite dans le Catalogue de L. LHOMME, vol. I (1923-1935).

D'autres exemplaires de transition sont ensuite signalés en Autriche, dans

la région d'Ischl (45 km à l'E. de Salzburg), par HORMUZAKI (1925). Un peu plus tard, R. VERITY (1930) prend position au sujet de la valeur taxinomique à attribuer aux deux formes en question : l'existence de types intermédiaires, récoltés à la limite commune des deux aires géographiques correspondantes, prouve, d'après lui, qu'on a affaire à deux formes d'une seule et même espèce et non à deux unités spécifiques différentes; l'auteur considère en outre que le nom de *pseudathalia* ne convient pas pour désigner l'ensemble de la forme méridionale, et il propose de le remplacer par celui d'*helvetica* Rühl, qui est celui de la race des Grisons; c'est ce dernier nom qui sera désormais employé par la plupart des auteurs.

Le cas de cette Mélitée a paru particulièrement digne d'intérêt, puisque au cours des années suivantes, de 1931 à 1935, plusieurs travaux plus ou moins importants lui ont été consacrés : ROCCI (1931, 1932), BEURET (1931, 1933), HIGGINS (1932), GIESE (1933), QUERCI (1932), AGENJO (1934) et HORMUZAKI (1934, 1935). Ces auteurs ont cherché à préciser le statut taxinomique des deux formes, et ajouté des éléments nouveaux relatifs à leur répartition, encore mal connue, en Italie, Autriche, Suisse et Espagne; presque rien n'est publié sur la France.

Plus récemment, cette question d'ordre biogéographique se trouve très clairement résumée dans un article de G. WARNECKE (1939), qui se prononce nettement en faveur de l'identité spécifique, suivant à ce point de vue l'opinion de VERITY et de HIGGINS. Enfin, deux derniers travaux doivent être signalés : le premier est l'importante révision de R. VERITY (1940), qui émet d'intéressantes considérations sur l'origine des espèces et formes actuelles; il signale en particulier la découverte d'*helvetica* dans l'Oussouri, localisation inattendue. L'autre publication récente est celle d'URBAHN (1952), qui précise certains caractères de *M. athalia* et figure les armures génitales femelles des deux formes.

## 2. — ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

*Melitaea athalia* se présente donc comme une grande espèce composée de deux formes bien distinctes, habitant des aires géographiques différentes; malgré l'absence de caractères distinctifs extérieurs constants, ces deux formes diffèrent par d'importants caractères de l'armure génitale, et probablement aussi par la morphologie des premiers états, la physiologie et l'éthologie. Tout cela suffirait amplement à en faire deux espèces distinctes, si les populations habitant la limite séparant les deux aires ne possédaient des armures génitales très polymorphes et à caractères intermédiaires; cette constatation, explicable sans aucun doute par une hybridation entre les deux formes, tend à ramener celles-ci au simple rang de sous-espèces.

C'est H. BEURET (1933) qui a eu le grand mérite d'entreprendre des recherches d'ordre biologique en vue de préciser les relations existant entre les deux formes; après avoir découvert des différences entre les œufs, les chenilles et les chrysalides, il a mis en évidence des divergences d'un autre ordre, notamment

en ce qui concerne le développement ontogénétique. Cette étude, déjà fort instructive, demandera à être confirmée par son extension à d'autres races locales, pour que l'on puisse affirmer que ces différences caractérisent bien les deux formes *athalia* et *helvetica*. Les tentatives d'hybridation décrites par l'auteur n'ont malheureusement pu fournir que des embryons, mais les difficultés qu'il a rencontrées dans la reproduction et l'élevage des formes parentes (non hybridées) ne permettent pas de tirer de ce résultat des conclusions définitives. Il faut souhaiter que ce genre d'expériences soit repris.

On ne sait rien de la garniture chromosomique d'*helvetica*, à notre connaissance du moins; FEDERLEY (1938) indique seulement que *Melitaea athalia* possède le nombre haploïde  $n$  égal à 31, sans donner la provenance de son matériel.

Il y a quelques années, se plaçant surtout à un point de vue pratique, L. CUÉNOT (1932) conseillait, en pareil cas, de considérer de telles formes de préférence comme de bonnes espèces, mais à l'heure actuelle les entomologistes estiment que chez les insectes les hybrides interspécifiques sont rares dans la nature; ils sont donc à peu près d'accord pour réunir en une même espèce des formes géographiques qui s'hybrident de façon constante sur la ligne de contact de leurs aires; cette façon de voir paraît être celle de beaucoup de zoologistes (HUXLEY, 1944). R. VERITY emploie le terme d'*exerges* pour désigner les formes *athalia* et *helvetica*, et celui de *synexerge* pour les populations à caractères intermédiaires.

En réalité, il est stérile de vouloir discuter indéfiniment le statut taxinomique de ces formes; le problème n'est qu'une question de mots et de convention; si l'évolution n'est pas un mythe, on ne doit pas s'étonner de rencontrer des formes apparentées qui ne sont pas encore des espèces tout en étant déjà très différenciées l'une par rapport à l'autre; mais ces cas constituent une difficulté pour les systématiciens, dans leur désir de mettre de l'ordre dans le chaos des innombrables formes qu'ils ont à classer.

Pour nous conformer à l'usage le plus répandu, nous traiterons *athalia* et *helvetica* comme deux *sous-espèces*; pour désigner les exemplaires ou les populations à caractères mixtes, on utilisera les termes de transition, intermédiaire ou hybride. Par convention et pour simplifier, les mots *athalia* et *helvetica*, employés seuls, désigneront toujours les deux sous-espèces, alors que la grande espèce sera toujours appelée *Melitaea athalia* ou *M. athalia*.

On sait d'autre part que de nombreuses formes géographiques de cette espèce ont été décrites, sous les noms de « races » ou « sous-espèces »; morphologiquement, elles ne diffèrent entre elles que par l'aspect extérieur (taille, coloration), et la plupart des auteurs ne se sont pas préoccupés de la structure de l'armure génitale. Le découpage de l'espèce en ces *races géographiques*, qui sont souvent difficiles à définir, est généralement indépendant de la séparation en *athalia* et *helvetica*, sous-espèces basées sur des caractères squelettiques précis; cependant VERITY (1940) a eu le mérite de tenter de concilier ces deux points de vue assez différents.

Dans la présente étude, il sera uniquement question des relations, en Europe occidentale, entre *athalia* et *helvetica*, basées sur la morphologie des armures génitales, et sans nous préoccuper de l'aspect extérieur.

### 3. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

La sous-espèce *athalia* présente une très vaste aire de répartition; en dehors de l'Asie paléarctique, elle se rencontre dans la plus grande partie de l'Europe, y compris la Grande-Bretagne; vers le sud-ouest européen, son aire s'étend jusqu'en Vénétie, en Autriche occidentale, en Allemagne méridionale; en Suisse, *athalia* n'occupe qu'une faible partie du pays : cantons de Schaffouse, Thurgovie, Zurich et nord du canton de Saint-Gall; on la trouve dans la plus grande partie de la France : nord-est, nord et tout l'ouest, mais on ne la connaît pas d'Espagne de façon certaine.

La sous-espèce *helvetica* occupe, en Europe, la Sicile et les quatre cinquièmes de l'Italie, c'est-à-dire l'Italie méridionale, centrale, et les régions méridionales du Piémont, de la Lombardie et peut-être aussi l'extrême sud de la Vénétie; en Suisse, *helvetica* ne se rencontre que dans le sud : partie occidentale des Grisons, cantons d'Uri, du Tessin et du Valais; en France, la littérature entomologique lui assigne les départements du sud-est et du Midi; enfin, cette sous-espèce semble occuper l'ensemble de la Péninsule Ibérique. Cette répartition est du type tyrrhénien.

Entre ces deux aires s'étend une zone de largeur variable où se rencontrent les populations de caractère mixte; cette bande, qui sera désignée sous le nom de *zone de transition*, n'est bien connue qu'en Suisse; partout ailleurs, les renseignements sont rares, épars, ou inexistants. En Italie, les localités précises publiées sont peu nombreuses, et paraissent se limiter aux trois régions suivantes : Lac de Garde, haut Adige, Lacs Majeur et de Côme. La localité autrichienne d'Ischl est assez surprenante par sa situation géographique. Tous ces renseignements sont insuffisants pour qu'on puisse tracer d'une façon précise le parcours de la zone de transition entre l'Adriatique et la Suisse. Pour la France, des intermédiaires ne sont signalés que d'un petit nombre de localités dispersées, dont voici la liste :

1° Sud du Haut-Rhin et Terr. de Belfort : Bartenheim (au N. de Bâle); Pfastatt et Lutterbach (aux portes de Mulhouse, côté N.-O.); région comprise entre Seppois (H.-R.) et Courcelles (Belfort) [H. BEURET, 1931].

2° Pyr.-Or. : Vernet-les-Bains, un seul exemplaire (REVERDIN, 1922 : 30).

3° Hautes-Pyr. : Argelès (HIGGINS, 1932); Gèdre, un exemplaire (R. VERITY, 1940).

4° Aux localités précédentes, il y a lieu d'ajouter St-Côme, en Gironde; d'une part, REVERDIN a trouvé, dans une longue série d'*athalia* de cette localité, un exemplaire appartenant indubitablement à *helvetica*; d'autre part, VERITY (1940 : 628), examinant les préparations originales de REVERDIN, affirme que

la race de St-Côme est une race synexerge, c'est-à-dire intermédiaire. On verra plus loin ce qu'on peut conclure de ces indications.

Comme on le voit, rien de précis n'est connu entre le Haut-Rhin et le Sud-Ouest de la France; les seuls documents permettant de tracer le parcours approximatif de la zone de transition sont ceux de REVERDIN, datant d'une trentaine d'années.

On peut ajouter que l'espèce manque totalement en Afrique du Nord et dans les îles de la Méditerranée.

#### 4. — INTÉRÊT DE LA QUESTION ET RECHERCHES PERSONNELLES

La question des relations mutuelles entre les deux sous-espèces, qui restent à l'état pur sur d'immenses territoires et se fondent l'une dans l'autre le long d'une bande relativement très étroite, mérite une analyse détaillée; ce cas est considéré comme très intéressant par différents auteurs; en particulier, HIGGINS (1941 : 181) écrit : « The distribution of this form (*helvetica*)..... is of exceptional interest..... »; il constate en outre et regrette l'absence de renseignements précis concernant la France. HUXLEY (1944 : 225) écrit que l'existence de gradients de caractères à l'intérieur d'une espèce est d'une grande importance biologique, et que l'établissement de cartes géographiques de ces gradients doit fournir une importante méthode d'analyse...

Le cas de *M. athalia* pose en effet un certain nombre de problèmes d'ordre biogéographique, physiologique et génétique. Pourquoi la zone de transition est-elle si étroite? Représente-t-elle un état permanent en équilibre, ou s'agit-il d'un phénomène biogéographique en pleine évolution? Quelle valeur peut-on attribuer aux formes de transition? Sont-ce des hybrides stériles, ou possèdent-ils une fertilité plus ou moins durable? Les populations hybrides présentent-elles des variations morphologiques suivant leur situation géographique?

Le phénomène, d'ailleurs, est loin d'être exceptionnel; il se présente au contraire à propos de nombreuses races géographiques à aires contiguës; ce qui le rend particulièrement intéressant chez *M. athalia*, c'est qu'il repose, non sur des caractères ornementaux comme c'est généralement le cas chez les Insectes, mais sur des caractères squelettiques, précis, mesurables, bien plus importants au point de vue systématique et phylogénétique que des questions de coloration superficielle.

Puisque la répartition française des deux sous-espèces et des populations intermédiaires est si mal connue, la première chose à faire est d'essayer de combler cette lacune. D'autre part, les termes de transition ou d'hybride sont très imprécis, morphologiquement parlant; les armures génitales intermédiaires sont très variées, différant à des degrés divers de chacune des deux sous-espèces; nous avons donc tenté de préciser, pour chaque exemplaire, ce qu'on pourrait appeler son « degré d'hybridation », en nous basant uniquement, faute de mieux, sur des considérations morphologiques.

Nos premières recherches datent de l'année 1943; elles portaient sur un

matériel récolté dans le Morvan, en juillet 1939, en compagnie de F. LE CERF; ce matériel s'étant révélé composé d'*helvetica* et de nombreuses transitions, nous avons demandé à M. G. HUARD de récolter l'espèce dans la Nièvre : la grande série obtenue grâce à son extrême obligeance était composée presque uniquement d'intermédiaires. Mais une étude portant sur la France entière ne pouvait être entreprise qu'à l'aide d'un abondant matériel. Après avoir utilisé les collections du Muséum, nous nous sommes donc adressé aux entomologistes français susceptibles de récolter l'espèce dans des régions supposées voisines de la zone de transition; une annonce, parue pendant de longs mois dans une revue de lépidoptérologie, n'a pratiquement donné aucun résultat (sauf auprès de M. l'Abbé VIGNEAU); par contre, de nombreuses lettres de sollicitation, échelonnées sur une dizaine d'années, ne sont jamais restées sans réponse, et c'est ainsi qu'un grand nombre de départements ont pu être prospectés. Malheureusement cette méthode demande qu'on y consacre un temps considérable et le rendement est très inégal; la détermination des espèces offrant de réelles difficultés, surtout sur le terrain, on nous a très souvent adressé d'autres espèces : *M. deione*, *parthenie (aurelia)*, *diamina*, et surtout *parthenoides (parthenie auct.)*, évidemment sans utilité pour ce travail; *M. athalia* ne se trouve pas toujours en abondance, de sorte que beaucoup d'envois n'en contenaient que très peu d'exemplaires. Par contre, un certain nombre de localités ont pu être prospectées avec soin; les récoltes les plus abondantes sont dues à l'empressement et à l'habileté de nombreux collègues, parmi lesquels on peut citer MM. ADKIN, BERNADI, BLANCHARD, CRÉDOT, CROZES, DESCIMON, FISCHER, HUARD, le Colonel LELEUX, H. de LESSE, MARION, MOINGEON, MOUTERDE, RÉAL, TRESSENS, l'abbé VIGNEAU. Il est juste d'ajouter que tous les exemplaires de *M. athalia*, même isolés, ont été étudiés avec profit — un unique exemplaire par localité fournissant déjà une indication non négligeable — et nous ne saurions trop remercier tous nos correspondants sans exception pour leur empressement et le temps qu'ils ont consacré à ces récoltes; leurs noms sont cités plus loin, dans les listes des localités. Nos vifs remerciements vont également au Dr. H. GISIN, du Muséum de Genève, qui nous a aimablement communiqué des préparations de J. REVERDIN, ainsi qu'à M. J. PERSE et surtout au Dr. J. PICHOT pour leurs nombreux et précieux conseils en matière de statistique.

La meilleure méthode de prospection consiste évidemment à se rendre sur place et faire le travail soi-même, mais les régions ainsi parcourues sont fatalement limitées, et il est presque indispensable de disposer de moyens matériels que nous ne possédons pas, à commencer par un moyen de transport pratique. De telles recherches sur le terrain, étendues à plusieurs départements, ont cependant été possibles au début de l'été 1951, grâce à la précieuse collaboration de notre ami H. de LESSE.

Les premiers résultats de cette étude ont été publiés dans deux courtes notes (J. BOURGOGNE, 1943, 1948).

## A. — Étude des armures génitales mâles.

Bien que nous ayons découvert des différences entre les armures génitales femelles d'*athalia* et d'*helvetica*, seules les armures mâles ont été prises en considération, car les armures femelles sont bien moins utilisables, leurs caractères différentiels étant moins nombreux et trop fluctuants; de plus le nombre de femelles récoltées est toujours très inférieur à celui des mâles.

Préparées par la méthode habituelle du bain de potasse chaud, les armures ont été examinées simplement en alcool à 70°, pour éviter d'inutiles manipulations : après enlèvement du pénis, l'armure est disposée, les valves écartées, dans un godet à fond plat, et aplatie à l'aide d'un casson de verre épais sur lequel on appuie avec une petite spatule, le tout baignant dans l'alcool. L'examen est fait sous la loupe binoculaire Nacet pourvue d'une graduation micrométrique, avec un grossissement de 98 (objectifs 7, oculaires B. 14); dans ces conditions, une graduation de notre micromètre correspond à une longueur de 0.0146 mm, soit approximativement 0.015 mm.

Il est inutile de revenir en détail sur tous les caractères permettant de séparer les armures génitales des deux sous-espèces; on les trouvera décrits par REVERDIN (1922), BEURET (1931), ROCCI (1932), HORMUZAKI (1934). En quelques mots, il s'agit des points suivants (fig. 1 et 2) : forme du tegumen; longueur, largeur et courbure des subunci; longueur de l'apophyse distale, dite terminale », des valves; présence ou absence d'une forte dent latérale épineuse sur cette apophyse; longueur et courbure de la harpe; étendue de sa denture.

Ces caractères sont sujets à variation dans une même sous-espèce, mais cette variabilité ne dépasse pas certaines limites, de sorte que les différences séparant *athalia* et *helvetica* sont toujours importantes. Il n'en est pas de même dans une population de transition, où chacun de ces caractères peut présenter tous les stades intermédiaires, de sorte qu'on se trouve en présence d'un ensemble très polymorphe d'individus, qui s'oppose à l'homogénéité relative de chacune des deux sous-espèces. On trouvera figurées un certain nombre d'armures de transition notamment dans HIGGINS (1932), VERITY (1940), et dans le présent article (fig. 7, 8, 10, 11, 14 à 19).

Nous avons pensé qu'on pourrait exprimer l'état de pureté ou au contraire d'hybridation d'un exemplaire à l'aide d'un nombre établi d'après des mesures prises sur l'armure génitale. En partant du type *helvetica* pur pour aboutir au type *athalia* pur, on observe, dans les populations intermédiaires, toutes les transitions possibles, exprimant sans aucun doute une influence de plus en plus grande du génome d'*athalia*; ces différents stades peuvent être définis par des nombres conventionnels, échelonnés par exemple de 0 à 20. Des moyennes, établies sur un certain nombre d'exemplaires, pourront caractériser des populations.

Les variations des caractères de l'armure génitale paraissent indépendantes, c'est-à-dire qu'on trouve des exemplaires de transition qui sont *athalia* par leurs subunci et *helvetica* par la dent latérale de l'apophyse des valves, par

exemple; il est donc indispensable, pour l'établissement des nombres en question, qui seront appelés *cotes*, de s'adresser à plusieurs caractères à la fois, et à

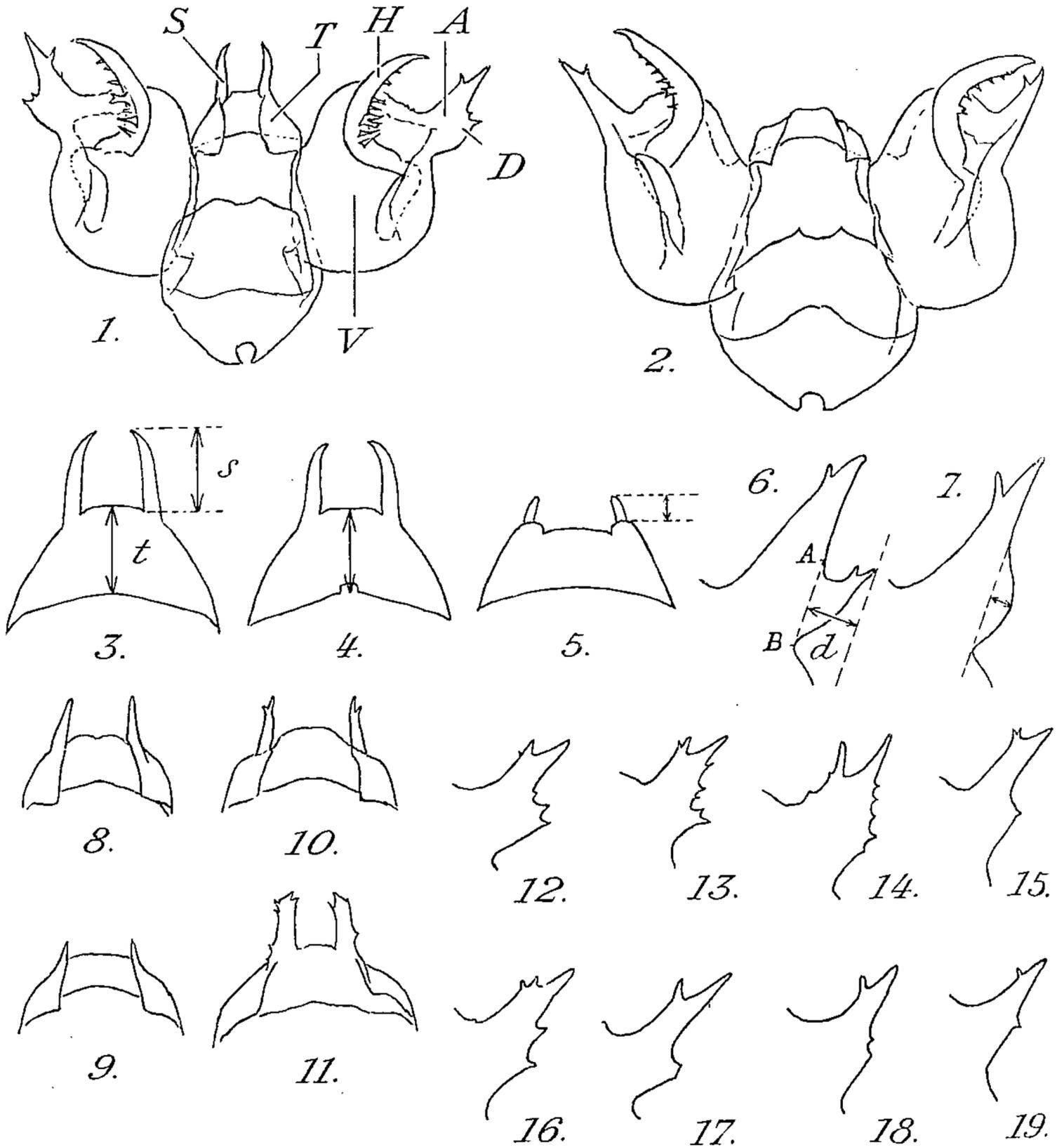


Fig. 1 à 19. — Armures génitales mâles de *Melitaea athalia*. — 1, ssp. *athalia* (Toul, M.-et-M.). A, apophyse terminale; D, dent latérale de celle-ci; H, harpe; S, subuncus; T, tegumen; V, valve. — 2, ssp. *helvetica* (Digne, B.-A.). — 3 à 7, mensurations de la longueur du tegumen (*t*), des subunci (*s*) et de la dent latérale (*d*). — 6, Forêt de Mormal (Nord); 7, Arleuf (Nièvre). — 8 à 11, variation des subunci. — 8, transition (Mont Prénélay, Nièvre); 9, *helvetica*; 10, transition, subunci bifides, cas exceptionnel (Monts du Forez, Loire); 11, transition, subunci dentés, cas unique (Forêt de Saint-Pont, Allier). — 12 à 19, variation de la dent latérale; 12, *athalia* (Saint-Côme, Gironde); 13, *athalia* (Hohlandsburg, Haut-Rhin); 14, transition (Lac de Chèvre, Nièvre); 15, id. (Bois de Saint-Pont, Allier); 16, id. (id.); 17, id. (Argelès, H.-Pyr.); 18, id. (Bois de Saint-Pont); 19, id. (Forêt de Randan, P.-de-D.).

faire la somme des mesures individuelles obtenues. Il s'agit donc tout d'abord de faire un choix parmi les différentes pièces à mesurer.

Plusieurs caractères ont été éliminés, soit à cause de l'imprécision des mensurations, soit parce qu'ils sont trop fluctuants; tel est le cas de la harpe, qui ne paraît pas utilisable de façon satisfaisante. En dehors de l'armure génitale, REVERDIN a indiqué la longueur des tarsi des pattes antérieures comme caractère distinctif; ce caractère sera rejeté comme peu utilisable, d'accord avec H. BEURET. Pour diverses raisons, en particulier pour éviter une trop grande complication dans une première tentative de ce genre, trois caractères seulement ont été retenus, parmi les plus significatifs et les plus faciles à exprimer par des chiffres et à mesurer. Ce sont les suivants :

1. — LONGUEUR DU TEGUMEN. Ce sclérite varie sensiblement d'une sous-espèce à l'autre; sa longueur notamment, mesurée suivant la ligne médio-dorsale, est un bon caractère séparateur (*t*, fig. 3). Des mesures effectuées sur deux séries, l'une composée d'une centaine d'*athalia* purs, l'autre, d'environ 80 *helvetica* purs, ont montré que dans ces échantillons cette variable vaut de 17 à 28 graduations micrométriques chez *athalia* (moyenne 21.5), soit de 0.25 à 0.40 mm, et de 10 à 19 graduations chez *helvetica* (moyenne 14.5), soit de 0.15 à 0.28 mm.

Lorsque le bord antérieur du tegumen présente une petite cavité, il n'est pas tenu compte de celle-ci et la mesure est prise comme l'indique la fig. 4.

2. — LONGUEUR DES SUBUNCI. Il s'agit ici des appendices portés par le bord postérieur du tegumen, et généralement désignés chez *M. athalia* par le terme d'uncus; il semble préférable de suivre HIGGINS qui propose de les appeler subunci. Très développés chez *athalia*, ils sont nuls ou très réduits chez *helvetica*. Les mesures effectuées sur les deux mêmes séries d'exemplaires ont donné de 15 à 26 graduations chez *athalia* (moyenne 20.5), soit 0.22 à 0.39 mm, et seulement de 0 à 7 chez *helvetica* (moyenne 0.5), soit 0 à 0.1 mm, avec une forte prédominance d'exemplaires à subunci absolument nuls dans cette dernière sous-espèce.

La fig. 3 montre comment les mesures ont été prises; si les subunci sont recourbés comme sur la figure, on mesure la distance de leur base à leur extrémité sans tenir compte de la courbure; lorsque le tegumen présente une paire de lobes postérieurs comme sur la fig. 5, la mesure sera prise sans en tenir compte. Il est indispensable que les subunci gardent, pendant l'opération, leur direction naturelle; la lame de verre ne doit pas les faire converger l'un vers l'autre, sous peine de réduire la valeur de la mesure. En cas de dissymétrie entre les subunci, on prend la moyenne.

Cette variable sera désignée par la lettre *s*.

3. — LONGUEUR DE LA DENT LATÉRALE DE L'APOPHYSE TERMINALE DES VALVES. Toujours nulle chez *helvetica*, cette saillie prend chez *athalia* l'aspect d'une forte épine simple ou multiple, assez polymorphe mais toujours bien développée; chez les intermédiaires, elle varie beaucoup non seulement par sa longueur mais aussi par sa forme; ce peut alors être une simple bosse arrondie (fig. 7).

L'étude de la même série d'une centaine d'*athalia* donne pour cette variable  $d$  une série de nombres compris entre 3 et 10 (moyenne 6.5), soit 0.05 à 0.15 mm, contre zéro pour tous les *helvetica*. La mesure est prise perpendiculairement à la droite AB (fig. 6 et 7). En raison d'une fréquente dissymétrie entre les deux valves, le nombre adopté est toujours la moyenne entre les mesures effectuées sur les deux valves.

Pour chacune de ces trois variables  $t$ ,  $s$ ,  $d$ , il est indispensable que les pièces mesurées soient bien aplaties; le tegumen en particulier, n'étant pas plan, a tendance à se présenter obliquement, ce qui donnerait une valeur trop faible à la variable  $t$ . D'autre part il faut absolument prendre chacune des trois mesures suivant des principes immuables. La précision des mesures est de l'ordre de 90 à 95 %.

Les résultats auraient été un peu plus précis si les nombres mesurés avaient été rapportés à une grandeur de référence; la variabilité de taille des armures génitales est d'ailleurs généralement peu importante, de sorte que l'amélioration de la précision n'aurait pas été bien grande. Dans certains cas, une légère correction dans les nombres obtenus a été faite de manière à compenser certaines variations de taille : les nombres concernant la Gironde, la Dordogne et les Landes ont été réduits de 5 % (sous-espèce *athalia* pure), et ceux relatifs à la petite race d'*helvetica* du Rhône ont été augmentés de 10 %, corrections adoptées après étude de ces cas extrêmes. Tous les autres résultats ont été conservés tels quels sans exception.

#### B. — Corrélations, coefficients de pondération, calculs.

*Corrélations et significativité; calculs définitifs.* L'indépendance mutuelle des trois variables  $t$ ,  $s$ ,  $d$ , a été vérifiée : des diagrammes de dispersion ont montré qu'aucune d'elles ne présente de corrélation appréciable avec les deux autres, ni chez les deux sous-espèces, ni chez les populations de transition examinées; le calcul de coefficients de corrélation a confirmé ce résultat.

Pour ne pas attribuer la même importance à trois variables n'ayant pas la même signification, c'est-à-dire n'ayant pas la même valeur discriminative, des coefficients de pondération ont été établis, basés sur la valeur de la significativité (ou signification) de chacune de ces variables, et en tenant compte de la précision relative des mesures. L'application de ces coefficients conduit à coter les trois variables respectivement sur 3,8 (tegumen), 9,7 (subunci) et 6,5 (dent latérale), le total de ces trois nombres étant égal à 20. Pour éviter d'inutiles répétitions de calculs, l'application des coefficients a été réalisée une fois pour toutes et établie sous la forme d'un tableau, donnant directement les cotes partielles définitives, soit  $t'$ ,  $s'$  et  $d'$ , en regard des valeurs mesurées au micromètre; rappelons qu'une graduation du micromètre vaut 0.015 mm (exactement 0.0146).

Ce tableau est reproduit ici pour permettre de continuer éventuellement cette étude. Pour chacune des variables  $t$ ,  $s$ ,  $d$ , une cote partielle voisine de la moyenne correspondante (par exemple 1,8 ou 2 pour  $t'$ ) s'applique à une longueur sensiblement équidistante des longueurs moyennes caractéristiques d'*helvetica* et d'*athalia*.

TABLEAU DES COTES PARTIELLES

$t-t'$	$t-t'$	$s-s'$	$s-s'$	$d-d'$
10-0.	18-2.	0-0.	13-5.8	0-0.
11-0.3	19-2.3	1-0.5	14-6.2	1-1.
12-0.5	20-2.5	2-1.	15-6.5	2-2.
13-0.8	21-2.8	3-1.4	16-6.8	3-3.
14-1.	22-3.	4-1.9	17-7.1	4-3.5
15-1.3	23-3.3	5-2.4	18-7.4	5-4.
16-1.5	24-3.5	6-2.9	19-7.8	6-4.5
17-1.8	25-3.8	7-3.4	20-8.1	7-5.
		8-3.8	21-8.4	8-5.5
		9-4.3	22-8.7	9-6.
		10-4.8	23-9.1	10-6.5
		11-5.2	24-9.4	
		12-5.5	25-9.7	

Les mesures prises au micromètre une fois transformées en cotes partielles, les trois cotes sont additionnées, ce qui donne la *cote individuelle* C caractérisant l'exemplaire étudié :

$$C = t' + s' + d'$$

Avec cette méthode les exemplaires d'*helvetica* cotent de 0 à 4, et ceux d'*athalia*, de 13 à 20, sauf de rares exceptions; les cotes comprises entre 5 et 12 s'appliquent à des individus hybrides, et ne se rencontrent pratiquement jamais en dehors de la zone de transition; par contre, les exemplaires cotant moins de 5 ou plus de 12 dans une population hybride ne sont pas forcément des *helvetica* ou des *athalia* : certains présentent des caractères morphologiques qui montrent que ce sont des exemplaires de transition.

Lorsqu'on dispose de plus d'un exemplaire d'une même localité, on calcule la valeur moyenne de l'échantillon, en additionnant les  $N$  cotes individuelles et en divisant la somme obtenue par  $N$ ; si ce nombre  $N$  est suffisamment élevé, la moyenne ainsi calculée peut être considérée comme exprimant approximativement la *cote moyenne de la population*, qui est évidemment le nombre le plus important à connaître.

L'étude d'échantillons des deux sous-espèces a montré que les cotes moyennes des *populations* sont comprises entre 0 et 3.5 pour *helvetica* et entre 14.5 et 20 pour *athalia*; les populations dont les moyennes sont intermédiaires entre

ces valeurs seront considérées comme plus ou moins hybridées, d'après le tableau conventionnel suivant, établi après étude des différents cas :

0	à	3.5	<i>helvetica</i> .
4	à	5.5	transition proche d' <i>helvetica</i> .
6	à	9	transition à légère tendance vers <i>helvetica</i> .
9.5	à	10.5	transition équidistante.
11	à	12.5	transition à légère tendance vers <i>athalia</i> .
13	à	14	transition proche d' <i>athalia</i> .
14.5	à	20	<i>athalia</i> .

## 5. — RÉSULTATS OBTENUS

Les résultats ont été groupés en trois catégories : *athalia*, *helvetica* et transitions. Dans chaque cas, les localités sont réunies par départements, et l'ordre de présentation de ces derniers va du N. E. au S. W. Dans chacun des départements, les localités sont numérotées, et reportées sur la carte ci-jointe (fig. 20) où elles sont désignées par leurs numéros; elles sont d'ailleurs indiquées sous une forme qui permettra toujours de les trouver sur un atlas un peu détaillé (tel qu'un atlas dit départemental); il est toujours fait mention de la commune ou d'une commune voisine, sauf dans le cas d'un lieu géographique bien connu (Mont Aigoual, par exemple).

A la suite de chaque localité figurent la ou les dates de captures, si elles sont connues, le nom du récolteur ou de la collection (celle-ci appartenant au Muséum), et la cote moyenne imprimée en caractères gras; enfin, le nombre figurant entre crochets représente le nombre d'exemplaires étudiés. Les cotes ont été arrondies à 0.5 près; à titre d'exemple, une cote moyenne comprise entre 4.3 et 4.7 est notée 4.5, et une cote comprise entre 4.8 et 5.2 est notée 5.

Les résultats ont tous été indiqués. Il est bien entendu que les cotes établies d'après un effectif très faible (de 1 à 5 exemplaires par exemple) ne doivent pas être considérés comme représentant une moyenne applicable à la population, mais seulement comme une indication de probabilité. L'erreur-standard (ou erreur-type de la moyenne) a été calculée pour un certain nombre de populations; il en sera question plus loin.

Dans cette liste ne figurent que les localités renseignant sur les limites des aires géographiques d'*athalia*, d'*helvetica* et de la zone de transition; les localités très éloignées de cette zone, qui ont pu être étudiées, ne seront pas citées.

### A. — Localités occupées par la sous-espèce *athalia*.

#### BAS-RHIN

1. Forêt de Saverne (2 à 5 km au S. de la ville), 1-VII-34 (J. BOURGOGNE).

15.5 [1]

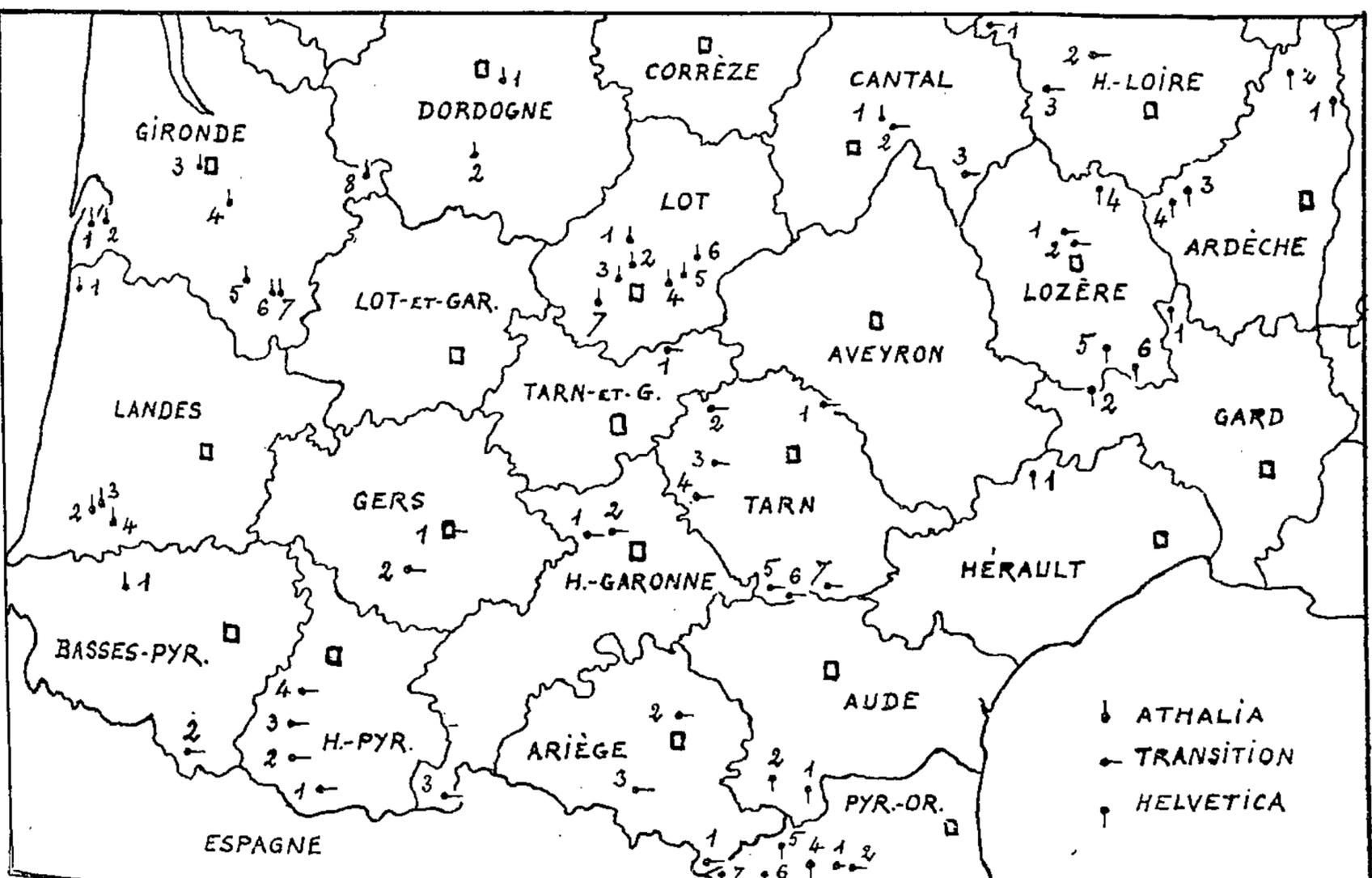
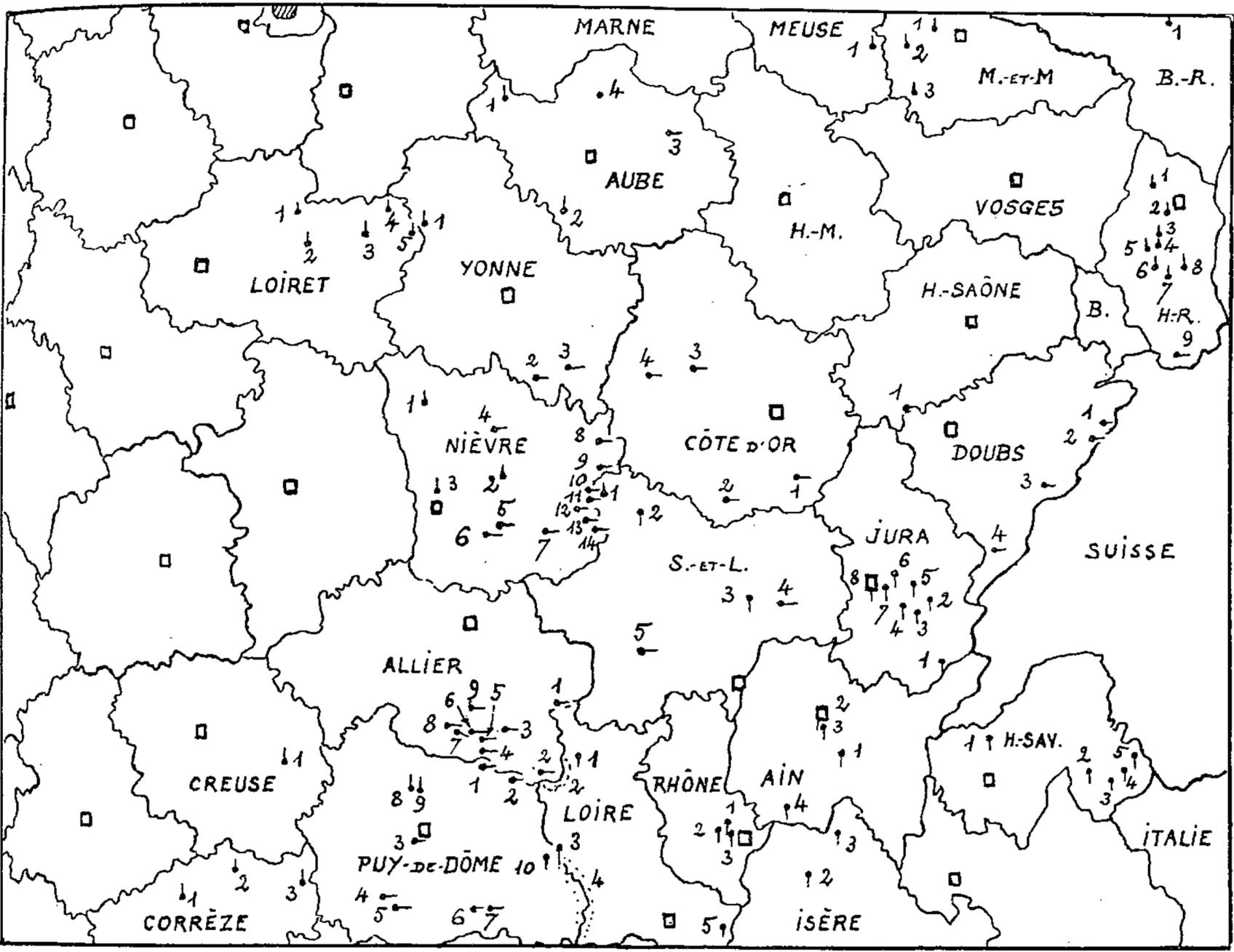


Fig. 20. Carte des localités. Les emplacements exacts sont indiqués par les points noirs, le trait servant seulement à préciser la sous-espèce ou la transition. Les numéros renvoient aux localités citées dans le texte. Les carrés indiquent les chefs-lieux de départements.

## HAUT-RHIN

- |  |      |      |
|--|------|------|
| 1. Trois-Épis (12 km à l'W.N.W. de Colmar), 26-v au 16-vi-47 (Ch. FISCHER).                | 16   | [15] |
| 2. Hohlandsburg (4 km de l'W. de Colmar), 1-vii-43 (ID.).                                  | 15.5 | [2]  |
| 3. Schäferthal (5 km au N. de Guebwiller) et Orschwihr, vi-vii-93 (Coll. J. Schlumberger). | 15   | [9]  |
| 4. Guebwiller et environs (ID.).   | 16   | [18] |
| 5. Rimbach, v-vi, 1885 à 1904 (ID.).   | 16.5 | [8]  |
| 6. Uffholtz (2 km. au N. de Cernay), 400-500 m, 30-v-47 (Ch. FISCHER).                     | 15.5 | [8]  |
| 7. Forêt de Nonnenbruch (5 à 10 km. au N.-E. de Mulhouse), 28-v-47 (ID.).                  | 15.5 | [7]  |
| 8. Forêt de la Hardt, près de Baldersheim, 12-vi-47 (ID.).                                 | 15   | [2]  |

## MEURTHE-ET-MOSELLE

- |  |      |     |
|--|------|-----|
| 1. Liverdun, 20-vii-48 (J. BOURGOGNE).           | 16   | [1] |
| 2. Toul, 20-v-34 (ID.).                          | 16   | [1] |
| 3. Env. de Colombey-les-Belles, 17-vii-32 (ID.). | 15.5 | [1] |

## MEUSE

- |                                    |    |     |
|------------------------------------|----|-----|
| 1. Pagny-sur-Meuse, 1-vi-35 (ID.). | 14 | [3] |
|------------------------------------|----|-----|

## MARNE

- |  |      |     |
|--|------|-----|
| 1. Rilly, 5-vi-05, et Germaine, 22-v-21 et 14-vi-97 (Coll. L. Demaison). | 16.5 | [5] |
| 2. Épernay, vii-87, et Pierry, 24-vi-89 (ID.).                           | 14.5 | [2] |

## AUBE

- |   |      |     |
|---|------|-----|
| 1. Pont-s.-Seine, 27-vi-43 (D <sup>r</sup> MACK). | 15.5 | [5] |
| 2. Maraye-en-Othe (E. DONGÉ).                     | 16   | [2] |

## YONNE

- |                                    |      |     |
|------------------------------------|------|-----|
| 1. Savigny, 1-vi-47 (H. SAUVAGÈRE) | 17.5 | [1] |
|------------------------------------|------|-----|

## LOIRET

- |  |      |     |
|--|------|-----|
| 1. Beaune-la-Rolande, vi-70 (Coll. J. Fallou).                               | 13.5 | [1] |
| 2. Ladon, 2 au 4-vi-48, 2-vii-46 (G. HUARD).                                 | 16   | [2] |
| 3. Forêt de Montargis (entre Montargis et Ferrières) 25-v-47 (H. SAUVAGÈRE). | 15   | [4] |
| 4. Bois à 10 km à l'E. de Ferrières, 18-v-48 (J. PICARD).                    | 15.5 | [4] |
| 5. Courtenay, vi-24 (L. LE CHARLES et M. BLANCHARD).                         | 16   | [5] |

NIÈVRE

- |   |    |     |
|---|----|-----|
| 1. Donzy, VII-43 (R. BÉRARD).   | 14 | [2] |
| 2. Saint-Benin-des-Bois, 10-VI-46 (PROVOST).                              | 15 | [4] |
| 3. Bois de la Brosse (5 à 8 km au N. de Nevers), 15-VI-46<br>(H. MARION). | 16 | [3] |

SAONE-ET-LOIRE

- |  |    |     |
|--|----|-----|
| 1. Gorges de la Canche, à 3-5 km au S.-W. de Roussillon, 22-VII-39 (J. BOURGOGNE). | 19 | [1] |
|--|----|-----|

CREUSE

- |   |    |      |
|---|----|------|
| 1. La Serre-Bussière-Vieille (A. PÉCQUEUR). | 15 | [10] |
|---|----|------|

PUY-DE-DOME

- |   |      |     |
|---|------|-----|
| 8. Vallée des Prades (3 km env. au N.-E. de Chatelguyon), 20-VII-51<br>(L. PLATEAUX). | 15   | [2] |
| 9. Chatelguyon (R. OBERTHÜR).   | 15.5 | [2] |

CORRÈZE

- |  |      |      |
|--|------|------|
| 1. Massif des Monédières (6 à 8 km à l'E. de Treignac), 14-VII-51<br>(R. VINTÉJOUX). | 15.5 | [10] |
| 2. Millevaches, 26-VII-39 (T. REY).  | 16   | [1]  |
| 3. Merlines, 19-VI au 15-VI-29 (M. BLANCHARD).                                       | 14.5 | [4]  |

CANTAL

- |   |    |     |
|---|----|-----|
| 1. Jaulhac (env. 2 km au S.-E. de Lascelle), 5 au 23-VI-45 (E. LE MOULT). | 16 | [3] |
|---|----|-----|

LOT

- |  |      |      |
|--|------|------|
| 1. Peyrilles, 14-VI-34 (G. T. ADKIN).  | 16   | [1]  |
| 2. Boissières, 8-VI-34 et 29-V-47 (ID. et L. LHOMME).                            | 14.5 | [8]  |
| 3. Mercuès, 21-VI-35 (G. T. ADKIN).  | 17   | [1]  |
| 4. Vers, 24-VI-35 (ID.).   | 15.5 | [4]  |
| 5. Cabrerets, 26-VI-38 (M. BLANCHARD).   | 15   | [1]  |
| 6. Bois de Doménac (8 km env. au N.-E. de Cabrerets), 16-VI-46<br>(H. DE LESSE). | 15   | [16] |
| 7. Sauzet, 15-VI-34 (G. T. ADKIN).   | 13.5 | [2]  |

DORDOGNE

- |   |      |      |
|---|------|------|
| 1. Bassillac (à 2-3 km au S.-E. du village), 19 et 25-V-45 (H. RENAUDIE). | 16.5 | [12] |
| 2. Forêt de Liorac, 15-VI-11 (HENRIOT, prép. Reverdin).                   | 16   | [1]  |

## GIRONDE

- |   |      |      |
|---|------|------|
| 1. La Teste-de-Buch, 17-vi-48 (Abbé P. VIGNEAU).  | 16   | [3]  |
| 2. Gujan-Mestras, 12-iv au 17-vi-48 (ID.).  | 16   | [23] |
| 3. Le Haillan, 18-vi-45 (G. VARIN).   | 16.5 | [2]  |
| 4. Saint-Selve, 9-vi-40 (ID.).  | 16   | [2]  |
| 5. Villandraut, 17-vi-24 (Abbé J. SORIN, prép. Reverdin).   | 16.5 | [1]  |
| 6. Sauros (2 km à l'W. de St-Côme), 6-vi-24, 18-vi-25, 24-vi-23, 2-vii-23, vi-27 (Abbé J. SORIN, in Coll. L. Dupont et prép. Reverdin). | 15.5 | [20] |
| 7. Saint-Côme (Abbé J. SORIN, in coll. L. Dupont, D. LUCAS et prép. Reverdin).  | 16   | [11] |
| 8. Picca, par Eynesse, 30-v-15 (HENRIOT, prép. Reverdin).   | 15.5 | [1]  |

## LANDES

- |  |      |     |
|--|------|-----|
| 1. Biscarosse, 20-vi (Coll. J. de Joannis).          | 16.5 | [1] |
| 2. Méès, 28-vi-63 et 6-vii-61 (Coll. C. Lafaury).    | 16   | [2] |
| 3. Dax, 18-vi-92 (ID.).                              | 15.5 | [1] |
| 4. Saugnac, 26-vii-92 (ID.).                         | 14   | [1] |
| 5. Arzet (situation géographique?), 10-vii-83 (ID.). | 17   | [1] |

## BASSES-PYRÉNÉES

- |                                     |      |     |
|-------------------------------------|------|-----|
| 1. Sauveterre, vi-27 (G. T. ADKIN). | 14.5 | [1] |
|-------------------------------------|------|-----|

## OBSERVATIONS

HAUT-RHIN. — On sera peut-être surpris de voir que la région de Mulhouse (Forêt de Nonnenbruch) figure dans la liste des populations d'*athalia* non hybridées. M. H. BEURET a bien voulu nous donner son opinion sur cette apparente contradiction avec les indications qu'il a lui-même publiées en 1931 : les populations des environs de Mulhouse sont très peu hybridées, renfermant une grande majorité d'exemplaires référables à *athalia*. Il faudrait disposer d'une grande série d'individus pour déterminer un pourcentage valable d'intermédiaires; M. BEURET est d'ailleurs d'avis qu'il existe des variations suivant les années. N'ayant trouvé que des *athalia* purs dans cette forêt, nous les citons donc ici comme tels, tout en reconnaissant l'existence de quelques types intermédiaires, ce qui n'a rien de surprenant vu la proximité de la zone de transition (à l'extrême sud du département).

VOSGES. — 10 exemplaires étiquetés « Vosges » (coll. du Muséum) ont été étudiés mais non mesurés : tous sont des *athalia*. Rien de précis ne nous est connu de ce département, et rien du tout de la HAUTE-MARNE.

SAONE-ET-LOIRE. — L'unique exemplaire des Gorges de la Canche, cotant 19, est énigmatique, se trouvant dans une région de forte hybridation. Est-ce une erreur?

LOT. — Deux populations, de Boissières et du Bois de Doménac, tout en étant des *athalia* d'après nos conventions, manifestent une légère tendance vers l'hybridation, car la première renferme 2, et la seconde 1 exemplaires nettement hybrides (cotes 11.5, 10.5 et 10); ce ne sont donc pas des populations d'*athalia* pures. Sauzet est peut-être dans le même cas.

GIRONDE. — Contrairement aux indications de REVERDIN et de VERITY, nous n'avons trouvé que des *athalia* en Gironde, notamment à Saint-Côme et Sauros. A notre avis, l'existence d'*helvetica* ou de transitions dans ce département repose très certainement sur une erreur, qui n'est d'ailleurs pas due à REVERDIN : sa préparation d'*helvetica*, que nous avons pu examiner grâce à l'obligeance du D<sup>r</sup> H. GISIN, appartient bien à cette sous-espèce, mais l'exemplaire ne vient certainement pas de Gironde; il ne lui a d'ailleurs pas été envoyé directement par l'Abbé SORIN, qui n'est nullement responsable de cette erreur. En outre, la présence d'un unique *helvetica* pur parmi de très nombreux *athalia* sans aucune transition nette (à notre avis) est une anomalie que nous n'avons jamais rencontrée dans aucune population. Nous estimons que l'existence d'*helvetica* en Gironde est une légende; ce point de vue sera précisé ultérieurement dans une note destinée à la *Revue française de Lépidoptérologie*.

Les exemplaires de la liste précédente cotant moins de 14.5 (Beaune-la-Rolande, Donzy, etc.) sont des isolés, qui figurent ici parce qu'ils font certainement partie de populations véritablement *athalia*.

### B. — Localités occupées par la sous-espèce *helvetica*.

#### HAUTE-SAVOIE

- |  |     |      |
|--|-----|------|
| 1. Mont Salève (7-14 km au S.-E. et S. de Genève) (coll. Fruhstorfer)              | 1.5 | [7]  |
| 2. Passy, 16 au 25-VII-25 (F. LE CERF).  | 3   | [11] |
| 3. Les Houches, 16-VII-02 (coll. L. Demaison) et VIII-31 (coll. G. Praviel).       | 1.5 | [2]  |
| 4. Chamonix, VIII-08 (coll. Fruhstorfer) et 8-VI-25 (M <sup>me</sup> V. MUSPRATT). | 2.5 | [2]  |
| 5. Argentières (8 km au N.-E. de Chamonix), 8-VII-16 (coll. G. Praviel).           | 2   | [1]  |

#### JURA

- |                                      |     |     |
|--------------------------------------|-----|-----|
| 1. Lajoux, 4-VI-37 (Colonel LELEUX). | 2   | [1] |
| 2. Bonlieu, 800 m, 21-VI-47 (ID.).   | 3.5 | [2] |
| 3. La Frasnée, 6-VI-48 (ID.).        | 4.5 | [1] |

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 4. Clairvaux-les-Lacs, 16 au 18-vi-47 (ID.).   | 3   | [2] |
| 5. Doucier, 10-vi-48 (ID.).  | 5.5 | [1] |
| 6. Vallée de Baume-les-Messieurs, à 12 km à l'E. de Lons-le-Saunier, 25-vi-52 (A. DUCROT). | 3.5 | [4] |
| 7. Briod, 500 m, 14-vi-46 et 12-vi-48 (Colonel LELEUX).                                    | 2   | [7] |
| 8. Lons-le-Saunier, 11-vi-48 (ID.).  | 3   | [1] |

## SAONE-ET-LOIRE

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 3. Sennecey-le-Grand, 15-vi-48 (N. HALLÉ). | 3   | [9] |
| 2. Autun et environs (coll. A. Constant).  | 2.5 | [3] |

## AIN

- |  |     |      |
|--|-----|------|
| 1. Chateaufieux (Commune de Neuville-sur-Ain), 26-vii-37 et 8-vi-38 (P. RÉAL). | 1   | [5]  |
| 2. Bourg, 26-ix-38 (ID.).  | 3.5 | [2]  |
| 3. Forêt de Seillon (4 km au S. de Bourg), v à ix, 1934 à 1941 (ID.).          | 1.5 | [20] |
| 4. La Boisse, 27-v-42 (ID.).   | 1.5 | [3]  |

## RHONE

- |  |     |      |
|--|-----|------|
| 1. La Tour-de-Salvagny, 27-vi-53 (R. MOUTERDE, 30 exemplaires), 29-vi-09 (D <sup>r</sup> RIEL, prépar. Reverdin, 2 exempl.). | 2.5 | [32] |
| 2. Charbonnières-les-Bains, 23-vi-11 (D <sup>r</sup> RIEL, prépar. Reverdin).  | 1.5 | [1]  |
| 3. Écully, 3-vi-03 (CLERC, prépar. Reverdin).  | 1.5 | [1]  |

## ISÈRE

- |   |     |     |
|---|-----|-----|
| 1. Seyssinet (3 km au S.-W. de Grenoble), 17-iv-38, 21-vi-39, 11-viii-39 (P. RÉAL). | 1   | [3] |
| 2. La Verpillière, 6-viii-31 (R. MOUTERDE).   | 2   | [2] |
| 3. Annoisin-Chatelans, 9 et 22-viii-40, 6-ix-40 (ID.).                              | 3.5 | [5] |

## LOIRE

- |  |     |      |
|--|-----|------|
| 1. Barrage de Renaison, 500-600 m, 5-vii-37 (F. LE CERF).  | 3.5 | [21] |
| 3. Bruyères-des-Brosses et C. de la Loge (8-10 km à l'W. de Sauvain), 1.200-1.400 m, 7-vii-37 (ID.). | 2.5 | [5]  |
| 4. Monts du Forez (« Forez 1 », « Forez 3 »), 25 au 28-vii-38 (ID.).                                 | 3   | [8]  |
| 5. Malleval, 6-viii-50 (R. MOUTERDE).  | 1.5 | [1]  |

## PUY-DE-DOME

- |   |     |     |
|---|-----|-----|
| 10. Saint-Pierre-la-Bourlhonne, 1 000 m, 3 et 25-vi-44 (H. DE LESSE). | 3.5 | [2] |
|---|-----|-----|

## ARDÈCHE

- |   |   |     |
|---|---|-----|
| 1. Bruciat (commune de Saint-Jean de Muzols), 18-viii-51 (D <sup>r</sup> J. BALAZUC). | 2 | [1] |
|---|---|-----|

- |   |     |      |
|---|-----|------|
| 2. Lalouvesc (coll. J. de Joannis).   | 1   | [3]  |
| 3. Forêt de Mazan (2-5 km au S.-W. de Mazan), 1 100 m, 23-VII-46 (H. DE LESSE).                         | 1   | [1]  |
| 4. Forêt de Bauzon (4-7 km au N.-E. de Saint-Étienne-de-Lugdars), 1 300-1 400 m, 22 et 23-VII-46 (ID.). | 1.5 | [11] |

## LOZÈRE

- |   |     |     |
|---|-----|-----|
| 4. Entre Laval et Grandrieu, 27-VI-52 (H. DE LESSE).      | 1   | [1] |
| 5. Barre-des-Cévennes, 7-VII-38 (P. FLEURENT).            | 0.5 | [2] |
| 6. Sainte-Croix-Vallée-Française, 5-VII-35 (G. T. ADKIN). | 2.5 | [1] |

## GARD

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 1. Concoules, Mont-Lozère, 800-1 000 m, 4-VII-26 et 18-VII-48 (R. GAILLARD).                     | 1.5 | [4] |
| 2. Mont Aigoual, 1 600 m, 15-VIII-19 (E. LE MOULT).  | 1.5 | [1] |
| 2. Mont Aigoual (Point Sublime, Montals, Camprieu), 1-VII-28, 9-VII-48, 25-VII-49 (R. GAILLARD). | 1.5 | [8] |

## HÉRAULT

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 1. Saint-Félix-de-l'Héras, 6-VII-49 (J. CROZES). | 0.5 | [1] |
|--|-----|-----|

## AUDE

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 1. Axat, 15 au 25-VII-29 (coll. G. Praviel). | 1.5 | [1] |
| 2. Joucou, 12-VI-31 (G. T. ADKIN).           | 3   | [1] |

## PYRÉNÉES-ORIENTALES

- |  |     |     |
|--|-----|-----|
| 4. Nyer, 20-VII-47 (Commt D. LUCAS).   | 2.5 | [1] |
| 5. Formiguères, 28-VII-29 (C. HERBULOT).   | 3.5 | [1] |
| 6. Superbolquère (4 km à l'W. de Montlouis), VII-18 (ID. et L. LE CHARLES).                        | 3.5 | [2] |
| 7. Porta, pentes de Fontfrède, 2 000 m. 26-VII-45 (J. PICARD), et Porté, 25-VII-47 (H. STEMPPFER). | 3   | [3] |

## OBSERVATIONS

Quelques-unes des populations classées comme *helvetica* présentent apparemment une légère tendance à l'hybridation :

1° HAUTE-SAVOÏE. — Sur les 11 exemplaires de Passy, deux seulement cotent moins de 2 (zéro et 1); les autres cotent de 2.5 (4 exemplaires) à 6.5 (1 exemplaire); la moyenne est 3. La grande majorité de cotes relativement élevées suggère une légère tendance hybride. Les autres exemplaires de la vallée de Chamonix sont bien trop peu nombreux pour qu'on puisse en tirer

une conclusion. Ici, l'influence hybride ne vient certainement pas de l'ouest (distance trop grande), mais du nord, par la Suisse.

2° Toutes les localités citées du JURA, sauf Lajoux, sont groupées au centre du département; les populations y sont assez hétérogènes, manifestant sans doute une légère tendance vers la transition.

3° Sennecey-le-Grand (SAONE-ET-LOIRE) et le Barrage de Renaison (LOIRE) présentent également une cote moyenne relativement élevée et une certaine hétérogénéité.

4° Il est possible aussi que les populations des localités citées des PYRÉNÉES-ORIENTALES offrent des caractères analogues, puisqu'à Vernet-les-Bains la population est légèrement transitionnelle, mais le nombre d'exemplaires est ici insuffisant pour en juger.

### C. — Localités occupées par des populations de transition.

#### HAUT-RHIN

9. Ferrette, 27-VI-26 (E. OZORSKI). 9 [1]

#### DOUBS

1. Damprichard, 28-VI-46 (J. BOURGOGNE). 8.5 [3]  
 2. Fournet-Blancheroche (le Mont de Prel), 26-VI au 23-VII-49 (J. HOOCK). 8 [3]  
 3. Remonot (bords du Doubs, à 3 km au S.-E. de Gilley), 30-VI-46 (J. BOURGOGNE). 8.5 [1]  
 4. Remoray, 4-VII-46 (ID.). 8.5 [1]

#### HAUTE-SAONE

1. Marnay, 18 au 24-V-42 (E. LE MOULT). 13 [3]

#### COTE-D'OR

1. Forêt de Citeaux (25 km au S. de Dijon), 29-VI-10 (REHFOUS, prépar. Reverdin). 6.5 [1]  
 2. Volnay, 320 m, VI-52 (M. MOINGEON). 4.5 [19]  
 3. Lieu-dit l'Abreuvoir, à 3 km au N.-W. de Thénissey, 420 m, 1-VI-47 et 28 au 30-VI-47 (ID.). 8 [32]  
 3. « La Combe », à 5 km au N. de Thénissey, 16-VI et 6-VII-47, 2-VII-50, 13-VII-51 (ID.). 7 [59]  
 3. Thénissey (station exacte non précisée), 6-VI-47 (ID.). 6 [11]  
 4. Pont, 10-VI-42 (P. VARNIER). 6.5 [2]

#### AUBE

3. Brienne-le-Château, 16-VI-48 (P. VIETTE). 13 [4]

## YONNE

2. Bois de Chamoux (3-6 km à l'W. de Vézelay), 5-vi-33 (Coll. G. Praviel). 12 [1]  
 3. Avallon, 12-vi-48 (M. CONDAMIN), et Meluzien (2 km au S.-S.-E. d'Avallon), 16-viii-44. 9 [3]

## NIÈVRE

4. Brinon-sur-Beuvron, 14-vi-50 (H. MARION). 14 [6]  
 8. De Gouloux à Montsauche, 7-vii-46 (ID.). 8.5 [6]  
 9. Gien-sur-Cure, 6-vii-47 (ID.). 3 [2]  
 10. Arleuf, étang de Tauron, 19-vii-39 (F. LE CERF et J. BOURGOGNE). 6.5 [11]  
 11. D'Arleuf au Haut Folin (2 à 6 km au S. d'Arleuf), 20-vii-39 (ID.). 9.5 [12]  
 12. Versant N. du Mont Prénelay, à 3,5 km au N.-E. de Villapourçon, 21-vii-39 (ID.). 6.5 [15]  
 13. Versant S. du Mont Prénelay, 21-vii-39 (ID.) et vi-46 (H. MARION). 4 [4]  
 14. Mont Beuvray (5 km à l'W. de Saint-Léger-sous-Beuvray, S.-et-L.), 700-800 m, 22-vii-29 (F. LE CERF et J. BOURGOGNE). 9.5 [1]  
 7. Lac de Chèvre (2-3 km au S.-E. de Vandenesse), 4 au 29-vi-43, 1-vi au 6-vi-44 (G. HUARD). 8.5 [50]  
 5. Thianges, 10-vi-45 (H. MARION). 14 [1]  
 6. Forêt des Minimes (1 à 4 km à l'W. de La Machine), 24-vi-46 et 13-vii-22 (ID.). 14 [5]

## SAONE-ET-LOIRE

4. Huilly, 8 et 22-vi-52 (A. DUCROT). 5 [7]  
 5. Charolles, 27-vi-48 et 26-vi-49 (ID.). 7 [2]

## ALLIER

1. Montaignet-en-Forez, 4-vii-48 (L. BRISSAUD). 4 [8]  
 2. Roche-Saint-Vincent (7 km au S.-E. de Ferrières-sur-Sichon), 900 m, 25-vi-48 (H. MARION). 4.5 [2]  
 3. Les Guittons, bois à 3 km au S.-E. du village et à 5 km au N.-E. de Cusset, 17-vii-53 (G. BERNARDI). 12.5 [20]  
 4. Forêt Boucharde (1,5 km à l'E. de Brughéas), 16-vii-53 (ID.). 12.5 [10]  
 5. Bellerive, bois à 2-4 km à l'W.-N.-W. du village, 8 au 15-vii-53 (ID.). 14 [26]  
 6. Bois de Saint-Pont (5 km à l'E. d'Escurolles), vi-44 et 1-vii-44 (H. DE LESSE). 14 [26]  
 7. Escurolles, 1944 (ID.). 13 [7]  
 8. Bords de la Sioule, à 1-2 km de Jenzat, 10 au 21-vi-44 (H. DE LESSE). 14 [9]

9. Forêt de Marcenat, à 1,5 km à l'W. de Marcenat, 19-vii-53 (G. BERNARDI). 14.5 [1]

## PUY-DE-DOME

1. Forêt de Randan (1-4 km au N. et E. de Randan), 27-vi-43 (P. GINIBRE), et 23-vi-44 (H. DE LESSE). 13.5 [4]  
 2. Châteldon, à 2 km au N.-E. de l'agglomération, 400 m, 26-vi-48 (H. MARION). 6 [2]  
 3. Royat, 1925 (C. DUFAY). 8 [1]  
 4. Lac de Chambon (8 km au N. de Besse-en-Chandesse), 900 m, 11-vi-46 (H. DE LESSE). 9.5 [1]  
 5. Oursière (4-6 km au N.-E. de Besse-en-Chandesse), 800 m, 2 au 15-vi-50 et 24-vi-51 (P. VIETTE, H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 11 [23]  
 6. Bansat, 600 m, 24-vi-51 (H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 5 [4]  
 7. Vernet-la-Varenne, à 4 km à l'W. du village, 800 m, 24-vi-51 (ID.). 8.5 [1]

## LOIRE

2. Monts de la Madeleine et les Bois Noirs (18 à 25 km à l'W et S.-W. de Roanne), 6-vii-37 (F. LE CERF). 5 [1]

## HAUTE-LOIRE

1. Gorges de l'Alagnon, à 10-15 km au N. de Blesle, 500 m, 14-vi-46 (H. DE LESSE). 7 [2]  
 2. Josat, 600-700 m, 25-vi-51 (H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 6.5 [3]  
 3. Saint-Austremoine, sur la route de la Voûte-Chilhac à Saint-Flour, à 4 et 6 km de la Voûte-Ch., 700 m, 25-vi-51 (ID.). 8 [10]

## CANTAL

2. Env. de Vic-sur-Cère, 750 m, 17-vii-51 (PH. MICHAUX). 13 [2]  
 3. Chaudesaigues, 800 m, 26-vi-51 (H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 11.5 [46]

## LOZÈRE

1. Froid Viala (flanc S.-W. du Signal de Randon, à 10-15 km au N. de Mende), 1 350 m, 21-vii-46 (H. DE LESSE). 8 [6]  
 2. Route de Mende à Saint-Flour, à 6 km au N. de Mende, 1 100 m, 21-vii-46 (ID.). 5 [7]  
 « Lozère » (coll. J. Fallou). 7 [1]

## TARN

1. Tanus, entre le village et le pont sur le Viaur, 400 m, 27-vi-51 (H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 9.5 [8]

2. Vaour, à 1 km au N. du village, 500 m (F. TRESSENS). 6.5 [1]
3. Forêt des Barrières (6-15 km au N. de Lisle-sur-Tarn), 30-vi-51 (J. CROZES). 9 [20]
4. Forêt de Giroussens (3-5 km au N. de Giroussens), dates div. du 1-v au 25-vii, 1941 à 1951 (ID.). 8.5 [26]
5. Sorèze, 20-vi-09 (coll. J. Pelletier). 6.5 [1]
6. Arfons, 7-vii-38 (L. BERGER) et 4 au 9-viii-38 (G. T. ADKIN). 4.5 [5]
7. Les Vignals (env. d'Aiguefonde), 20-vi-48 (Pr. CARRIEU). 9 [2]

## TARN-ET-GARONNE

1. Puylaroque, dates div., 1950 à 1953 (F. TRESSENS). 11 [15]

## GERS

1. Auch (coll. J. Fallou et G. Praviel). 14 [5]
2. Mirande, 17-vi-46 (H. DE LESSE). 13 [3]

## HAUTE-GARONNE

1. Forêt de Bouconne (à 4 km au N.-O. de Léguevin) et Léguevin, 10-vi-47 (P. CRÉDOT). 7.5 [13]
2. Cornebarrieu, Bois du Moulin, 2 au 16-vi-46, 1-vi-47 (ID.). 8 [61]
3. Bagnères-de-Luchon, 8 et 9-vii-08 (coll. J. Pelletier), 13-viii-10 (coll. P. Acheray), 21-vi-26 (M. BLANCHARD). 5 [12]

## PYRÉNÉES-ORIENTALES

1. Vernet-les-Bains, dates div., principalement 15-vii au 15-viii (coll. R. Oberthür, J. Fallou et R. HOMBERG) et Casteil (2 km au S. de Vernet) (Commt D. LUCAS et J. CROZES). 4 [41]
2. Canigou (4-6 km au S.-E. de Vernet-les-Bains), 1909 (coll. G.-A. Poujade). 4.5 [1]

## ARIÈGE

1. L'Hospitalet, 1 500 m, 13 et 30-vii-46, 5-viii-51 (J. CROZES). 4.5 [3]
2. Crampagna (La Verrière, Cramille), 400-600 m, dates div. du 14-v au 13-viii, de 1945 à 1950 (J. PICARD et J. CROZES). 4.5 [19]
3. Aulus, 750-1 200 m, 24-vi au 2-vii-46, 28-vi-51 (H. DE LESSE et J. BOURGOGNE). 5 [31]

## HAUTES-PYRÉNÉES

1. Gèdre, 13 au 19-vi-22 (P. Rondou), 15-vi (R. Verity, prépar. Reverdin), 20-vi-27 (Commt D. LUCAS), et Héas (4-6 km au S.-E. de Gèdre), 12-18-vii-37 (G. T. ADKIN). 4 [8]

- |   |          |
|---|----------|
| 2. Cauterets et environs (jusqu'au Lac de Gaube), dates div. du 16-VI au 5-VIII, de 1893 à 1952 (H. DESCIMON, G. T. ADKIN, coll. P. Acheray et 3 prépar. Reverdin). | 6 [32]   |
| 3. Argelès, VI-23 (coll. G. Praviel).   | 9.5 [4]  |
| 4. Lac de Lourdes (3 km à l'W. de Lourdes), 2-VII-51 (J. BOURGOGNE).  | 11.5 [5] |

## BASSES-PYRÉNÉES

- |   |         |
|---|---------|
| 2. Forges d'Abel (commune d'Urdos), 6 au 14-VII-34 (G. T. ADKIN). | 5.5 [3] |
|---|---------|

## OBSERVATIONS

HAUT-RHIN. — Ferrette appartient à la région occupée par des transitions, que H. BEURET a étudiée avec soin.

AUBE. — REVERDIN (1922) mentionne la présence d'*helvetica* dans l'Aube, et effectivement les deux préparations de cet auteur, aimablement communiquées par le Muséum de Genève, appartiennent bien à *helvetica* (une femelle, et un mâle cotant 1.5); mais la localité indiquée (Arcis-sur-Aube, n° 4 sur notre carte) se trouve au N. du département, entre Pont-sur-Seine et Brienne-le-Château où se trouvent des populations d'*athalia* ou très proches d'*athalia*. La présence d'*helvetica* dans l'Aube, surtout au nord du département, paraît douteuse et demande confirmation, même s'il s'agit seulement d'exemplaires isolés d'une population hybride.

NIÈVRE. — Avec le Haut-Rhin, ce département est un des mieux prospectés, grâce aux recherches de M. G. HUARD, et surtout de M. H. MARION qui a en parcouru une grande partie et a trouvé des collaborateurs bénévoles pour ce travail; nous avons nous-même prospecté le Morvan. On voit ici particulièrement bien que la moitié occidentale est occupée par *athalia*, l'autre moitié, par des populations fortement hybridées, et entre ces deux régions s'intercale une zone où l'hybridation est faible (localités 4, 5, 6). La localité de Gien-s.-Cure (cote 3) a été indiquée ici en raison de sa situation géographique : il s'agit certainement là de deux exemplaires extrêmes d'une population de transition.

LOIRE. — Un exemplaire de la coll. TILLIER, étiqueté « Montbrison, Côte de Pralong », est hybride, cotant 9.5. *A priori*, il sera considéré comme suspect en raison de la situation géographique de Montbrison, et aussi parce que cette collection renferme un certain nombre d'erreurs de localités.

AUDE. — Un véritable *athalia* cotant 15.5 est étiqueté « Montagne Noire, Aude ». Le nom du récolteur n'est pas connu. Pour le moment, cette indication sera considérée comme douteuse.

HAUTE-GARONNE. — Même conclusion provisoire pour un *helvetica* (cote 1.5) de la coll. de Joannis étiqueté « Toulouse »; les abondantes récoltes de M. CRÉ-

DOT à proximité de cette ville ne renferment pas un seul exemplaire de cote aussi basse. Quoi qu'il en soit on peut considérer comme certain que les populations des environs de Toulouse sont des intermédiaires et non des *helvetica* purs.

HAUTES-PYRÉNÉES. — Nos documents confirment les indications déjà données par R. VERITY (1940 : 625) pour Gèdre (« race synexerge proche d'*helvetica* »), et par L. G. HIGGINS (1932 : 219) pour Argelès.

## 6. — SÉCURITÉ DES MOYENNES ET INDICATIONS COMPLÉMENTAIRES SUR LES POPULATIONS

Les cotes qui viennent d'être données représentent, pour chaque localité, la moyenne  $M$  de l'échantillon étudié; ce dernier se compose d'un nombre variable d'exemplaires, de 1 à 102 suivant les localités. Or, ce qu'il importe de connaître, au moins approximativement, c'est la moyenne *de la population* et non celle *de l'échantillon*; il est donc utile de préciser dans quelle mesure les cotes moyennes indiquées sont applicables aux populations. Pour cela, il est nécessaire d'étudier le détail des différents échantillons, de préférence à l'aide des méthodes statistiques classiques, basées sur le calcul des probabilités. Cette étude complémentaire n'est d'ailleurs pas sans intérêt.

Le degré d'exactitude d'une moyenne calculée dépend du nombre  $N$  d'exemplaires et de la dispersion des cotes individuelles, c'est-à-dire de l'ensemble des écarts qu'elles présentent avec la moyenne; plus  $N$  est grand, et plus la dispersion est faible, plus grande sera la précision du résultat. La meilleure méthode d'étude de cette dispersion est l'établissement d'un graphique, polygone de fréquence ou histogramme, beaucoup plus expressif qu'une liste ou un tableau; dans un tel graphique (histogrammes 21 à 32) on porte en abscisses les cotes individuelles et en ordonnées les nombres d'exemplaires correspondants. Ici, pour simplifier et pour rendre les histogrammes plus réguliers, les cotes individuelles ont été groupées en *classes*: la classe zéro groupera les cotes de 0 à 0.5, la classe 1, celles de 0.6 à 1.5, la classe 2, celles de 1.6 à 2.5, et ainsi de suite. La moyenne  $M$  indiquée est celle donnée par les calculs, à 0.1 près.

### A. — Cas de la sous-espèce *athalia*.

1. — A titre d'exemple, on considèrera la grande population formée par réunion des populations locales, apparemment identiques entre elles, des régions de Colmar et de Guebwiller (localités 1 à 5 du Haut-Rhin); cet assemblage permet d'obtenir un échantillon composé de 52 exemplaires, donnant l'histogramme de la figure 21. Un tel graphique fournit de nombreux renseignements: toutes les cotes individuelles y figurent, indiquant en particulier le domaine de variation de l'échantillon (ici de 13 à 19); on y lit la valeur du mode, c'est-à-dire de la cote la plus fréquente, soit 16; on peut d'un coup d'œil

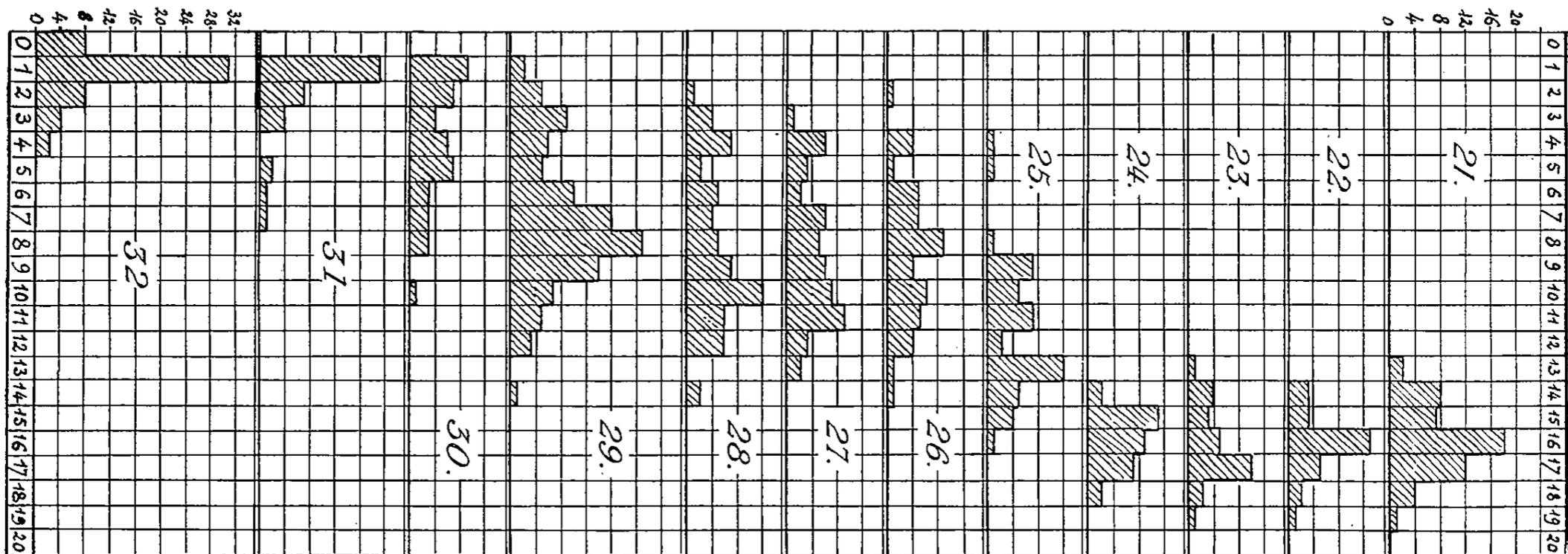


Fig. 21 à 32. Histogrammes des cotes individuelles. — 21, Haut-Rhin. — 22, Compiègne (Oise). — 23, La Teste-de-Buch et Gujan-Mestras (Gironde). — 24, Sauros et Saint-Côme (Gironde). — 25, Chaudesaigues (Cantal). — 26, Forêts des Barrières et de Giroussens (Tarn). — 27, Lac de Chèvre (Nièvre). — 28, Cornebarrieu (H.-Gar.). — 29, Thénissey (Côte-d'Or). — 30, Vernet-les-Bains (Pyr.-Or.). — 31, Lyon (Rhône). — 32, S.-E. de la France.

En abscisses, cotes individuelles. En ordonnées, nombres d'exemplaires; l'intervalle entre deux traits horizontaux vaut 4 unités.

évaluer la moyenne approximative, sans calculs; enfin, la forme de l'histogramme de cette population indique qu'il représente un cas classique de distribution, correspondant à une courbe de Gauss, dite encore courbe en cloche ou courbe normale. Cette dernière constatation permet de calculer certains nombres utiles à connaître, en particulier un nombre  $\sigma$  appelé *écart-type*, d'où on peut déduire l'erreur probable commise dans le calcul de la moyenne.

a. — L'écart-type  $\sigma$  est une mesure conventionnelle de la dispersion des cotes individuelles autour de la moyenne  $M$ , sachant qu'un intervalle de variation égal à  $2\sigma$ , et dont les valeurs extrêmes sont symétriques par rapport à  $M$ , renferme théoriquement 68 % des cotes. Pour fixer les idées, les calculs indiquent ici que  $M = 15.9$  et  $\sigma = 1.3$ ; l'intervalle en question est compris entre  $M - \sigma$  et  $M + \sigma$ , soit entre 14.6 et 17.2. On démontre également ceci : l'intervalle compris entre  $M - 2\sigma$  et  $M + 2\sigma$  (ici 13.3 et 18.5) contient en principe 95.5 % des cotes, et l'intervalle  $M - 3\sigma$  à  $M + 3\sigma$  (ici 12 à 19.8) contient pratiquement toutes les valeurs existant dans la population considérée (exactement 99.7 %). Les nombres extrêmes (12 et 20) sont rares; l'histogramme montre que l'échantillon étudié n'en contient pas, mais ils sont théoriquement possibles.

b. — L'erreur probable commise dans le calcul de la cote moyenne de la population s'obtient en considérant un nombre appelé *erreur-standard* (ou erreur-type) *de la moyenne*; ce nombre, qui dépend de la valeur de  $\sigma$  et du nombre  $N$  d'exemplaires de l'échantillon, est d'autant plus faible que  $N$  est plus grand; il permet de calculer, avec le degré de sécurité que l'on désire, l'intervalle dans lequel se trouve la moyenne *de la population*. Cet intervalle se calcule en retranchant de  $M$  (moyenne *de l'échantillon*) et en ajoutant à  $M$  un certain nombre de fois l'erreur-standard  $E$ . Par exemple, l'intervalle  $M - E$  à  $M + E$  a 68 chances sur 100 de contenir la moyenne de la population; les intervalles  $M - 2E$  à  $M + 2E$  d'une part, et  $M - 3E$  à  $M + 3E$  d'autre part, ont respectivement 95 et 99.7 % de chances de contenir cette moyenne. Pour préciser, l'erreur-standard étant égale à 0.2 dans le cas envisagé (nord du Haut-Rhin), il y a 95 % de chances pour que la moyenne de la population soit comprise entre  $M - 2E$  et  $M + 2E$ , c'est-à-dire entre 15.5 et 16.3. On voit donc qu'ici l'erreur commise en attribuant la valeur 15.9 (ou 16, en arrondissant) à la cote moyenne de la population est très faible; les 52 exemplaires de notre échantillon sont donc très suffisants pour calculer la cote de la population de façon satisfaisante.

Les résultats numériques précédents peuvent être condensés sous la forme suivante :

$$N = 52 \quad M = 15.9 \pm 0.2 \quad \sigma = 1.3$$

Les cas cités ci-dessous sont tous présentés sous cette forme condensée; il reste entendu que le nombre précédé du signe  $\pm$  est l'erreur-standard de la moyenne.

2. — L'histogramme de Compiègne (fig. 22) est du même type que le précédent.

$$N = 27 \quad M = 16.1 \pm 0.25 \quad \sigma = 1.2$$

3. — La Teste-de-Buch et Gujan-Mestras (Gironde). Histogramme (fig. 23) également du même type, mais dissymétrique.

$$N = 26 \quad M = 16.1 \pm 0.35 \quad \sigma = 1.6$$

4. — Sauros et Saint-Côme (Gironde). Histogramme (fig. 24) comme le précédent, mais à dissymétrie inverse, et à dispersion moins grande.

$$N = 31 \quad M = 15.9 \pm 0.2 \quad \sigma = 1.$$

#### B. — Cas de la sous-espèce *helvetica*.

1. — Banlieue N. W. de Lyon (localités 1 à 3 du département du Rhône). L'histogramme (fig. 31) est ici d'un type différent, dit en J; sa forme s'explique par la forte proportion de cotes individuelles très basses, caractéristiques d'*helvetica*; en particulier, de nombreux exemplaires ont des subunci nuls, et presque tous sont absolument dépourvus de la dent latérale. On remarquera cependant l'absence d'exemplaires cotant zéro.

On peut appliquer le calcul donnant l'erreur probable sur la moyenne, mais il faut savoir que le coefficient de sécurité est ici moins grand que pour une répartition en cloche.

$$N = 34 \quad M = 2.2 \pm 0.3 \quad \sigma = 1.5$$

A titre d'indication, on admettra que, selon toute vraisemblance, la moyenne de la population est comprise entre 1.5 et 3.

2. — En l'absence d'une longue série d'exemplaires d'une même localité méridionale, plusieurs échantillons du S. E. de la France ont été groupés, formant un ensemble de 53 exemplaires; ceux-ci proviennent des départements suivants : Isère (Seyssinet seulement), Hautes-Alpes, Basses-Alpes, Alpes-Maritimes., Var, Gard et Hérault. L'histogramme (fig. 32) est comparable au précédent, mais avec plusieurs différences : moyenne plus faible, présence de cotes individuelles nulles, dispersion moins grande (cote maximum 4 au lieu de 7). Ces différences s'expliquent par l'éloignement de la zone de transition, alors que les *helvetica* de la région lyonnaise subissent une légère influence hybride en raison de la proximité de cette zone.

$$N = 53 \quad M = 1.5 \pm 0.1 \quad \sigma = 0.8$$

Selon toute vraisemblance, la cote moyenne de cette grande population est comprise entre 1.2 et 1.8. Étant donné la grande aire envisagée, il est très possible qu'il existe certaines variations locales.

## C. — Cas des populations de transition.

1. — Bois de St-Pont (Allier). Le nombre d'exemplaires est certainement insuffisant pour qu'on puisse tirer des conclusions précises de la forme de l'histogramme. Voici du moins le résultat des calculs :

$$N = 26 \quad M = 13.8 \pm 0.4 \quad \sigma = 1.9$$

Comme cette distribution ne paraît pas gaussienne, il n'est pas possible de préciser l'erreur probable de la moyenne d'après ce graphique et ces nombres. On remarquera seulement que l'histogramme est plus étalé que ceux d'*athalia*, et qu'aucune cote prédominante ne s'y dessine; étant donné la moyenne plus basse et surtout la présence de nombreux exemplaires cotant de 10 à 13, il n'y a aucun doute qu'on ait affaire à une population hybridée.

2. — Chaudesaigues (Cantal). L'histogramme (fig. 25) est ici un peu plus lisible, bien que le nombre d'exemplaires soit encore très insuffisant; il ne s'agit certainement pas d'une répartition normale, fait qui doit provenir de l'état d'hybridation de cette population. On remarquera la grande hétérogénéité de celle-ci où figurent un petit nombre de cotes très basses (4 et 5) ou élevées (15 et 16), avec une majorité d'intermédiaires; les deux exemplaires extrêmes cotant 4 et 5 ne pourraient être appelés *helvetica*, car ils présentent une dent latérale, faible pour le premier, bien développée pour le second; par contre, la plupart des exemplaires cotant 15 et 16 ne diffèrent pas des *athalia* normaux.

$$N = 46 \quad M = 11.6 \pm 0.4 \quad \sigma = 2.5$$

Ici encore on ne peut rien dire de précis quant à l'erreur probable de la moyenne; il en sera de même pour les cas qui suivent. Mais il s'agit évidemment d'une population fortement hybridée, à prédominance *athalia* nette.

3. — Oursière (P. de-D.).

$$N = 23 \quad M = 10.8 \pm 0.3 \quad \sigma = 1.4$$

Nombre d'exemplaires très insuffisant; cotes variant de 7 à 15, mais 19 exemplaires cotent entre 10 et 12.5. Il est bien probable que la moyenne de la population se trouve entre ces limites 10 et 12.5.

Les cas suivants sont tous des intermédiaires plus proches d'*helvetica* que d'*athalia*.

4. — Forêts des Barrières et de Giroussens (Tarn). Les deux échantillons de ces deux populations géographiquement voisines, et de cotes moyennes presque semblables, ont été réunis pour former un ensemble de 46 exemplaires (fig. 26).

$$N = 46 \quad M = 8.6 \pm 0.4 \quad \sigma = 2.7$$

A première vue, il semblerait qu'on ait là une distribution gaussienne très aplatie, mais il est prudent de ne pas se prononcer, le nombre d'exemplaires étant insuffisant pour une telle étendue de variation. Parmi les individus à cotes extrêmes, 3 sont des *helvetica*, à subunci très petits et dent latérale nulle;

tous les autres sont plus ou moins intermédiaires, même celui cotant 14, à dent latérale très grande mais nettement hybride par ses subunci.

5. — Lac de Chèvre (Nièvre).

$$N = 50 \quad M = 8.5 \pm 0.4 \quad \sigma = 2.7$$

Ici l'histogramme (fig. 27) semble indiquer une distribution bimodale, c'est-à-dire à deux modes, 4 et 11. Cet échantillon ne comporte qu'une faible proportion de vrais *helvetica* (10 %), à dent latérale nulle et subunci petits mais toujours présents; tous les autres individus sont des intermédiaires, cotant de 4 à 13.

6. — Cornebarrieu (Hte-Garonne).

$$N = 61 \quad M = 8.2 \pm 0.4 \quad \sigma = 3.$$

Cet échantillon (fig. 28) renferme 20 % d'exemplaires cotant de 2 à 4, mais deux seulement parmi ces douze exemplaires peuvent être considérés comme de vrais *helvetica*, d'ailleurs à subunci non nuls; les dix autres ont une ébauche de dent latérale trop marquée pour qu'on puisse les considérer autrement que comme des transitions. Quant aux deux exemplaires cotant 14 (exactement 13.7 et 13.8), ce sont des transitions, car leurs subunci, quoique longs, sont grêles et d'une forme qui ne se rencontre pas chez *athalia*; de plus, leurs dents latérales sont un peu courtes pour des *athalia*. L'ensemble comporte donc 3 % d'*helvetica* véritables et 97 % de transitions. L'histogramme diffère peu du précédent, et l'aspect bimodal supposé se confirme, les deux modes étant 4 et 10.

7. — Arleuf et Haut-Folin (Nièvre). La réunion des 2 échantillons (localités 10 et 11 de la Nièvre) donne un histogramme très étalé; nombre d'exemplaires (23) beaucoup trop faible; les cotes vont de 1 à 16, mais 20 exemplaires s'échelonnent entre 4 et 13; les deux individus cotant respectivement 1 (exactement 1.5) et 2 seraient des *helvetica* s'il n'y avait un début de dent latérale; par contre l'exemplaire cotant 16 (exactement 16.5) est un véritable *athalia*. La différence existant entre les cotes moyennes calculées pour ces deux localités (6.5 et 9.5) est certainement due à la faiblesse des effectifs et non à une différence réelle.

8. — Thénissey (Côte-d'Or, stations 3 à 5 réunies).

$$N = 102 \quad M = 7.1 \pm 0.3 \quad \sigma = 2.8$$

C'est cet histogramme (fig. 29) qui montre le plus nettement la distribution bimodale, certainement grâce au nombre de 102 exemplaires qui est le plus élevé que nous ayons obtenu d'une même localité. L'ensemble se présente comme la combinaison de deux distributions de Gauss unimodales, ayant 3 et 8 comme modes respectifs; on remarquera que la partie gauche du graphique est beaucoup moins importante que celle de droite. Cette distribution bimodale dénonce l'hétérogénéité de la population, conséquence de son état d'hybridation; la partie gauche du graphique (mode 3) est due à l'influence d'*helvetica*, celle de droite (mode 8), à l'influence d'*athalia*. On remarque également l'analogie avec

la distribution observée à Cornebarrieu (fig. 28). Il est possible que ce type de distribution soit général chez toutes les populations fortement hybridées de *M. athalia*, mais un matériel plus important est nécessaire pour la vérification de cette hypothèse.

D'après cet échantillon de Thénissey, 10 % des exemplaires sont de vrais *helvetica*, à subunci très courts, plus rarement nuls, et à dent latérale nulle; 6 % sont très proches d'*helvetica*, mais présentent un début de dent latérale ou un tégumen un peu long; un seul exemplaire est *athalia*; le reste, soit 83 %, est formé d'intermédiaires, très variés comme d'habitude, mais avec une forte prédominance des cotes 7,8 et 9. Vu le grand nombre d'exemplaires, la moyenne de cette population est vraisemblablement peu différente de 7.

9. — Région de Cauterets (Htes-Pyrénées). Le nombre d'exemplaires (32) n'est pas suffisant pour qu'on puisse attribuer une forme définie à l'histogramme; en tout cas, il ne représente certainement pas une distribution de Gauss. Il s'étend de 1 à 11, et renferme 7 vrais *helvetica*, soit 22 %.

10. — Bagnères de-Luchon (Hte-Garonne), Crampagna et Aulus (Ariège). Les histogrammes de ces trois localités s'étendent tous de 1 à 9 ou de 1 à 10, et les moyennes sont presque identiques (4.7, 4.9 et 5). Si on les réunit, on obtient un histogramme brusquement terminé à gauche par une paroi verticale, puisque 6 exemplaires cotent 1 et aucun ne cote zéro. On ne peut rien dire de précis sur cette distribution, car les 62 exemplaires ainsi groupés sont encore trop peu nombreux. L'ensemble comporte environ 30 % d'*helvetica* et 70 % d'intermédiaires où l'influence *helvetica* prédomine presque toujours.

$$N = 62 \quad M = 4.9 \pm 0.3 \quad \sigma = 2.3$$

11. — Vernet-les-Bains (Htes-Pyrénées).

$$N = 41 \quad M = 3.9 \pm 0.4 \quad \sigma = 2.3$$

Ici (fig. 30) les cotes individuelles sont encore plus fortement décalées vers la gauche que dans le cas précédent; le graphique a un contour général triangulaire. La proportion d'*helvetica* atteint ici 50 %, dont la moitié est dépourvue de subunci. La forme particulière de l'histogramme est due à la forte proportion des *helvetica*.

#### Conclusion tirée de l'étude des histogrammes.

Les graphiques qui viennent d'être examinés ont été groupés et disposés (fig. 21 à 32) dans l'ordre des moyennes décroissantes, pour permettre d'en avoir une vue d'ensemble. On constate les modifications progressives suivantes dans la composition des populations, lorsqu'on passe de l'aire géographique d'*athalia* à celle d'*helvetica*: changement de forme de l'histogramme; élargissement de cet histogramme, suivi du phénomène inverse; enfin, décalage général vers la gauche.

Chez *athalia*, la distribution est unimodale, apparemment normale, symé-

trique ou dissymétrique. L'effet d'une hybridation croissante est de produire un élargissement de l'ensemble de l'histogramme; son sommet lui-même s'élargit puis se creuse, donnant naissance à deux sommets distincts (distribution bimodale); on peut supposer que ces deux sommets, d'abord rapprochés, s'écartent jusqu'à un maximum, de l'ordre de 7 unités par exemple (fig. 27), puis se rapprochent progressivement (fig. 28 et 29) jusqu'à venir se confondre à nouveau en un seul; en même temps, lorsque l'influence d'*helvetica* devient très forte, le graphique se raccourcit, par empilement des cotes vers la gauche; à l'aboutissement de cette évolution, on trouve chez *helvetica* un histogramme très dissymétrique (fig. 32), rappelant une courbe en J mais qu'on devrait peut-être plutôt considérer comme une distribution de Gauss amputée de sa partie gauche. Il serait très intéressant de pouvoir analyser d'autres populations hybrides, sur un nombre d'exemplaires suffisant, de manière à préciser certains stades de cette transformation dans l'espace des populations de *M. athalia*.

La forme et les propriétés de ces graphiques permettent de donner quelques indications relatives à la sécurité des moyennes. Cette question, importante pour l'étude biogéographique de *M. athalia*, peut s'exprimer sous deux formes : 1° que vaut une moyenne calculée sur  $N$  exemplaires, lorsque  $N$  est petit? 2° l'étude de ces  $N$  exemplaires donne-t-elle le droit d'affirmer qu'il s'agit d'une des sous-espèces ou, au contraire, d'une population de transition, faiblement ou fortement hybridée?

Si on s'adresse à une population d'*athalia*, il suffira d'un petit nombre d'exemplaires (6 ou 8 par exemple) pour obtenir, dans la grande majorité des cas, une moyenne acceptable; il en est de même, mieux encore peut-être, pour *helvetica*. Par contre, la cote moyenne d'une population de transition ne peut être obtenue avec un degré de précision convenable que sur un effectif relativement important, de l'ordre de 40 par exemple; les moyennes établies sur des effectifs nettement plus faibles peuvent différer de plusieurs unités de la moyenne réelle de la population étudiée.

Doit-on en conclure que les très petits échantillons sont inutilisables? Certainement pas. Il s'agit en réalité seulement d'une question de probabilité : l'indication fournie par  $N$  individus est d'autant moins sûre que  $N$  est plus petit, et on doit considérer qu'un nombre trop faible d'exemplaires ne permet plus de calculer une moyenne avec un résultat acceptable, mais par contre un très petit échantillon, même réduit à un unique individu, renseigne encore sur la composition *probable* de la population; il suffit pour s'en convaincre d'examiner la série des histogrammes des fig. 21 à 32. Si un exemplaire unique est un hybride bien caractérisé, la population est certainement hybride; si c'est un *athalia* normal, on peut affirmer que la population n'est ni *helvetica* ni une transition à forte influence *helvetica*; ce ne peut être qu'une population *athalia*, ou de transition à tendance *athalia* ou à la rigueur équidistante, mais on remarquera que la probabilité est en faveur d'*athalia*, et que les chances sont d'autant plus faibles qu'on s'éloigne plus d'*athalia*. Un exemplaire *helvetica* conduirait à une conclusion du même ordre. Avec un individu de position mal définie (cotant par

exemple 4 ou 13), l'incertitude est plus grande, mais on remarquera que la population a beaucoup plus de chances d'être une transition proche d'*helvetica*, ou d'*athalia*, que de présenter toute autre composition.

Les chances d'erreur diminuent très rapidement quand le nombre d'exemplaires augmente; on peut envisager qu'avec 3 exemplaires seulement on a 95 % de chances de tomber juste dans l'évaluation générale de la population, c'est-à-dire en lui attribuant l'une des valeurs suivantes : *athalia*, *helvetica*, transition à tendance *athalia* ou *helvetica*, ou transition sensiblement équidistante.

## 7. — TRACÉ DE LA ZONE DE TRANSITION

Les indications qui précèdent permettent de suivre sur la carte, avec une certaine précision, le tracé de la zone de transition. Cette zone sera considérée conventionnellement comme étant celle renfermant toutes les populations cotant entre 4 et 14; de part et d'autre de cette zone se trouvent les aires d'*helvetica* d'une part (moins de 4) et d'*athalia* d'autre part (plus de 14), et ses limites sont indiquées sur la carte (fig. 33) par les lignes 1 et 2, dont les parties mal connues sont marquées en pointillé. Pour suivre avec plus de précision la ligne de partage des deux influences antagonistes, on considérera la zone de forte hybridation, définie arbitrairement par les cotes comprises entre 6 et 12.5; pour simplifier, cette zone sera désignée sous le nom de *zone médiane*; ses limites approximatives sont marquées par les lignes de croix 3 et 4.

Après avoir traversé la Suisse suivant une direction sensiblement E.S.E.-W.N.W., la zone médiane pénètre en France par l'extrême S. de l'Alsace, le territoire de Belfort et l'E. du Doubs; la chaîne du Jura ne paraît pas jouer le rôle d'obstacle au passage de la zone puisqu'on trouve des intermédiaires sur ses deux versants, suisse et français. La localité de Marnay (Hte-Saône) semble permettre de tracer approximativement les limites septentrionales de la zone médiane entre le Doubs et la Côte-d'Or, mais ce renseignement isolé demande confirmation; par contre, les limites méridionales sont bien mieux connues dans cette région. La zone médiane traverse donc le N. du Jura, puis la Côte d'Or d'un bout à l'autre mais vraisemblablement sans occuper ni le N. (?) ni le S. du département; elle forme alors un coude brusque, d'environ 90°, pour se diriger ensuite vers le S. S. W.; elle paraît entamer l'angle S. E. de l'Yonne, et s'engage à cheval entre la Nièvre et la S.-et-L.; ses limites sont assez bien précisées du côté occidental (Nièvre), mais en S.-et-L. elles sont encore incertaines. Rien n'est connu du N. de l'Allier, mais au S. la région de Vichy est extrêmement bien prospectée : elle est occupée par des transitions proches ou très proches d'*athalia*, cotant entre 12.5 et 14; il est alors étonnant de trouver déjà, à faible distance à l'E. et au S.E. de cette région, des hybrides proches ou très proches d'*helvetica*, populations cotant environ de 4.5 à 6; la zone médiane est donc extrêmement réduite à cet endroit, puisqu'elle ne paraît pas avoir plus de 15 ou 20 km de large; elle se trouve là apparemment à son minimum de largeur.

La zone médiane s'élargit à nouveau dans le Puy-de Dôme, qu'elle remplit en grande partie dans le S., mais sans pénétrer dans son quart N. W.; elle envahit ensuite le tiers oriental du Cantal et une grande partie occidentale de la Haute-Loire, puis la moitié ou le tiers occidental de la Lozère; elle traverse

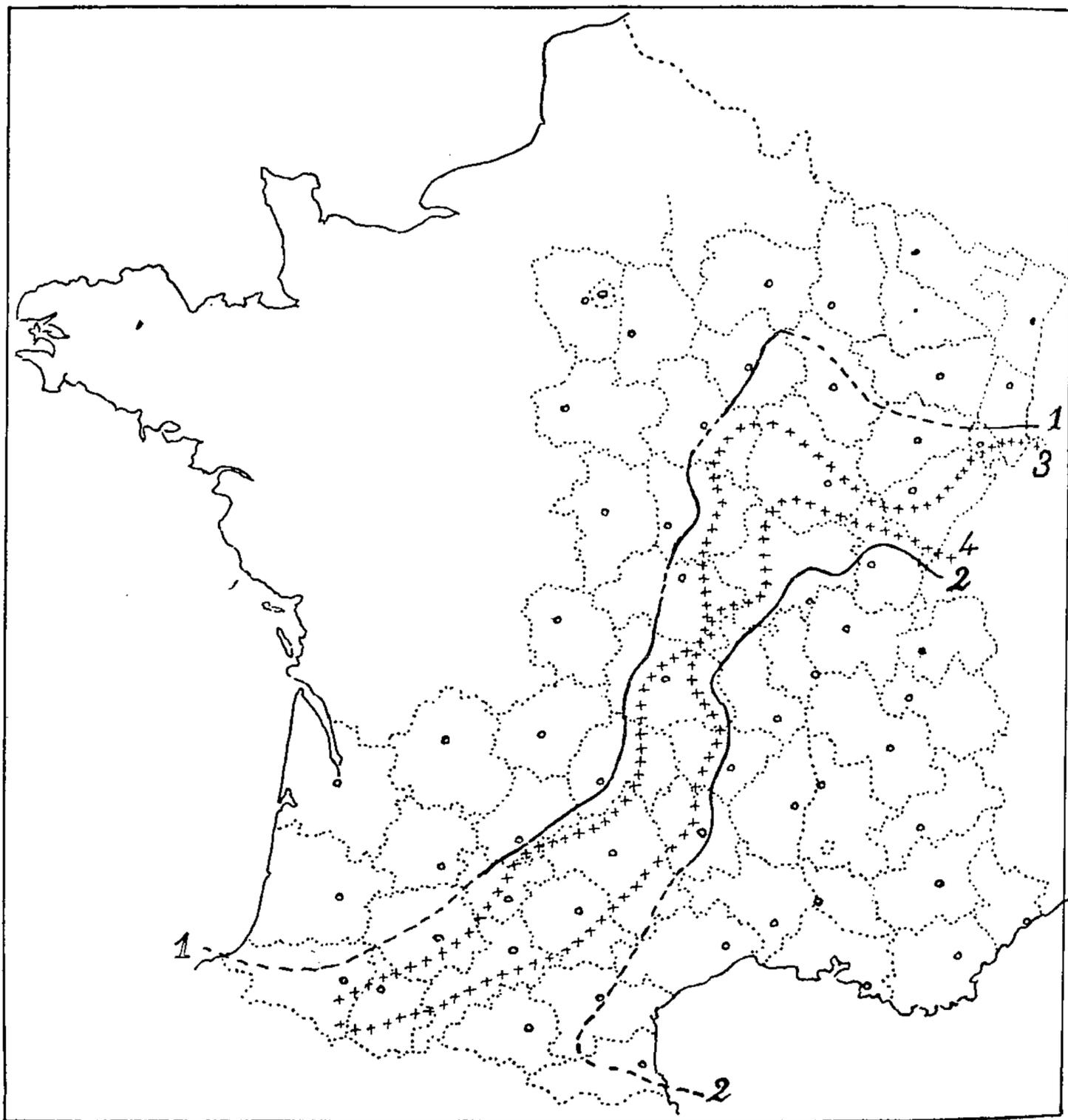


Fig. 33. Carte de la zone de transition, dont les limites sont indiquées par les lignes 1 et 2; en traits interrompus, parties mal connues. — 3 et 4, limites approximatives de la zone médiane.

certainement l'Aveyron en direction S. W., mais aucun document n'est connu de ce département. On voit réapparaître la zone médiane dans l'E. du Tarn-et-Garonne et dans le Tarn, dont elle semble occuper au moins la moitié ou les deux-tiers; avant d'arriver dans le T.-et-G., elle entame certainement l'angle S. E. du Lot, mais sans atteindre la vallée du Lot. Enfin elle traverse la Haute-Garonne, occupant probablement la plus grande partie du département sauf le Sud, puis les Hautes-Pyrénées (région de Cauterets et de Lourdes), pour se terminer vraisemblablement dans les Basses-Pyrénées. Rien ne nous permet

de penser que la zone médiane pénètre en Espagne; le peu que l'on connaît, ainsi que nos préparations d'armures génitales, laisse entendre que cette pénétration, si elle existe, doit être très limitée.

Cette zone de forte hybridation est de largeur très variable (fig. 33); cette largeur, mesurée perpendiculairement à la direction de la zone médiane, atteint son maximum dans l'Est, soit 130 à 140 km; il semble qu'elle se réduise beaucoup dans le département du Jura (maximum 50 km, sous réserve de confirmation ultérieure), mais c'est dans le S. de l'Allier qu'elle paraît réduite au minimum (15 à 20 km au plus). Une documentation plus importante est nécessaire pour préciser.

De chaque côté de la zone médiane s'étend une aire de faible hybridation, où prédomine l'influence d'une des sous-espèces, soit *athalia* (au N. et à l'W.), soit *helvetica* (au S. et à l'E.); l'ensemble de ces trois bandes, limité sur la carte par les lignes 1 et 2, constitue ce qui a été appelé zone de transition. Le minimum de largeur de cette dernière est d'environ 80 km (S. de l'Allier et N. du P.-de-D.), et peut-être moins (N. du Jura); le maximum se trouve dans les Pyrénées; il est intéressant de constater que dans le S. W. la zone de transition s'élargit considérablement, puisqu'on trouve des populations de transition dans toute la chaîne de Pyrénées, depuis des Basses-Pyrénées (Forges d'Abel) jusqu'aux Pyrénées-Orientales (Vernet-les-Bains); on remarque par contre, dans cet élargissement qui est de l'ordre de 270 km au moins, que la zone de forte hybridation ou zone médiane ne paraît pas plus large qu'ailleurs.

On peut ajouter qu'à l'intérieur des domaines respectifs d'*athalia* et d'*helvetica* ainsi séparés, une légère influence hybride peut encore se faire sentir à une certaine distance, parfois grande, de la zone de transition; VERITY indique que les races d'*helvetica* très éloignées de cette zone sont entièrement dépourvues de subunci, alors que les autres seules peuvent en présenter.

#### 8. — ÉTUDE SÉPARÉE DES TROIS VARIABLES *t*, *s*, *d*, DANS DIFFÉRENTES POPULATIONS

Les mesures au micromètre qui ont été faites pour cette étude permettent de pousser plus loin l'étude des populations de *M. athalia*. On se contentera ici de quelques remarques sur nos trois variables *t*, *s* et *d*; l'étude statistique de chacune d'elle a été entreprise pour 11 populations, dont 6 populations de transition. A titre d'exemples, on trouvera les histogrammes (fig. 34 à 45) correspondant à deux populations d'*athalia* et d'*helvetica*, et à deux transitions.

1. — VARIATION DE LA LONGUEUR *t* DU TEGUMEN. Les histogrammes (fig. 34, 37, 40 et 43) sont des distributions de Gauss symétriques ou peu dissymétriques; celui de Saint-Côme-Sauros a apparemment une forme moins normale, ce qui peut tenir à l'insuffisance du nombre d'exemplaires ou, plutôt, à une hétérogénéité provenant de la réunion de deux populations (très voisines géographiquement — 2 km seulement les séparent — elles semblent différer par

l'aspect extérieur, et leurs biotopes sont différents). Voici les données concernant les variations de  $t$  dans ces quatre populations :

Saint-Côme-Sauros	$N = 32$	$M = 21.5 \pm 0.4$	$\sigma = 2.1$
Thénissey	$N = 102$	$M = 16 \pm 0.25$	$\sigma = 2.35$
Vernet-les-Bains	$N = 41$	$M = 15.7 \pm 0.3$	$\sigma = 1.9$
Lyon	$N = 34$	$M = 15.1 \pm 0.3$	$\sigma = 1.5$

On remarquera la grande régularité de l'histogramme de Thénissey, attribuable au nombre d'exemplaires particulièrement élevé (102). Ce type de distribution normale est également très net à Chèvre (Nièvre) et Cornebarrieu (Hte-Garonne).

2. — VARIATION DE LA LONGUEUR  $s$  DES SUBUNCI. Chez *athalia*, la distribution paraît normale (fig. 35); ce caractère est plus net encore dans les populations du Haut-Rhin que sur cette figure. Chez *helvetica* typique, l'histogramme est très différent, comportant un nombre élevé de valeurs nulles suivies de quelques nombres variant de 1 à 5, rarement plus; le graphique des environs de Lyon (fig. 44), quoique correspondant à une moyenne générale d'*helvetica*, traduit une légère hybridation. Chez les hybrides bien caractérisés, il est intéressant d'observer une combinaison des deux cas précédents : à Vernet-les-Bains (fig. 41), la branche horizontale du graphique s'étend, aux dépens de la branche verticale des zéros, mais on a toujours une distribution analogue; lorsque l'hybridation augmente vers *athalia*, le phénomène s'accroît, et il est parfaitement illustré par la fig. 38 relative à Thénissey, où on voit un reste de courbe d'*helvetica* (à gauche) combiné à une importante courbe de Gauss (à droite); plus près encore d'*athalia* (Chaudesaignes, Cantal), les cotes zéro sont très réduites et l'ensemble forme une courbe très étalée, qui est peut-être bimodale (?) (les modes seraient 15 et 20 à Chaudesaignes). Ces transformations progressives de l'histogramme, d'une sous-espèce à l'autre, sont intéressantes à observer.

3. — VARIATION DE LA LONGUEUR  $d$  DE LA DENT LATÉRALE. Chez *athalia*, la répartition des valeurs de cette variable est encore normale (fig. 36). Chez *helvetica*, l'histogramme se réduit à une colonne verticale des valeurs zéro, à condition de s'adresser à une population assez éloignée de la zone de transition; dans la région de Lyon, on trouve quelques exemplaires portant un rudiment de dent latérale, ce qui indique une légère tendance hybride (fig. 45). Le passage d'*athalia* à *helvetica* correspond à un déplacement du graphique vers la gauche, et celui-ci tend à prendre une forme en J par apparition de valeurs nulles de plus en plus nombreuses; le maximum ou mode, d'abord situé vers la droite du graphique (valeur 5 à Chaudesaignes, 2 à Cornebarrieu), se trouve ensuite définitivement sur sa gauche, notamment au Lac de Chèvre, à Thénissey (fig. 39) et à Vernet-les-Bains (fig. 42).

En disséquant ainsi les cotes individuelles par l'étude séparée des trois variables qui les composent, on obtient donc d'intéressants renseignements; on constate d'autres faits encore : par exemple, on remarque la grande analogie qui rapproche entre elles les populations de Luchon, Aulus, Crampagna et

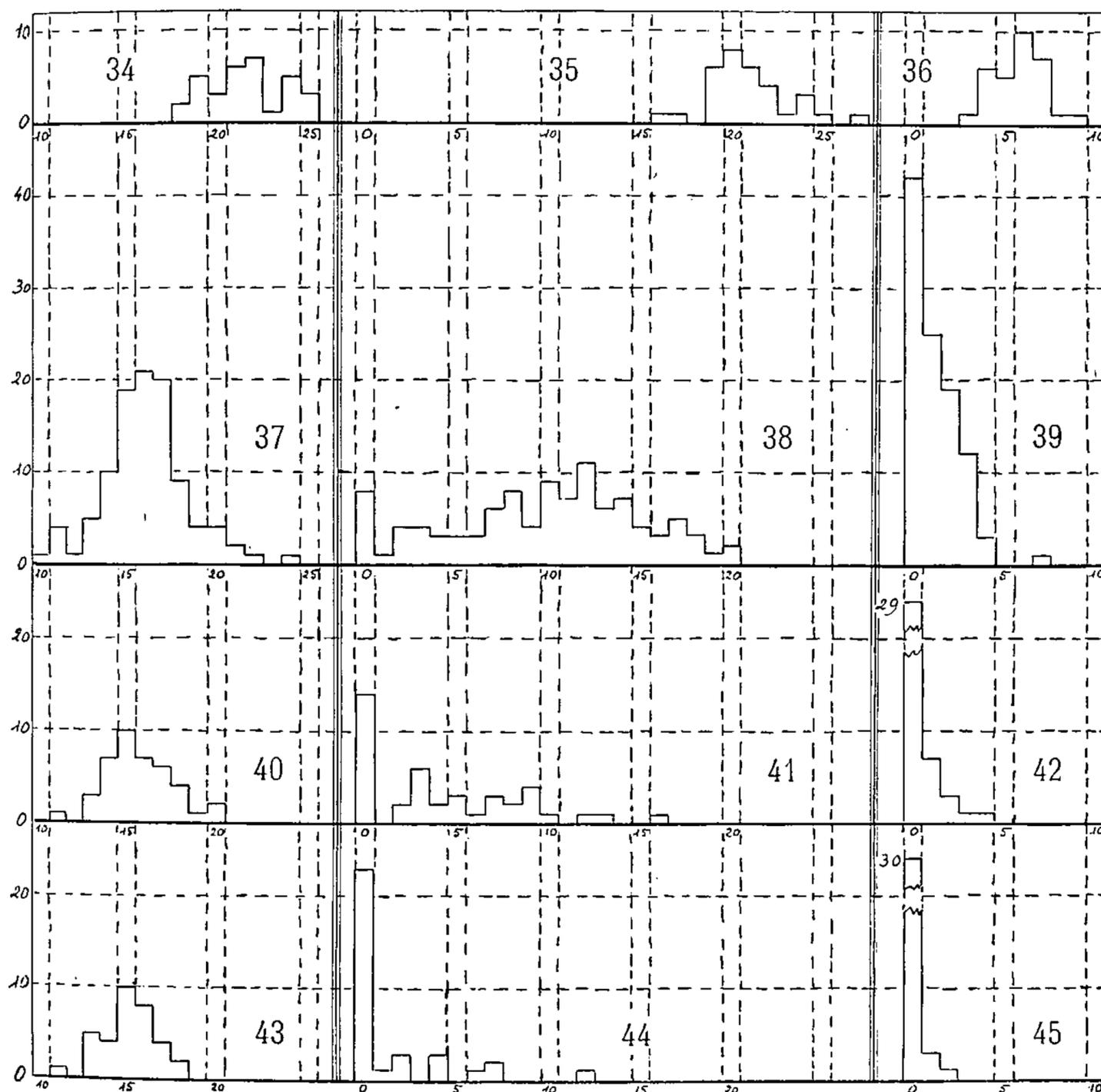


Fig. 34 à 45. Histogrammes des trois variables. — A gauche, *t*; au centre, *s*; à droite, *d*. — 34 à 36, Saint-Côme et Sauros. — 37 à 39, Thénissey. — 40 à 42, Vernet-les-Bains. — 43 à 45, Lyon.

En abscisses, nombres de graduations micrométriques. En ordonnées, nombres d'exemplaires.

Vernet-les-Bains, car les 4 histogrammes de chacune des variables *t*, *s*, *d* sont apparemment à peu près identiques entre eux; les mêmes formes d'histogrammes s'observent dans la banlieue lyonnaise, mais avec un resserrement vers la gauche des graphiques de *s* et de *d*. D'un autre côté, l'analogie apparente des populations du Lac de Chèvre et de Cornebarrieu (cotes moyennes 8.5 et 8.2, histogrammes — fig. 27 et 28 — très semblables) est démentie par les histogrammes des variables *t*, *s*, *d*, où certaines différences se constatent : distribution

des valeurs de  $t$  assez différente, étalement de l'histogramme de  $s$  bien plus grand à Cornebarrieu qu'au Lac de Chèvre, plus grande abondance de cotes de  $d$  nulles au Lac de Chèvre. Ce dernier exemple montre la complexité du phénomène, certaines pièces de l'armure génitale pouvant être affectées plus que d'autres par l'hybridation dans une même population.

On a vu précédemment que les histogrammes des cotes (fig. 21 à 32) présentent un étalement bien plus grand chez les hybrides que dans les deux sous-espèces; on peut en avoir une idée précise en comparant entre elles les valeurs de l'écart-type  $\sigma$  qui ont été indiquées. L'étude séparée des variables  $t$ ,  $s$ ,  $d$  montre que toutes les trois contribuent à cet étalement par hybridation: on s'en rend compte en examinant les graphiques 34 à 45, ainsi que les valeurs de l'écart-type indiquées plus haut pour la variable  $t$ . C'est la variable  $s$  dont les histogrammes présentent l'étalement le plus spectaculaire, le domaine de variation y atteignant 22 unités à Chaudesaigues et à Cornebarrieu. Quant à  $d$ , son histogramme est seulement un peu plus large chez les transitions que chez *athalia*, mais il se réduit à sa plus simple expression chez *helvetica*.

Il serait probablement instructif d'analyser d'autres variables, telles que la longueur de l'apophyse postérieure des valves, la largeur et la courbure des subunci. On se contentera ici de quelques figures représentant diverses variations (fig. 3 à 19).

Une étude génétique serait évidemment le seul moyen d'analyser complètement le mécanisme de ces variations, mais elle serait certainement difficile: l'élevage complet de l'espèce ne paraît pas facile, et l'allure de ces variations morphologiques laisse supposer que les trois variables étudiées sont chacune sous la dépendance de facteurs multiples à effets cumulatifs, ce qui ne simplifie pas le problème.

## 9. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA ZONE DE TRANSITION

Le report sur la carte des cotes des populations montrent que ces cotes varient d'une façon progressive et toujours dans le même sens lorsqu'on traverse la zone de transition, d'une sous-espèce à l'autre; le phénomène est particulièrement net lorsqu'on suit les variations de ces nombres entre la Creuse et la Corrèze, d'une part, et l'Ardèche, d'autre part, à travers le Puy-de-Dôme, le Cantal et la Haute-Loire; on le remarque également dans les Hautes-Pyrénées, du N. au S. Cette constatation serait plus évidente encore si le nombre de localités prospectées était plus important.

Cependant cette variation qui paraît continue dans son ensemble ne l'est certainement pas dans le détail; elle doit plutôt procéder par gradations successives, avec des anomalies locales. En effet, *M. athalia* n'occupe pas, le plus souvent, une aire continue, mais un ensemble de stations distinctes et probablement beaucoup plus isolées qu'on ne le pense généralement; bien que réputée commune et très répandue, l'espèce manque dans de nombreuses localités, dont le biotope ne lui convient pas: régions habitées, cultures, prairies

cultivées, prairies sèches, par exemple; nous avons pu constater ce fait, et remarquer la rareté des stations convenant à l'espèce, au cours d'une randonnée dans le Centre en compagnie de H. de LESSE; dans cette région, on la trouve presque exclusivement dans ou au voisinage de stations boisées où se rencontrent le Chêne et la fougère *Pteris aquilina*, qui semblent lui être associés obligatoirement quoique indirectement. De telles stations sont souvent très réduites et séparées entre elles par des distances de plusieurs kilomètres.

D'autre part, ce Lépidoptère paraît très casanier; si on ne peut nier, à *priori*, l'existence possible d'individus voyageurs, l'observation sur le terrain montre qu'en général les exemplaires ne s'éloignent pas de leur lieu de prédilection : à la lisière d'un bois de Chêne, ils se rencontrent parfois abondamment à quelques mètres de cette lisière (ainsi que sous bois), mais dans la prairie sèche voisine il n'y en a pas un seul à 10 mètres du bois, parfois même à 5 m seulement.

Une remarque intéressante due à M. H. MARION est que *M. athalia* paraît manquer totalement dans certaines stations, qui paraissent lui convenir parfaitement et où abondent les plantes nourricières. Notre collègue, malgré des recherches suivies aux époques convenables, n'a pu en trouver le moindre exemplaire dans les bois séparant la Forêt des Minimes (au N. de Decize) de Vandenesse (Nièvre); même absence dans plusieurs bois et forêts situés entre Cercy-la-Tour et Chatillon-en-Bazois (Nièvre); il semble y avoir là un vide, momentanée ou permanent, entre les populations d'*athalia* à l'W. et les transitions à l'E.

Ces différentes observations montrent que le passage d'une sous-espèce à l'autre n'est pas réellement continu. On peut ajouter que la fragmentation en îlots séparés est probablement moins grande dans certaines régions montagneuses comme les Alpes ou les Pyrénées, où l'espèce paraît bien plus répandue; il est alors peut-être permis de parler d'une aire relativement continue, du moins sur d'assez grandes distances. Doit-on voir dans ce fait une des causes de l'élargissement considérable de la zone de transition que nous avons mis en évidence dans les Pyrénées?

On doit remarquer que dans les régions où l'aire de *M. athalia* est morcelée, cet état de choses est, au moins en partie, d'origine humaine, donc récente; la situation actuelle devrait alors être considérée comme résultant de la fragmentation d'une ancienne aire, comme c'est le cas pour un très grand nombre d'espèces.

*Étroitesse de la zone de transition.* Une des particularités de cette zone est sa faible largeur par comparaison avec les vastes territoires occupés par *athalia* et par *helvetica*; l'armure génitale de l'espèce reste sensiblement constante sur de très grandes surfaces, alors que les formes de transition sont localisées sur une bande étroite. Ce phénomène, assez énigmatique au premier abord, n'est nullement exceptionnel; on en connaît au contraire de nombreux exemples : le Mulot *Peromyscus polionotus*, étudié par F. B. SUMNER, présente en Floride deux sous-espèces de coloration différente, reliées entre elles par des intermédiaires qui n'existent que le long d'une bande de terrain relativement

étroite; des faits semblables ont été observés notamment chez la Corneille *Corvus corone*, chez les plantes *Silene cucubalus* et *S. alpina*, ou *Arctostaphylos mariposa* et *A. patula*; L. CUÉNOT (1936 : 94) donne pour les *Abies cephalonica* et *alba* certains détails qui peuvent s'appliquer exactement au cas de *M. athalia*. Le phénomène est décrit et ces cas sont cités dans différents ouvrages, tels que ceux de CUÉNOT (1936 : 94 et 101), J. HUXLEY (1942 : 186-188), E. B. FORD (1946 : 282-284), E. MAYR (1949 : 263-270), ALLEE, EMERSON... (1949 : 624).

Chez les Insectes, en particulier les Lépidoptères, les sous-espèces ou races géographiques à aires contiguës peuvent présenter les mêmes particularités : un cas typique est celui de *Limenitis arthemis* Drury, de l'Amérique septentrionale, avec ses sous-espèces *artemis* et *astyanax* (A. B. KLOTS, 1951 : 116); E. B. FORD (1946 : 296) cite l'exemple d'*Aricia agestis* Schiff. (*medon* Hufn.) et de sa ssp. écossaise *artaxerxes* F., qui se rencontrent et s'hybrident sur une étroite bande. Mais il s'agit là, surtout ou uniquement, de formes géographiques caractérisées par leur aspect extérieur, coloration principalement. Ce qui fait l'intérêt du cas de *Melitaea athalia*, c'est qu'on a affaire à des caractères squelettiques importants, traduisant une séparation profonde entre les deux formes. Ce cas n'est d'ailleurs pas unique non plus, puisqu'on constate un phénomène analogue notamment chez deux *Hesperiidae* du genre *Pyrgus* étudiés par J. PICARD (1948, 1950) : cet auteur a mis en évidence une zone de transition remarquablement étroite, traversant la France d'Est en Ouest, séparant *Pyrgus malvae* L. de sa sous-espèce méridionale *malvoides* Elwes et Edw.; d'autre part, il a montré que l'espèce de plaine *P. cirsi* Rbr et que l'espèce montagnarde *P. carlinae* Rbr ne sont en réalité que deux sous-espèces, dont la zone de transition, également très étroite, se trouve à une altitude déterminée. On remarque d'autre part l'analogie de parcours à travers la France des zones de transition de *M. athalia* et de *Pyrgus malvae*; cette analogie se retrouve d'ailleurs dans de nombreux autres cas.

Il est assez surprenant, à première vue, que les deux sous-espèces conservent leurs caractères propres malgré l'hybridation massive qui se produit sur leur ligne de contact; l'interpénétration des génomes est donc sans action apparente à grande distance, ce qui permet de considérer *athalia* et *helvetica* comme des sous-espèces « indépendantes » au sens de HUXLEY; en d'autres termes, leur interfécondité ne paraît pas les empêcher d'évoluer séparément, peut-être même jusqu'à une future séparation spécifique. *M. athalia* est exactement un « syngameon » (voir CUÉNOT 1936 : 96, et 1951 : 455), et ses deux composantes peuvent être traitées de « semispecies » (E. MAYR, 1942; S. G. KIRIAKOFF, 1948); on peut aussi, en tenant compte d'une faible influence de l'hybridation autour de la zone de transition, les considérer comme deux « clines » séparés par une zone de transition brusque. Rappelons l'interprétation de R. VERITY, qui a créé les termes d'« exerge » et de « synexerge. »

Diverses hypothèses ont été émises pour expliquer cette situation, c'est-à-dire la permanence apparente d'une zone de transition aussi étroite, et il semble qu'on ait trouvé une explication satisfaisante. D'abord, dans le cas de

*M. athalia* notamment, on admet généralement qu'on a affaire à deux lignées d'une même espèce qui ont évolué séparément parce qu'elles ont été géographiquement isolées; des changements ultérieurs, d'ordre climatique ou géographique, ont permis l'extension de leurs aires et leur rencontre; c'est leur interfécondité qui empêche les deux aires de se chevaucher sans mélange.

On serait tenté de voir dans la situation actuelle un stade encore peu avancé de l'uniformation progressive de l'espèce, phénomène lent en raison de l'isolement relatif des populations; l'aboutissement de cette évolution serait la disparition de la zone de transition, par fusion complète des deux sous-espèces ou au moins formation d'un cline unique. Or l'observation paraît montrer que les choses ne se passent pas ainsi, et qu'une telle zone de transition brusque se maintient en permanence. Cette situation est clairement exposée par E. B. FORD (1936 : 282-283), et on admet actuellement que son origine est d'ordre adaptatif et génétique (voir notamment J. HUXLEY, 1944 : 209) : les deux sous-espèces possèdent chacune un génome parfaitement équilibré, résultat d'une longue adaptation, correspondant à une viabilité normale et une bonne adaptation des individus à leur milieu; l'hybridation rompt cette harmonie en produisant des génomes moins équilibrés et moins bien adaptés au milieu, qui seront tôt ou tard éliminés par sélection.

En ce qui concerne *M. athalia*, cette explication attire une remarque. Les observations sur le terrain n'ont pas révélé, à notre connaissance, cette infériorité des hybrides vis-à-vis des sous-espèces qui leur ont donné naissance : les populations de transition peuvent comprendre de nombreux individus, et rien ne laisse supposer qu'ils sont moins viables que d'autres; la composition de ces populations, dont beaucoup comprennent une très forte majorité d'hybrides, et l'isolement relatif des stations qu'elles occupent, montrent qu'elles vivent dans un état d'in-breeding permanent, de sorte qu'il faut bien admettre la fécondité de ces hybrides et d'une partie au moins de leurs descendants. Le déséquilibre physiologique et la mauvaise adaptation des hybrides qu'on est obligé d'invoquer reste donc dans le domaine des hypothèses dans le cas de *M. athalia*. MAYR (1949 : 266) fait la même remarque à propos des Corneilles.

#### 10. — CONSTANCE DU DEGRÉ D'HYBRIDATION DES POPULATIONS

Le présent travail a cherché à attribuer aux différentes populations de transition des nombres exprimant le degré de leur état d'hybridation. Mais ces nombres, qui varient avec la situation géographique des populations, ne sont pas non plus à l'abri de variations dans le temps. Les exemplaires qui ont été étudiés, et dont certains, trop peu nombreux, ont été capturés il y a une cinquantaine d'années, n'ont pas permis de constater une telle variation, mais nous espérons que les données figurant ici permettront une fois de se faire une opinion précise à ce sujet. J. HUXLEY signale, chez certaines espèces, des variations dans le temps se traduisant par un déplacement sur le terrain de la

zone de transition, ce qui d'ailleurs est sans influence sur sa largeur qui reste faible.

M. H. BEURET a observé de telles variations chez *M. athalia* au cours des années, et le phénomène mériterait d'être étudié de près. Ces variations pourraient être attribuées à des migrations accidentelles, ou à une certaine sélection à l'intérieur d'une population hybride isolée, ou encore à une évolution comparable à celle observée par E. B. FORD (1946. 268) sur la Méliée *Euphydryas aurinia* Rott.; en outre, il est certain que lorsque l'effectif d'une population locale très hétérogène est faible, le hasard des combinaisons de gènes peut produire une assez grande variation des caractères moyens de la population suivant les années, et c'est peut-être là l'origine de certaines des variations constatées.

Ces constatations ne simplifient pas l'étude biogéographique de *M. athalia*, bien au contraire; c'est pourquoi nous avons tenu à toujours indiquer les dates de capture.

#### 11. — REMARQUE SUR LA PRÉSENCE POSSIBLE D'ATHALIA EN ESPAGNE

Les Pyrénées espagnoles renferment, au moins localement, des populations de transition, à forte influence d'*helvetica*. R. AGENJO figure l'armure génitale d'un exemplaire de *M. athalia* manifestement hybride (1934, pl. X, fig. 1), sous le nom de *M. dejone aranensis*, et provenant de Salarú (extrême N. de la province de Lerida). D'autre part, 5 exemplaires récoltés par H. de LESSE à Noguera de Cardos (env. de Lladros, à 15 km à l'W. de l'Andorre) représentent une population légèrement hybride (cote moyenne 4). L'hybridation des populations pyrénéennes espagnoles est certainement localisée ou peu intense, car d'autres localités ne nous ont fourni que des *helvetica* : toutes sont comprises entre Bielsa (province de Huesca) et le Mont Taga (Gerona); certaines sont en Andorre; les cotes varient entre 1 et 2,5.

R. AGENJO (1934) mentionne deux exemplaires, provenant d'après leurs étiquettes de la Sierra de Guadarrama et de la province de Zaragoza, qu'il attribue à *athalia*, et que VERITY a ultérieurement séparés sous le nom racial de *parvahispanica*. Cette localisation est assez surprenante, et notre collègue R. AGENJO a bien voulu nous donner son opinion personnelle : la collection où figurent les exemplaires en question renferme un certain nombre d'erreurs d'étiquetage, et *athalia* n'a jamais pu être retrouvé en Espagne, notamment dans la S. de Guadarrama; *athalia* n'existe probablement pas dans la Péninsule Ibérique. L'armure figurée rappelle d'ailleurs de près *Melitaea britomartis*, plutôt qu'*athalia*, et nos préparations d'exemplaires recueillis dans des localités variées de l'Espagne et du Portugal sont toutes du type *helvetica*. On peut admettre, pour le moment, que la sous-espèce *athalia* n'existe pas dans la péninsule. C'est dans l'extrême N., au voisinage du département des Basses-Pyrénées, qu'on pourrait espérer l'y trouver.

## 12. — EMPLOI DES ARMURES GÉNITALES FEMELLES

Des armures femelles ont également été étudiées; nous y avons constaté une différence très sensible entre *athalia* et *helvetica*, consistant en une différence de forme des lamelles antévaginale (en cuiller) et postvaginale qui entourent l'orifice de copulation; chez *helvetica*, la première est plus allongée transversalement et la seconde plus courte dans le sens antéro-postérieur, caractères qui peuvent être exprimés par des nombres comme ceux des armures mâles. Ces pièces sont figurées par URBAHN (1952), qui mentionne pour la première fois les caractères distinctifs des armures femelles; cette distinction, établie par l'examen d'un seul exemplaire d'*helvetica*, peut être confirmée ici de façon définitive, car nous avons étudié environ 300 femelles de *M. athalia*.

Les variations des armures femelles confirment en gros les résultats obtenus avec les mâles, mais les caractères sont ici bien plus fluctuants, notamment chez *athalia*, ce qui les rend peu utilisables; il n'en sera donc pas question.

Il n'est pas sans intérêt de signaler qu'on retrouve dans les armures femelles les relations morphologiques rapprochant *helvetica* de *M. deione* Gey. mises en évidence par les armures mâles; par ces caractères, et dans les deux sexes, *M. deione* est extrêmement voisine d'*helvetica*, ce qui montre que les genitalia peuvent parfois varier beaucoup plus entre formes interfécondes qu'entre espèces voisines mais bien séparées.

## 13. — REMARQUE DE NOMENCLATURE

Le nom d'*helvetica* Rühl, proposé par R. VERITY pour remplacer *pseudathalia* Rev., ne nous paraît pas bien choisi, parce que la « variété *helvetica* » a été décrite d'une région (Stalla et Bergün, dans les Grisons) en grande partie occupée par des populations de transition; de plus, les exemplaires originaux de RÜHL n'existent plus à part une unique femelle. Il est vrai que VERITY s'appuie sur l'examen d'individus recueillis à Stalla, et qui sont typiquement de la sous-espèce méridionale. Malheureusement la proximité de la zone de transition laisse penser que Stalla doit être sous l'influence de l'hybridation, vraisemblablement décelable sur une plus longue série d'exemplaires.

Si on doit réellement renoncer au nom donné par REVERDIN pour désigner la sous-espèce méridionale — ce qui serait regrettable — il semble qu'on devrait plutôt le remplacer par celui d'une race antérieurement décrite habitant suffisamment loin de la zone de transition.

## CONCLUSIONS

L'article qui précède repose sur l'étude de plus de 1350 armures génitales mâles, représentant 240 localités françaises. Ce travail n'a pu être réalisé qu'avec l'aide précieuse de nombreux collègues entomologistes, et en y consacrant beaucoup de temps en recherches de matériel, manipulations diverses, prépara-

tion, étude des armures, et calculs. Et cependant le matériel obtenu est encore relativement très insuffisant : si certaines régions (Nièvre, par exemple) sont assez bien étudiées, d'autres ne sont connues que par quelques stations beaucoup trop dispersées; un grand nombre d'entre elles n'est représenté que par quelques exemplaires, parfois un seul par localité. Il est d'autre part nécessaire de souligner la part importante d'arbitraire que présente un système de numération tel que celui qui a été employé ici : il repose, faute de mieux, sur le seul point de vue morphologique, et résulte de l'emploi de trois caractères seulement. Quant à l'étude détaillée des populations, question certainement très instructive, elle n'a pu être qu'ébauchée en raison de l'insuffisance des effectifs; pour s'en rendre compte, il suffit de comparer les formes incertaines de beaucoup de nos histogrammes avec celles des beaux graphiques de Thénissey (fig. 37 à 39), obtenus grâce aux 102 exemplaires utilisés. Cette étude soulève beaucoup plus de questions qu'elle n'en résout.

Néanmoins, aucun travail biogéographique de ce genre n'a encore jamais été fait sur cette espèce, et le problème méritait d'être étudié. Le tracé de la zone de transition est maintenant connu en France aussi bien ou mieux qu'ailleurs; le caractère progressif de la transition a été démontré, et l'analyse de certains détails relatifs aux populations locales n'est certainement pas sans intérêt.

Il reste encore beaucoup à faire avant d'épuiser le sujet :

1° continuer l'étude du tracé de la zone de transition, en France et ailleurs;  
 2° étudier une même population à différentes époques, pour déceler des variations possibles suivant les années, et essayer d'en déterminer les causes;  
 3° prélever des échantillons à différentes périodes d'une même année pour voir s'il y a une relation entre les dates d'éclosion et la morphologie;

4° chercher à établir une relation entre le tracé de la zone de transition et certaines particularités géographiques ou autres : relief, altitude, flore, terrain, etc.;

5° enfin, c'est surtout au point de vue expérimental que d'intéressants résultats pourraient être obtenus; aucun croisement n'a encore été effectué avec succès, permettant d'obtenir des formes de transition à partir des sous-espèces *athalia* et *helvetica*; le caractère hybride et la fécondité des transitions ne sont encore que des hypothèses, et aucune étude génétique portant sur les caractères de l'armure mâle n'a été entreprise.

En ce qui concerne le tracé de la zone de transition, il y a lieu d'attirer l'attention sur l'intérêt qu'il y aurait à combler les grosses lacunes subsistant en France, en particulier dans les départements des Basses-Pyrénées, Lot-et-Garonne, Aveyron, Haute-Marne et Haute-Saône. Nous restons disposé à étudier les armures génitales du matériel qui pourrait nous être communiqué.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- AGENJO (R.). — Estudio sobre las formas españolas de *Melitaea* del grupo *athalia* Rott. (*Eos*, 9, 1934, p. 99-122).
- ALLEE (W.-C.), EMERSON (A.-E.), PARK (O. et T.), SCHMIDT (K.-P.). — Principles of animal ecology. Philadelphia and London, 1949.
- BEURET (H.). — Zur Kenntnis der Variabilität von *Melitaea athalia* Rott, und *pseudothalia* Rev. (*Bull. Soc. ent. Suisse*, 15, 1931, p. 78-94). — ID. — Studien über *Melitaea athalia* Rott. und *helvetica* Rühl (*pseudathalia* Rev.) (*l. c.*, 15, 1933, p. 424-455).
- BOURGOGNE (J.). — Observations biologiques (*Bull. Soc. ent. France*, 48, 1943, p. 174). — ID. — Une enquête biogéographique sur *Melitaea athalia* Rott. en Alsace (*Bull. Soc. ent. Mulhouse*, 1948, p. 35-37).
- BROWN (F.-M.). — Simple statistics for the taxonomist (*Lep. News*, 5, 1951, p. 4-6; 43-45; 64-66; 112-120).
- CUÉNOT (L.). — La genèse des espèces animales. Paris, 1932. — ID. — L'espèce. Paris, 1936. — ID. — L'évolution biologique. Paris, 1951.
- DAMPF (A.). — Untersuchung der Generationsorgane einiger Melitaeen-Arten (*Iris*, 23, 1909, p. 138-146).
- FEDERLEY (H.). — Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. *Rhopalocera* (*Hereditas*, 24, 1938, p. 402 et 414).
- FORD (E.-B.). — Butterflies. London, 1946.
- GIESE (H.). — Ueber die Verbreitung von *Melitaea athalia* Rott. und *pseudathalia* Rev. (*Ent. Rundschau*, 50, 1933, p. 177-180).
- HIGGINS (L.-G.). — Some observations upon *Melitaea athalia* Rott. (*Entomologist*, 65, 1932, p. 217-223). — ID. — An illustrated Catalogue of the palearctic *Melitaea* (*Trans. ent. Soc. London*, 91, 1941, p. 175-365).
- HORMUZAKI (C. von). — Die systematische und morphologische Stellung der bukowiner Formen von *Melitaea athalia* Rott. und *M. aurelia* Nick. (*Zeitschr. wiss. Insektenbiol.*, 7, 1911, p. 213-218 et 261-267). — ID. — Ueber neue Formen aus der *Melitaea athalia*-Gruppe... (*Neue Beitr. zur syst. Insektenkunde*, 3, 1925, p. 69-76). — ID. — Neuere Ergebnisse... (*Bul. Fac. Stiinte Cernauti*, 8, 1934, p. 1-66). — ID. — Ueber einige kritische Melitaeen aus Westeuropa (*Ent. Rundschau*, 52, 1935, p. 164-168 et 191-192).
- HUXLEY (J.). — Evolution. London, 1944.
- KIRIAKOFF (S.-G.). — Taxonomie et spéciation. La semi-espèce et la super-espèce (*Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, 3-4, 1948, p. 64-70).
- KLINKHARDT (V.). — Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. Leipzig, 1899, p. 16-17.
- KLOTS (A.-B.). — A field guide to the Butterflies. Boston, 1951.
- LAMOTTE (M.). — Introduction à la biologie quantitative. Paris, 1948.
- LHOMME (L.). — Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique, 1, 1923-1935.
- MAYR (E.). — Systematics and the origin of species. New York, 1942.
- PICARD (J.). — *Pyrgus (Pyrgus) malvae* L. (*Rev. fr. Lép.*, 11, 1948, p. 272-283). — ID. — Nouvelles notes... (*l. c.*, 12, 1949, p. 241-245). — ID. — *Pyrgus carlinae* Rbr et sa sous-espèce *cirsii* Rbr (*Lambillionea*, 50, 1950, p. 53-58).

- POLJANEC (L.). — Zur Morphologie der äusseren Geschlechtsorgane... (*Arb. zool. Inst. Wien*, 13, Heft 2, 1901, p. 155-196).
- QUERCI (O.). — Contributo alla conoscenza della biologia dei Rhopaloceri iberici. (*Treb. Mus. Ciències nat. Barcelona*, 14, 1932, p. 126-129).
- REVERDIN (J.-L.). — Note sur *Melitaea athalia* Rott. et diagnose d'une espèce nouvelle (*Bull. Soc. ent. France*, 1920, p. 319-321). — ID. — *Melitaea athalia* Rott. et *Melitaea pseudathalia* nova species (?) (*Bull. Soc. lép. Genève*, 5, 1922, p. 24-46).
- ROCCI (U.). — Osservazioni su alcuni gruppi specifici del gen. *Melitaea* F. (*Mem. Soc. ent. italiana*, 10, 1931, p. 202-211). — ID. — La struttura et la variabilità delle armature maschili... (*l. c.*, 11, 1932, p. 123-161).
- SHELDON (W.-G.). — The male ancillary appendages of european species of the *athalia* group of the genus *Melitaea* (*Ent. Rec.*, 28, 1916, p. 261-264).
- SUSCHKIN (P.). — Zur anatomischen Begründung einiger paläarktischer Arten der Gattung *Melitaea* F. (*Zeitschr. f. Insektenbiol.*, 9, 1913, p. 321-325).
- URBAHN (E.). — Die Unterschiede der Jugendstände und Falter von *Melitaea athalia* Rott., *britomartis* Assm. und *parthenie* Bkh. = *aurelia* Nick. in Deutschland (*Zeitschr. Wien ent. Ges.*, 37 Jahrg. (63. Band), 1952, p. 105-121).
- VERITY (R.). — Notes on the relationship between the *Melitaeidi* and particularly between those of the *athalia* Rott. group (*Ent. Rec.*, 42, 1930, p. 29-31 et suite. — ID. — Revision of the *athalia* group of the genus *Melitaea* Fabricius, 1807 (*Lep. Nymphalidae*) (*Trans. ent. Soc. London*, 89, 1940, p. 591-702). — ID. — Le Farfalle diurne d'Italia. Firenze, vol. 4, 1950, p. 157-160 et 164-183.
- WARNECKE (G.). — Ueber die taxonomische Bedeutung der Genitalarmatur der Lepidopteren (Verh. VII. internationaler Kongress für Entomologie, 1, 1939, p. 461-481).
- WHITE (F.-B.). — On the male genital armature in the european Rhopalocera (*Trans. Linn. Soc. London*, 2d Series, 1, Zoology, 1878, p. 357-369).