

La protection des populations de *P. apollo* L. dans le sud de la France : étude génétique préliminaire (Lepidoptera, Papilionidae)

NAPOLITANO, M., H. DESCIMON & J. P. VESCO

Laboratoire de Systématique évolutive. Université de Provence, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

Résumé

Quinze populations de *Parnassius apollo* L. du sud de la France ont été étudiées par électrophorèse et vingt par biométrie des éléments de la patterne alaire. Les analyses multivariées effectuées sur ces données révèlent une structuration géographique bien nette. Si les analyses électrophorétiques n'individualisent que deux grands groupes — un septentrional et un méridional —, les critères biométriques séparent de plus un troisième sous-ensemble constitué par les échantillons du Vaucluse et de l'Aigoual. Les observations de terrain ont montré que les populations alpines n'étaient pas en danger mais qu'il n'en était pas de même pour les colonies du Massif central dont les localités sont fortement dégradées à la fois par le développement et la déprise et, de plus, dont la diversité génétique est apparue appauvrie.

Introduction

Un travail précédent (NAPOLITANO, 1989a et b) a montré que les populations de *Parnassius mnemosyne* présentaient dans le Sud-Est de la France, une structure génétique bien définie, mise en évidence avec beaucoup de netteté par l'électrophorèse et, moins précisément, par la biométrie de la patterne alaire. Ces résultats montrent que le Lépidoptère concerné possède une histoire ancienne et complexe dans les Alpes du Sud. En revanche les populations pyrénéennes et centraliennes, étudiées il est vrai sur des échantillons limités, présentent une faible différenciation ; ce qu'il est possible d'expliquer par une colonisation récente. Par ailleurs, on note un affaiblissement de la variation génotypique et phénotypique étroitement proportionnel au degré d'isolement des populations.

En Europe comme en France, les *Parnassius* ont attiré l'attention des protectionnistes. *Parnassius apollo* est le premier insecte qui ait été déclaré protégé dans le monde (en Allemagne, 1936). Si certaines de leurs colonies ont fait l'objet d'une étude génétique (RACHELI et al.,

1983), aucun travail, à notre connaissance, ne s'est attaché à mesurer la divergence génétique entre ces populations. Une telle démarche est pourtant nécessaire afin de définir les unités démiques susceptibles de bénéficier de mesures de protection (LACY, 1988).

Nous insisterons ici sur les problèmes posés par *P. apollo*, l'espèce la plus connue, et nous concentrerons l'attention sur les aspects génétiques et écologiques de sa protection. En particulier, nous avons fait le point de l'état de quelques populations de *P. apollo* dans le sud de la France et commencé d'analyser son polymorphisme enzymatique. Les méthodes utilisées s'inspirent de celles mises au point avec *P. mnemosyne*. Il est déjà possible de répondre partiellement aux questions :

- Où sont situées les populations les plus vulnérables ?
- Quelle est la gravité de la situation ?
- Quelle est l'originalité génétique des populations menacées ?
- Quelles sont les populations les plus importantes à préserver ?
- Quelles actions sont envisageables ?

Matériels et méthodes

En France, *P. apollo* est résident dans les Vosges, le Jura, le Massif Central (Auvergne et Cantal, Vivarais, Cévennes et Forez, Causses), les Alpes et les Pyrénées (CAPDEVILLE, 1978). Il est très abondant dans ces deux derniers massifs. Jusqu'à une époque récente, on ne considérait comme éteintes, en France, que quelques populations très marginales : extrême nord du Jura, Forez. Historiquement, on a pu supposer l'extinction de l'espèce au Mont Pilat, voire au Mont d'Or, près de Lyon, où sa présence a été inférée indirectement de témoignages assez solides (ROUGEOT, 1964). Dans les temps récents, un déclin très net de l'espèce a été noté dans des régions où elle semblait bien implantée : les Vosges, le Massif Central. Ce phénomène semble s'accélérer, comme en témoignent les observations récentes de BACHELARD (1988) et nos propres investigations lors des étés 1989 et 1990.

Par ailleurs, l'espèce est capable de former des populations abyssales (350 m dans le Vaucluse et le Jura, 500 m dans les Causses), voire de coloniser d'une manière éphémère des localités marginales (plateau de Millevaches : BORDE, comm. pers.). Son observation dans des régions éloignées de son aire de distribution normale (Bourgogne, Grande Bretagne : CONSTANT, 1866, HOWARTH 1973) témoigne de ses capacités de déplacement.

Analyse électrophorétique : Les papillons (N = 151) ont été collectés dans les quinze localités indiquées sur la carte 1. Le protocole expérimental classique d'électrophorèse verticale a été décrit dans NAPOLITANO, DESCIMON et GEIGER (1988). Les locus étudiés sont ceux qui se sont révélés polymorphes chez *P. mnemosyne*. D'autre part, deux systèmes enzymatiques supplémentaires ont été testés (HBDH et AcP).

L'analyse des données a été réalisée grâce aux logiciels BIOSYS-1 de SWOFFORD et SELANDER (1981) et STAT-ITCF. L'étude de la différenciation génétique entre les populations a reposé d'une part, sur l'emploi des statistiques $F - F_{IS}$, F_{ST} et F_{IT} — (WRIGHT, 1978) et, d'autre part, sur la mise en œuvre d'une série d'analyses multivariées — analyses et composantes principales (ACP), analyse factorielle des correspondances (AFC) et analyse factorielle discriminante (AFD).

La significativité des valeurs de F_{IS} a été obtenue à partir de la relation :

$$X^2 = N(F_{IS})^2 (L_i \text{ et } \text{HORVITZ, 1953})$$

avec $(S-1)(k-1)$ degrés de liberté (d.l.). N est le nombre total d'individus échantillonnés ; k est le nombre d'allèles identifié à un locus donné et s est le nombre de populations étudiées.

Les valeurs de F_{ST} calculées pour chacun des locus polymorphes ont été comparées à l'hypothèse nulle ($F_{ST} = 0$) qui indique une absence de différenciation génétique entre les colonies par un test du X^2 (WORKMAN et NISWANDER, 1970) où

$$X^2 = 2NF_{ST}(k-1) \text{ et d.l.} = (k-1)(s-1)$$

Analyse biométrique : L'analyse biométrique a reposé sur la mesure des caractères de la patterne alaire. Dans une étape préliminaire, vingt six d'entre eux ont été choisis. Une ACP portant sur un échantillon de quarante individus de collection appartenant à quatre régions biogéographiques bien tranchées (Massif Central, Pyrénées, Savoie et Alpes Maritimes) a été entreprise afin de réduire le nombre ultérieur de mesures à effectuer. Ce type de protocole expérimental nous a permis ainsi de définir une série de douze caractères, peu corrélés entre eux, bons descripteurs de la variabilité phénotypique de l'espèce. Par la suite, nous avons étendu nos mesures à d'autres individus de collection (Jura) ainsi qu'à la plupart des papillons soumis à l'électrophorèse.

La variabilité biométrique de l'ensemble de nos échantillons a été évaluée par le calcul des coefficients d'aplatissement par caractère. De plus, nous avons réalisé une ACP et une AFD afin de déceler d'éventuels gradients phénotypiques entre nos diverses populations.



Carte 1. Populations de *Parnassius apollo* étudiées par électrophorèse (gros cercles noirs) et par biométrie seule (petits cercles noirs). 1 : Jura central ; 2 : Haute Savoie ; 3 : le Bez (Briançonnais) ; 4 : Lachau près Cervières (id.) ; 5 : Haute Tinée (lacs du Lausfer et de Vens, Saint Dalmas le Selvage, Peyre Blanque regroupés) ; 6 : Haute Vésubie (Gordolasque, Madone de Fenestre, Boréon et col de Salèze regroupés) ; 7 : Pyrénées-Orientales (environs de Montlouis) ; 8 : Hautes-Pyrénées (Cauterets et Gèdre) ; 9 : plateau de Vaucluse ; 10 : Grand Luberon ; 11 : Aigoual ; 12 : Causse du Larzac, Méjean et de Sauveterre.

La Montagne de Lure, non figurée sur la carte, est située au N.-E. de 9.

Résultats

1) *Observations de terrain* : Dans les différentes localités visitées, la densité des peuplements était très variable. Dans les Alpes, d'une manière absolument générale, les individus sont à la fois omniprésents et abondants. Dans les plateaux du Vaucluse, on observe des colonies isolées, mais répandues partout où existent des biotopes favorables, même très bas (350 m). Dans le Massif central, en revanche, la seule colonie que nous avons pu observer se trouve à l'Aigoual et est extrêmement restreinte. Nous avons visité les localités très classiques des Causses où l'espèce était encore abondante avant 1989 ; mais nous n'y avons observé aucun individu. Il est plus raisonnable d'admettre que les conditions météorologiques exceptionnelles ont provoqué une avance extrême de la phénologie et que les populations nous ont échappé. En revanche, dans l'axe Cévennes-Mézenc, un déclin très net a été observé depuis plusieurs années. Il est essentiellement dû à l'envahissement par les genêts de la plupart des localités ; parfois aussi par le «re»boisement volontaire de certains sites. De même, nous avons visité en juillet de nombreuses localités citées dans la littérature. S'il est vraisemblable que l'avance aberrante de la saison entomologique a joué un rôle dans cet échec, il est certain qu'un déclin important peut aussi être à l'origine de l'absence d'observations, comme en témoignent les travaux de BACHELARD (1988). D'autre part, certaines localités «classiques» ont été purement et simplement détruites par des implantations touristiques, en particulier au Mont Dore.

2) *Analyse électrophorétique* : Le Tableau 1 présente les fréquences alléliques calculées pour l'ensemble de nos échantillons. Seuls cinq locus se sont révélés polymorphes sur les onze testés (GOT, PGI, PGM, HK et MDH).

L'hétérozygotie moyenne observée varie de 0,07 au Lac de Vens à 0,23 dans la colonie du Bez (Tableau 2). La colonie du Mont Aigoual, seule population échantillonnée dans le Massif Central, présente une faible diversité génétique (0,08). Les trois colonies du Briançonnais (Cervières, Le Bez et Montgenèvre), au contraire, sont très polymorphes.

Le Tableau 3 présente l'ensemble des valeurs des statistiques F (F_{IS} , F_{ST} et F_{IT}) calculées pour chacun des locus polymorphes. La moyenne des F_{IT} , tous locus confondus, atteint 0,49 ; ce qui suggère que les quinze populations considérées dans leur ensemble ne peuvent être assimilées à une unité panmictique. Les valeurs des F_{IT} pour chacun des locus sont toutes positives. Elles varient de 0,345 pour HK à 0,618 pour GOT. Un tel résultat montre que les cinq systèmes enzymatiques

Tableau 1. Fréquences alléliques moyennes calculées aux cinq locus polymorphes dans les quinze populations échantillonnées.

	GOT			PGI			PGM			HK		MDH		
	95	100	107	95	100	115	95	100	105	117	100	110	100	110
Madone de Fenestre	0,33	0,67	0,0	0,0	0,33	0,67	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
Le Bez	0,03	0,84	0,13	0,0	0,52	0,48	0,0	0,98	0,0	0,02	0,53	0,47	1,0	0,0
Aigoual	0,0	0,85	0,15	0,0	1,0	0,0	0,0	0,95	0,0	0,05	1,0	0,0	1,0	0,0
Sénaque	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
Lac de Vens	0,0	1,0	0,0	0,0	0,94	0,06	0,0	1,0	0,0	0,0	1,89	0,11	1,0	0,0
Lubéron	0,0	0,86	0,14	0,0	0,79	0,21	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
Montgenèvre	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,5	0,5	1,0	0,0
Le Boréon	0,0	1,0	0,0	0,0	0,54	0,46	0,0	0,58	0,0	0,42	0,67	0,33	1,0	0,0
Gordolasque	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,75	0,25	0,0	0,5	0,5	1,0	0,0
Lausfer	0,12	0,88	0,0	0,06	0,77	0,17	0,0	0,82	0,18	0,0	0,56	0,44	0,97	0,03
Peyre Blanque	0,21	0,79	0,0	0,0	0,89	0,11	0,0	0,54	0,46	0,0	0,57	0,43	1,0	0,0
Saint Dalmas	0,0	1,0	0,0	0,0	0,83	0,17	0,42	0,5	0,0	0,08	0,96	0,04	1,0	0,0
Lure	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
Salèze	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
Cervièrès	0,0	0,94	0,06	0,0	0,69	0,31	0,0	0,94	0,0	0,06	0,75	0,25	0,72	0,28

Tableau 2. Hétérozygotie par locus, hétérozygotie moyenne attendue selon l'hypothèse panmictique et hétérozygotie moyenne observées pour chacune des quinze populations échantillonnées.

POPULATIONS	GOT	PGI	PGM	HK	MDH	H.att.	H.obs.
Madone de Fenestre	0,44	0,44	0,00	0,00	0,00	0,18	0,13
Le Bez	0,28	0,50	0,03	0,49	0,00	0,26	0,23
Aigoual	0,26	0,00	0,10	0,00	0,00	0,07	0,08
Sénanque	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
Lac de Vens	0,00	0,11	0,00	0,20	0,00	0,06	0,07
Lubéron	0,25	0,34	0,00	0,00	0,00	0,12	0,14
Montgenèvre	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,10	0,20
Le Boréon	0,00	0,49	0,48	0,44	0,00	0,28	0,15
Gordolasque	0,00	0,00	0,38	0,50	0,00	0,17	0,10
Lausfer	0,21	0,38	0,29	0,49	0,06	0,29	0,17
Peyre Blanche	0,34	0,19	0,49	0,49	0,00	0,30	0,20
Saint Dalmas	0,00	0,27	0,57	0,08	0,00	0,18	0,12
Lure	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Salèze	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cervières	0,11	0,42	0,11	0,38	0,40	0,28	0,22

Tableau 3. Tableau récapitulatif des valeurs statistiques F calculées, pour chacun des locus, entre l'ensemble des populations échantillonnées.

LOCUS	F(is)	F(IT)	F(ST)
GOT	0,549	0,618	0,153
PGI	0,044	0,535	0,513
PGM	0,358	0,553	0,304
HK	0,105	0,345	0,268
MDH	0,144	0,348	0,238
MOYENNE	0,216	0,490	0,350

présentent un excès d'homozygotes à cette échelle d'observation. Dans ces conditions, l'aire échantillonnée est composée de populations génétiquement différenciées. Pour mieux apprécier ce degré de variation géographique, nous avons effectué une analyse hiérarchisée de la variance génétique à deux niveaux de structuration : entre les localités

échantillonnées et les régions d'une part (Hautes Alpes, Massif Central et plateaux du Vaucluse, Alpes Maritimes); entre ces régions et l'ensemble de l'aire échantillonnée, d'autre part. Les résultats sont indiqués dans le tableau 4. Ils mettent en évidence la part importante de la variation intra-régionale par rapport à la variation inter-régionale des populations.

Tableau 4. Estimation de la différenciation génétique *intra locus* selon trois niveaux de hiérarchie des statistiques F.

	GOT	PGI	PGM	HK	MDH
LOCALITÉS/RÉGIONS	0,108	0,543	0,252	0,099	0,200
LOCALITÉS/TOTAL	0,095	0,487	0,255	0,175	0,217
RÉGIONS/TOTAL	0,000	0,000	0,005	0,084	0,022

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) présentée à la figure 1 met en évidence deux subdivisions géographiques bien visibles. Les individus échantillonnés dans les Alpes Maritimes, toutes populations confondues, forment un groupe nettement individualisé le long du premier facteur alors que les papillons collectés dans les Hautes Alpes sont bien discriminés par le second axe. Sur le plan 1-2 de l'analyse sont représentés également certains variants enzymatiques. Ainsi les allèles PGM-105 et GOT-93 sont caractéristiques des échantillons des Alpes Maritimes.

Les populations du Vaucluse (Sénanque et Lubéron) ou du Massif Central (Mont Aigoual) ne semblent pas posséder d'allèles particuliers. Leurs individus ne peuvent être distingués de ceux des Hautes Alpes dont ils semblent être une version génétique appauvrie. En revanche ils ne peuvent être confondus avec les échantillons des Alpes Maritimes : en effet, leurs deux enveloppes sont disjointes.

L'analyse en composantes principales (ACP) permet, elle, de préciser les relations entre les populations (Figure 2). Les colonies des Alpes Maritimes (Lausfer, Peyre Blanche, Saint Dalmas), bien représentées le long du second facteur, sont caractérisées par l'influence des génotypes PGM 100-105 et GOT 93-100 (Figure 3). Un tel résultat était prévisible puisque les allèles PGM-105 et GOT-93 contribuaient déjà à une part importante de l'inertie expliquée par l'axe principal de l'AFC.

Les populations situées près de l'origine des axes ne participent guère à la définition des plans de projections. Il n'est donc pas étonnant d'y retrouver là les colonies du Vaucluse et de l'Aigoual qui, nous

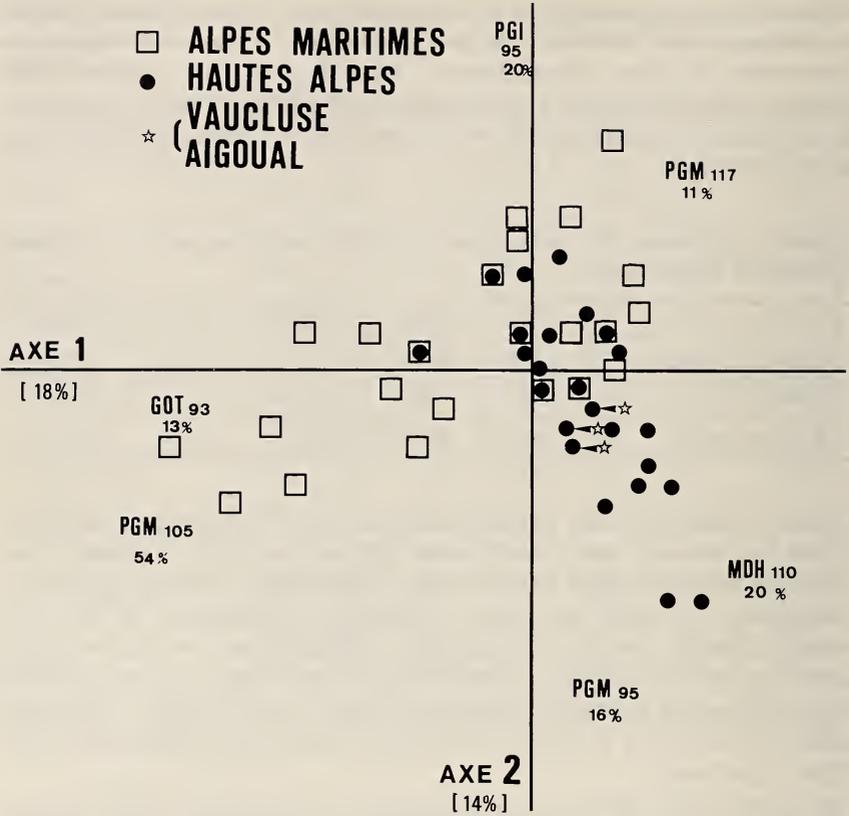


Fig. 1. Projection des individus et des allèles dans le plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances.

l'avons vu, ne montrent pas d'originalité génétique décelable dans nos échantillons.

Les populations des Hautes Alpes, bien que très polymorphes, ne présentent pas de génotypes caractéristiques mais semblent constituer un «melting pot génétique» peu différencié.

3) *Analyse biométrique* : Les aplatissements moyens sont le plus souvent inférieurs à 3 (Tableau 5). Dans ces conditions, la variabilité phénotypique est assez prononcée ; ce qui semble bien s'accorder, en première approximation, avec la prolifération des sous-espèces décrites chez *P. apollo*.

L'analyse factorielle discriminante (AFD) réalisée sur les individus montre effectivement trois groupes géographiques distincts : les papillons

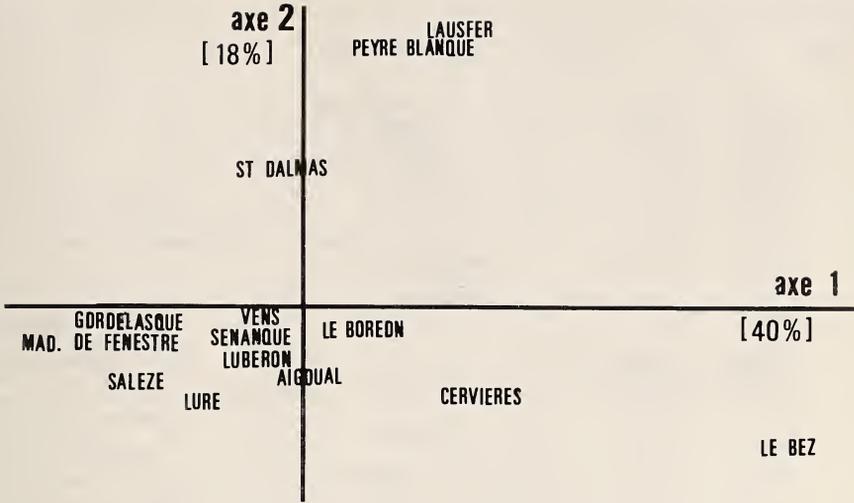


Fig. 2. Projection des populations soumises à l'électrophorèse dans le plan 1-2 de l'analyse en composantes principales selon les fréquences alléliques. Les points réels sont situés exactement sous le milieu de l'intitulé de chaque localité.

des Alpes Maritimes, ceux du Massif Central et ceux des Alpes du Nord (Figure 4). Ce résultat peut être rapproché de celui obtenu par l'électrophorèse. Cependant, si les papillons du Massif Central sont bien individualisés selon les critères biométriques, ils ne l'étaient pas d'un point de vue enzymatique. En effet, les pourcentages de recouvrement des nuages atteignent à peine 10% ; ce qui signifie qu'un papillon sur dix seulement ne présente pas les caractéristiques propres à sa région géographique. Les papillons du Massif central étudiés apparaissent ainsi caractérisés par une taille plus importante de l'aile antérieure et de la tache anale alors que ceux des Alpes Maritimes paraissent plus mélanisés.

L'ACP (analyse en composantes principales) réalisée sur l'ensemble des individus récoltés et sur ceux de collection confirme le rôle de ces caractères dans l'individualisation des groupes (Figures 5 et 6). Ainsi les colonies de Peyre Blanque, de Saint Dalmas, mais aussi celles des Pyrénées apparaissent caractérisées par l'intensité de la mélanisation entourant les ocelles rouges des ailes postérieures. L'importance de la taille des ailes des populations de l'Aigoual et de la Lozère est aussi bien visible dans la figure 5. Les populations des Alpes centrales gardent leur manque d'originalité.

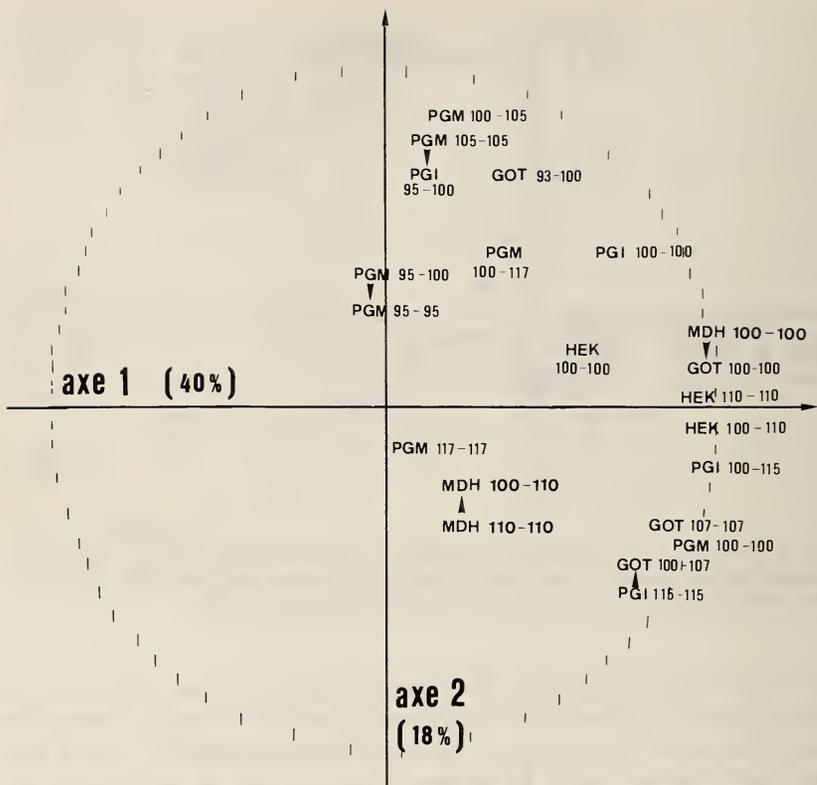


Fig. 3. Cercle principal des corrélations entre les génotypes observés et les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales.

Discussion

Les résultats qui viennent d'être exposés permettent d'apporter des éléments de réponse préliminaires aux questions formulées dans l'introduction.

Les populations les plus vulnérables sont, sans aucun doute, situées dans le Massif Central siliceux : bordure Est (Du Forez à l'Aigoual) et axe Puy de Dôme-Cantal.

Dans le Massif Central calcaire, les populations, selon nos observations, semblaient encore bien implantées jusqu'en 1988 ; en particulier dans le Causse du Larzac. Le manque d'observations de 1989 et 1990 paraît lié aux conditions climatiques aberrantes mais une disparition totale et subite n'est plus à exclure après le renouvellement de l'échec en 1990.

Tableau 5. Valeurs moyennes (X) et coefficients d'aplatissement (A) des caractères alaires mesurés.

POPULATIONS (APL. MOYEN)	MOC		MPD		TIB		MBC		TA		DPG	
	X	A	X	A	X	A	X	A	X	A	X	A
Lausfer (2,65)	37,9	2,83	28,8	1,74	32,9	2,69	21,9	2,05	49,3	3,55	34,8	2,23
Le Bez (3,28)	39,0	2,81	27,3	2,75	34,8	3,11	17,1	2,25	45,6	5,29	35,6	4,1
Peyre Blanche (2,99)	38,2	2,59	29,3	2,79	33,6	4,31	23,0	3,54	48,2	4,92	40,4	2,33
Saint Dalmas (3,06)	39,8	8,74	28,8	2,73	34,9	2,34	22,2	2,64	47,6	2,58	39,6	4,31
Lac de Vens (2,62)	35,8	3,12	25,8	2,3	30,09	3,56	19,1	2,12	45,5	4,85	35,8	2,75
Aigoual (2,90)	39,4	2,02	26,1	2,5	39,4	2,07	22,6	2,18	52,9	3,84	40,8	3,29
Le Boréon (2,84)	37,7	2,15	24,8	2,93	31,1	4,23	18,7	2,82	48,5	2,99	36,6	2,21
Jura (2,72)	35,00	2,84	25,5	2,37	30,2	2,76	15,6	3,49	46,4	3,63	39,6	1,82
Pyrénées (4,76)	39,7	5,37	29,2	4,31	38,1	2,97	24,4	2,04	52,3	4,70	64,5	17,8
Briançonnais (2,59)	37,2	1,77	26,7	1,69	35,3	2,00	26,0	1,27	49,0	2,46	39,4	1,52
Savoie (2,39)	37	1,49	27,5	2,8	38,0	2,02	27,4	2,57	51,0	2,2	41,8	2,24
Lozère (2,25)	40,3	2,81	31,5	2,03	42,4	2,79	29,8	2,82	53,8	2,39	48,5	1,8

POPULATIONS	BH		AAN		APO		BOA		NOA		NOP	
	X	A	X	A	X	A	X	A	X	A	X	A
Lausfer	34,8	2,23	39,7	1,99	23,1	2,31	9,8	2,08	5,7	2,65	8,7	5,69
Le Bez	33,6	2,87	39,8	3,15	23,6	3,18	8,3	2,72	5,2	3,49	8,0	3,62
Peyre Blanche	36,4	2,01	40,3	1,99	24,3	3,02	12,3	3,57	5,5	2,68	9,5	2,22
Saint Dalmas	37,6	2,1	40,9	2,49	23,4	1,87	5,9	1,45	5,6	2,74	8,9	2,74
Lac de Vens	32,7	2,9	38,9	2,81	23,3	1,59	5,03	1,86	4,8	2,01	8,6	1,54
Aigoual	38,4	3,52	41,9	3,18	25,0	2,73	9,10	1,91	5,8	5,44	8,9	2,14
Le Boréon	33,8	3,84	40,1	2,08	24,2	3,47	8,80	1,87	4,6	3,78	8,2	1,74
Jura	31,0	2,34	40,4	3,55	22,8	1,95	7,90	2,73	4,8	3,14	7,5	2,07
Pyrénées	36,2	1,85	42,9	2,35	24,5	2,83	6,4	1,78	6,3	4,43	10,1	6,77
Briançonnais	34,4	2,83	40,1	1,73	22,5	1,87	3,3	1,84	5,1	5,47	9,2	6,62
Savoie	33,9	1,98	39,9	2,42	22,5	2,19	4,9	2,13	5,8	2,67	7,6	3,92
Lozère	39,6	3,00	45,8	1,73	27,1	2,37	8,4	1,42	4,4	2,07	6,3	1,83

MDC : Macule disco-cellulaire.

MPD : Macule post-distale.

TIB : Tache en 1b

MSC : Macule sub-costale.

TA : Tache anale.

OPG : Grande dimension de l'ocelle postérieur.

BH : Bande hyaline.

AAN : Longueur de l'aile antérieure.

APO : Largeur de l'aile postérieure.

BOA : Blanc dans l'ocelle antérieur.

NOA : Noir dans l'ocelle antérieur.

NOP : Noir dans l'ocelle postérieur.

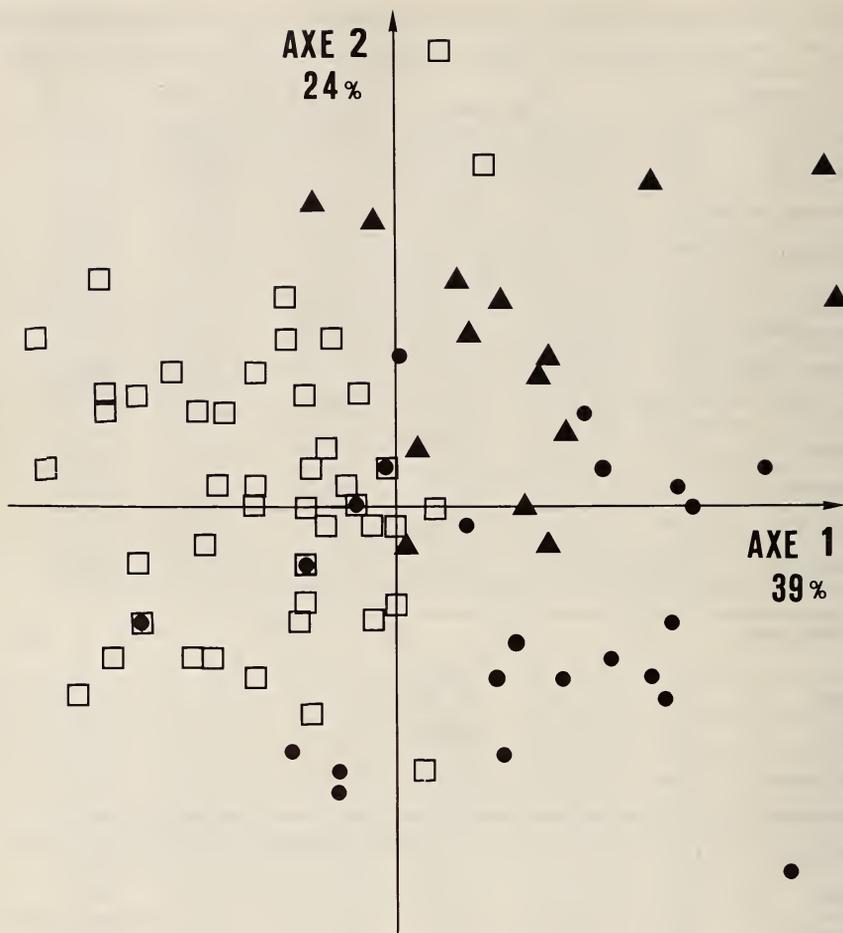


Fig. 4. Projections des individus sur le plan principal de l'analyse discriminante effectuée à partir de la biométrie d'individus mâles provenant de Haute Savoie (cercles noirs), des Alpes Maritimes (carrés blancs) et des Causses (triangles noirs).

Dans les Alpes du Sud, s'il peut y avoir, par places, des restrictions des surfaces des habitats, les papillons restent, dans toutes les régions, fort abondants.

Les populations du Vaucluse ne paraissent pas, elles non plus, très vulnérables, même si leur aire de distribution est plus réduite que celle des colonies alpines.

Le point n'a pas encore été fait dans le Jura, les Vosges et les Pyrénées.

LOZERE

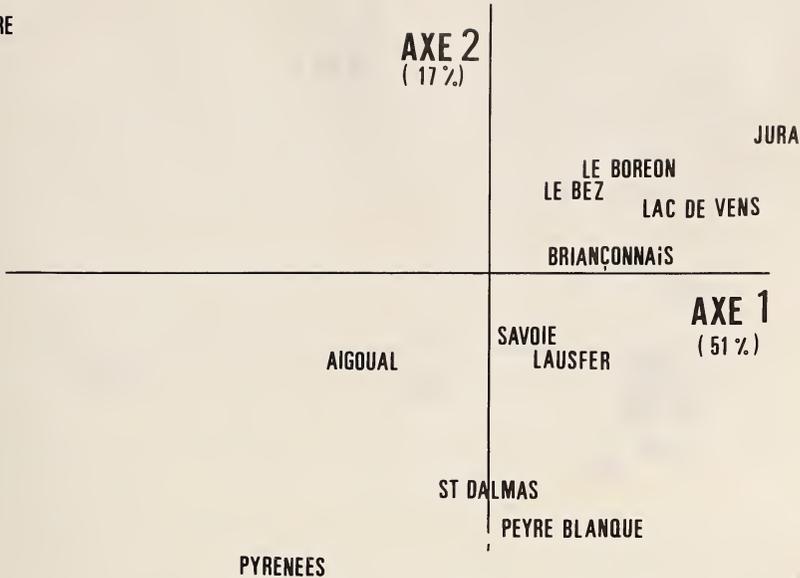


Fig. 5. Projection de l'ensemble des populations étudiées par biométrie dans le plan principal de l'analyse en composantes principales.

Le problème posé par l'originalité génétique des populations menacées est plus complexe. Si l'on s'en tient aux résultats de l'électrophorèse, la population de l'Aigoual, peu hétérozygote, ne possède pas d'allèles particuliers. Il semble en être ainsi de toutes les colonies isolées étudiées.

En fait, le type de polymorphisme révélé par les méthodes électrophorétiques ne peut généralement pas être relié à des forces sélectives évidentes. La variation géographique observée s'expliquerait surtout par des facteurs historiques liés à la dispersion plus ou moins récente des papillons.

Ainsi une hypothèse importante peut être inférée de nos résultats : les populations isolées que nous avons étudiées sont jeunes et leur différenciation enzymatique a eu lieu essentiellement par dérive. Le plan 1-2 de l'AFC (analyse factorielle des correspondances) est, à ce titre éloquent : les individus de l'Aigoual et du plateau du Vaucluse auraient pu être capturés dans les Hautes Alpes. Les mutations, dont le rythme est bien plus lent, n'ont pas amené de différenciation génétique sensible.

Au contraire, nous avons observé une variabilité importante au niveau du graphisme alaire empiriquement codifié par les descripteurs des sous-espèces. Des forces sélectives ont pu, sans doute, amener rapidement

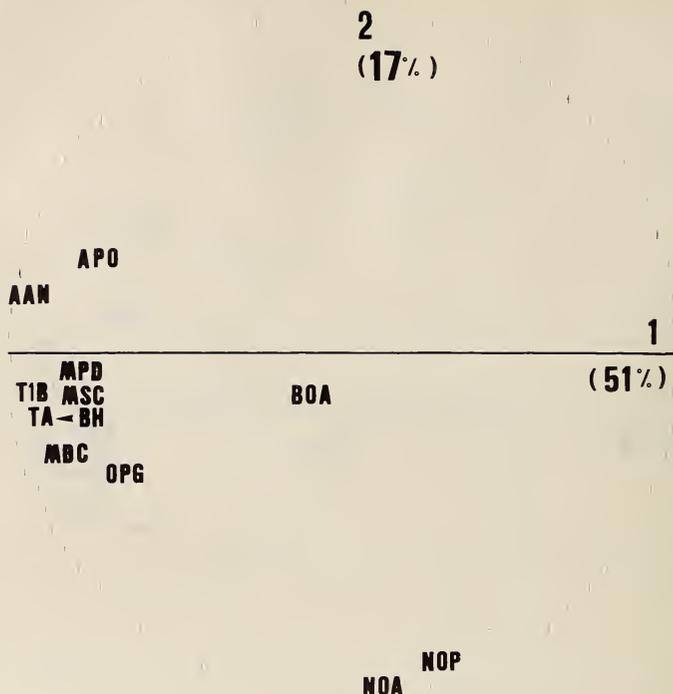


Fig. 6. Cercle principal des corrélations entre les caractères phénotypiques mesurés et les deux premiers axes de l'ACP.

une telle variation géographique bien visible sur certains caractères (taille des ailes et des ocelles, importance de la mélanisation).

Soulignons en effet que la composante génétique d'un tel déterminisme n'est point absente chez les *Parnassius*, comme le montre un travail récent (GUPPY, 1989) et nos observations. Ainsi, si les populations isolées et menacées sont peut-être sans originalité biochimique marquée, une part de leur génome apparaît plus «réactif» aux pressions du milieu. Sauvegarder ces colonies revient donc à préserver des papillons qui, par leur graphisme alaire et leur éthologie, témoignent de la potentialité adaptative de l'espèce.

Un exemple de différenciation comportementale a, en effet, été observé par nous-mêmes lors de nos élevages : les Apollons de localités pentues préfèrent les sites de ce type alors que les papillons provenant des Causses se tiennent sur terrain plat.

De telles observations sont à mettre en relation avec le résultat des travaux d'EHRlich (1983) qui postule que chaque population possède

sans doute ses propres «microadaptations». Notre tentative infructueuse d'implantation d'œufs de *P. apollo* des Causses à la Sainte Baume semble être, à ce titre, très significative (DESCIMON et VESCO, 1989). De même, les travaux de PALIK (1980) montrent les difficultés des réintroductions, en particulier en l'absence d'une régénération des biotopes. L'étude très poussée de RICHARZ et col. (1989) souligne également le rôle capital de la destruction des localités favorables dans l'extinction de *P. apollo*.

Devons nous, pour autant, envisager une protection totale de chacune des localités de *P. apollo* ?

Nous ne le pensons pas. Les populations alpines sont, le plus souvent, très denses et, d'après nos résultats d'électrophorèse, très polymorphes. Elles ne paraissent donc pas menacées. Sans doute, cependant, le maximum doit-il être entrepris pour protéger le plus possible de colonies dans les localités vulnérables.

Ainsi, il semble nécessaire d'empêcher l'envahissement des stations connues de *P. apollo* dans le Massif Central siliceux par les genêts. De même, faut-il très vraisemblablement songer à contrôler, si possible, l'extension touristique dans l'axe Puy de Dôme-Cantal si l'on veut éviter l'extinction de l'Apollon dans cette région. En effet, il nous a paru déceler chez *P. apollo*, à partir de nos électrophorèses préliminaires, une structure de populations ouverte. Ce serait un facteur assez inquiétant, car de telles espèces tolèrent très mal les faibles densités et ont alors tendance à s'effondrer (DESCIMON et NAPOLITANO, 1989).

Des études beaucoup plus approfondies sont donc nécessaires, tant dans les régions déjà prospectées que dans d'autres (Pyrénées, Jura...). Des observations proprement écologiques menées en collaboration avec des écologistes végétaux apparaissent indispensables.

La disparition de *P. apollo* est, comme pour l'immense majorité des autres espèces, provoquée par la disparition de ses habitats. Comment maintenir ceux-ci, dans des conditions économiques acceptables, est un problème difficile.

Bibliographie

- BACHELARD, P., 1988. Excursion en terre arverne (Puy de Dôme) (Lepidoptera). *Bulletin Sciences nat.*, 58 : 24-27.
CAPDEVILLE, P., 1978. Die geographischen Rassen von *Parnassius apollo*. Fasc. 1. Édit. Sciences Nat., Venette (Compiègne).

Le présent travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat avec le Ministère de l'Environnement.

- CONSTANT, A., 1866. Catalogue des Lépidoptères du département de Saône et Loire. Mémoires d'Histoire naturelle. Société éduenne. Autun, Michel Dejussieu. 368 pp.
- DESCIMON, H. & VESCO, J. P., 1988. A mutant affecting wing pattern in *Parnassius apollo* (Linné) (Lepidoptera Papilionidae). *J. res. Lepid.* 26 (1-4) : 161-172.
- DESCIMON, H. & NAPOLITANO, M., 1989. Genetic management of butterfly populations. Actes du colloque *The future of butterflies*, Wageningen (Hollande), avril 1989, 12 pp. (Sous presse).
- EHRlich, P. R., 1983. Genetics and the extinction of butterfly populations. In «Genetics and Conservation» : a reference for managing wild animal and plant populations. C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde and L. Thomas (eds.). Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- GUPPY, C. S., 1989. Evidence for genetic determination of variation in adult size and wing melanism of *Parnassius phoebus*. *J. Lep. Soc.*, 43 (2) : 148-151.
- HOWARTH, T. G., 1973. South's British Butterflies. Frederick Warne, London, New York, 210 pp., 48 pl.
- LACY, R. C., 1988. A report on population genetics in conservation. *Conservation Biology*, 2 : 245-247.
- LI, C. C. & HORVITZ, D. G., 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *Amer. J. Hum. Genet.*, 95 : 107-117.
- NAPOLITANO, M., GEIGER, H. J. & DESCIMON, H., 1988. Structure démographique et génétique de quatre populations provençales de *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera Papilionidae) : isolement et polymorphisme dans des populations «menacées». *Génét. Sél. Evol.*, 20 (1) : 51-62.
- NAPOLITANO, M., 1989a. Structure génétique et démographique des populations de *Parnassius mnemosyne* dans le Sud-Est de la France. Thèse de Doctorat, 289 p., Université de Provence. Marseille.
- NAPOLITANO, M., 1989b. Structure génétique des populations de *Parnassius mnemosyne* dans le Sud de la France. Étude biométrique et électrophorétique. *Nota lepid.*, 12, suppl. 1 : 38-41.
- PALIK, E., 1980. The protection and reintroduction in Poland of *Parnassius apollo* Linnaeus (Papilionidae). *Nota lepid.*, (2) : 163-164.
- RACHELI, T., CIANCHI, R. & BULLINI, L., 1983. Differenzamento e variabilità genetica di alcune sottospecie di *Parnassius apollo* (Lepidoptera : Papilionidae). Atti XIII Congr. Naz. It. Ent. Sestriere-Torino.
- RICHARZ, N., NEUMAN, D. & WIPKING, W., 1989. Untersuchungen zur Ökologie des Apollofalters (*Parnassius apollo vinningensis* Stichel 1899. Lepidoptera, Papilionidae) im Weinbaugebiet der unteren Mosel. *Mitt. Arbeitsgem. rhein.-westf. Lepidopterol.* 5 (3-4) : 108-259.
- ROUGEOT, P. C., 1964. Apollons romantiques. *Alexanor*, 3 : 225-229.
- WORKMAN, P. L. & NISWANDER, J. D., 1970. Population studies on south-western Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the papago. *Amer. J. Hum. Genet.*, 22 : 24-29.
- SWOFFORD, D. L. & SELANDER, R. B., 1981. BIOSYS-1 : a Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.*, 72 : 281-283.
- WRIGHT, S., 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4 Variability within and among natural populations. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nota lepidopterologica](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Napolitano M., Descimon Henri, Vesco J. P.

Artikel/Article: [La protection des populations de *R. apollo* L. dans le sud de la France : étude génétique préliminaire \(Lepidoptera, Papilionidae\) 160-176](#)