L'isolement et le mécanismes de la spéciation chez les Lépidoptères

Autor(en): **Niculescu, Eugen V.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel**

Band (Jahr): **31 (1981)**

Heft 4

PDF erstellt am: **20.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-1042572

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

L'ISOLEMENT ET LES MÉCANISMES DE LA SPÉCIATION CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

E.V. Niculescu

On sait qu'une nouvelle espèce apparaît à la suite de plusieurs phénomènes d'isolement qui se situent tant au stade de la sous-spéciation qu'au stade final de la spéciation.

Un isolement au sujet duquel tout le monde est d'accord quant à sa réalité est l'isolement géographique. Or, certains zoologistes pensent à tort que la nouvelle espèce apparaît par isolement géographique et non pas par mutation. Dans un travail antérieur (18), nous avons montré que "l'isolement géographique est seulement une condition pour la spéciation, mais n'est pas, à lui seul, la cause de la spéciation même. L'espèce nouvelle apparaît postérieurement à la phase d'isolement géographique et sa parution, phénomène biologique très complexe, est due à un ensemble de processus dont la mutation est l'un des plus importants. L'isolement géographique représente par conséquent seulement une des conditions nécessaires - mais pas obligatoires - qui précèdent la spéciation: il est seulement l'un des nombreux facteurs de la spéciation". Le mécanisme d'action de ce facteur (isolement géographique) est connu et accepté par tous les biologistes: lorsqu'il apparaît une barrière géographique, une population se trouve séparée des autres et évolue indépendamment; le flux génique ne circule plus de l'une à l'autre, la barrière géographique empêchant le croisement entre individus des deux populations. La population qui s'est séparée va constituer le point de départ d'une nouvelle race. Ce phénomène a lieu au stade de la sous-spéciation. Certaines races ne dépassent pas ce stade et se maintiennent comme telles pendant des millions d'années sans se transformer en nouvelles espèces. Tel est le cas des races des îles situées au voisinage des continents. Ces races insulaires constituent de bons exemples de véritables races: une race géographique n'est une réalité que lorsqu'elle est complètement isolée du reste de l'espèce.

Chez un grand nombre de lépidoptéristes, la notion de race est très confuse; ils pensent en effet que si un individu diffère d'un autre par une tache de plus ou de moins, ou par des taches plus noirâtres ou plus grandes, il appartient à une autre race. Ces lépidoptéristes - splitters - bien connus parmi les "spécialistes" parnassiologistes, ont décrit un grand nombre de races d'apollo et de mnemosyne sans aucun profit pour la science. Nous avons donné l'alarme depuis longtemps (7), mais c'est en 1978 seulement que notre voix a été entendue: P. CAPDEVILLE a réduit à une centaine le nombre impressionnant de 250 races d'apollo (2).

Toujours à l'étape de la sous-spéciation se situe aussi l'isolement écologique qui aboutit finalement à la spéciation sympatrique.

Beaucoup de zoologistes contestent la réalité de cette modalité de spéciation. Ainsi JEAN DAVID affirme qu'"en l'état actuel de nos connnaissances, il ne semble pas possible d'affirmer que la spéciation sympatrique existe réellement". Il est toutefois enclin à l'admettre, puisqu'il écrit: "Mais si l'on doit rechercher le début d'un tel phénomène, c'est sans doute en étudiant les comportements alimentaires et de ponte qu'on trouvera la réponse". Nous avons

publié plusieurs travaux (12,14) sur la spéciation sympatrique et n'y revenons plus en détail. Rappelons toutefois un bon exemple de spéciation sympatrique: le cas des quatre espèces de Chamaesphecia du Banat (Roumanie) apparues par isolement écologique. Ch. empiformis vit dans un milieux xérotherme - la plante hôte étant Euphorbia cyparissias; Ch. palustris vit dans une plante aquatique, E. palustris; la chenille de Ch. annellata habite les racines de Ballota nigra, et celle de Ch. triannuliformis les racines de Rumex acetosella. Lorsqu'une population d'une espèce s'adapte à une nouvelle plante-hôte, elle s'isole des autres populations et devient une nouvelle race écologique - origine d'une nouvelle espèce. Dans le monde des Lépidoptères, il existe un grand nombre de races écologiques mentionnées dans notre travail (16), et qui constituent un argument de plus en faveur de la spéciation sympatrique.

Certains zoologistes n'admettent pas la réalité des races écologiques. Ainsi P. BANARESCU (1) estime que "beaucoup de soi-disant races écologiques sont en réalité des espèces jumelles, isolées reproductivement, mais faiblement différenciées morphologiquement". Nous ne pouvons partager ce point de vue pour les deux raisons suivantes.

1. Personne n'a jamais prouvé que ces "espèces" jumelles sont isolées reproductivement.

2. La notion d'espèces jumelles est très confuse. Certains zoologistes admettent que les espèces jumelles sont faiblement différenciées au point de vue morphologique, ou même totalement semblables, d'autres admettent qu'elles se distinguent non seulement par l'habitus, mais encore par les genitalia! Mais alors, pourquoi donc constituent-elles une catégorie à part - "espèces jumelles"?! Si elles présentent toutes les caractéristiques indiquées ci-dessus, elles sont des espèces "normales" et non pas jumelles! Or, les races écologiques ne se distinguent que par leurs particularités écologiques; leurs genitalia sont identiques à ceux de l'espèce nominale. Les races écologiques ne peuvent donc être considérées ni comme espèces ni comme espèces jumelles (16).

La spéciation sympatrique est une réalité, elle ne peut être niée. Il semble que l'Homme a paru lui aussi par spéciation sympatrique. Selon PIERRE MEIN (5), "Homo sapiens soloensis fut trouvé à Java dans un niveau mal daté; il semble être un descendant des Pithécanthropes ayant acquis sur place le stade sapiens".

Nous avons constaté plusieurs modalités de spéciation sympatrique.

Dans sa forme la plus simple, tant l'habitat que la plante-hôte restent inchangés. Dans ce cas, la sous-spéciation se réduit aux modifications morphologiques de l'habitus. Ainsi la forme cleodoxa diffère de l'espèce nominale (Argynnis adippe) uniquement par le graphisme; l'habitat, la plante-hôte et les diverses particularités bio-écologiques sont les mêmes. Chez un grand nombre d'espèces, le stade de sous-spéciation a été dépassé, une nouvelle espèce étant apparue dans le même habitat et sur la même plante-hôte. Un bon exemple nous en est fourni par les espèces sympatriques Argynnis adippe, A. niobe, A. charlotta, A. paphia et A. pandora dont les chenilles se nourissent toutes de feuilles de Viola tricolor et d'autres espèces de Viola (10).

Dans la divergence écologique, le premier stade est le passage d'une population sur une autre plante-hôte. Un bon nombre d'exemples nous montrent que l'étape de sous-spéciation se déroule sous nos yeux. Ainsi Ostrinia nu-

bilalis qui se nourrissait autrefois de plantes sauvages (Xanthium, Amaranthus) préfère actuellement (à la suite de l'extension des cultures agricoles) le maïs et d'autres plantes cultivées. Les populations qui vivent sur ces plantes sont devenues des races écologiques distinctes. Yponomeuta padella présente deux races écologiques: l'une qui se développe sur le pommier, et l'autre sur l'aubépine. Procris pruni présente aussi deux races; l'une vit sur Prunus dans les régions xérothermes, l'autre sur Calluna dans les tourbières (F. DANIEL). Nous estimons que Colias australis (9) rentre aussi dans cette catégorie puisque ses populations vivent dans les endroits secs, calcaires, la chenille se nourrissant d'Hippocrepis comosa, tandis que la chenille de C. hyale vit sur le trèfle et la luzerne. Le processus de divergence écologique chez hungarica (forme de Chamaesphecia empiformis) se déroule encore sous nos yeux: Tandis que l'espèce nominale est xérophile, ses chenilles vivant dans les racines d'Euphorbia cyparissias, les chenilles de hungarica vivent en milieu humide, dans les racines d'Euphorbia palustris. De tels exemples sont extrêmement nombreux; dans un travail antérieur (6), nous en avons encore présenté d'autres et n'y revenons donc plus.

Les cas de spéciation achevée sont également nombreux. Outre ceux des quatre espèces de Chamaesphecia déjà mentionnées, rappelons encore Nymphalis polychloros et N. xanthomelas: les chenilles de polychloros vivent sur les arbres des forêts: ormes, peupliers, poiriers, etc., tandis que les chenilles de xanthomelas se nourrissent de feuilles de saules et d'autres plantes hydrophiles (10). La même divergence écologique s'observe dans le phénomène de spéciation sympatrique qui a abouti, finalement, à l'apparition des espèces de Melitaea. Ainsi les chenilles de M. trivia vivent sur Verbascum thapsus, tandis que celles de M. didyma se sont adaptées aux diverse espèces de Plantago, Stachys, Carduus, Artemisia et Centaurea. Dans la forêt de Cernica (aux environs de Bucarest), nous avons suivi maintes années ces espèces et n'avons jamais trouvé de chenilles de M. didyma sur V. thapsus: seulement celles de M. trivia (10). Par le changement de plante-hôte, la population qui s'isole acquiert de nouvelles valences écologiques, une nouvelle "ambiance" écologique.

Enfin, un autre type de divergence écologique est la divergence nommée écobiotique par HUXLEY (3): celle-ci comporte non seulement le changement de la plante-hôte, mais aussi de la biologie de l'espèce. Ainsi nous avons constaté dans la forêt de Cernica que Polygonia l-album est une espèce monogoneutique, les chenilles vivant sur Ulmus et Populus, tandis que P. c-album est digoneutique; ses chenilles vivent sur Urtica, Prunus, Ribes, Lonicera, etc. (10). Une divergence écologique de ce dernier type se déroule sous nos yeux. Ainsi, en France, Melitaea cinxia est monogoneutique à la montagne, tandis qu'elle est digoneutique dans les autres régions.

Toujours à Cernica, nous avons suivi la biologie de plusieurs espèces d'Argynnis et constaté que les chenilles d'A. hecate (décrites par nous pour la première fois) se nourrissent des feuilles de Dorycnium et de Spiraea; l'espèce est monogoneutique. Les chenilles d'A. lathonia vivent en revanche sur Viola, Onobrychis, Anchusa, etc., et l'espèce est trigoneutique (8, 10).

Avant d'aborder les phénomènes d'isolement qui ont lieu au stade final de la spéciation, nous devons préciser qu'une race géographique n'aboutit pas à l'apparition d'une espèce géographique, de même qu'une race biologique ou écologique ne se transforme pas en espèce biologique ou écologique. Dans tous les cas, il apparaît de simples espèces, sans aucun attribut. Nous avons

publié notre opinion sur les espèces écologiques dans un travail (16) où nous avons démontré que l'espèce écologique n'est pas une réalité dans la nature, de sorte que nous avons renoncé à cette notion. Dans plusieurs travaux (12, 13, 19), nous avons aussi montré que la notion d'espèce biologique n'est pas non plus pertinente, de même que celle d'espèce morphologique. Toutes les espèces de la Nature sont en même temps morphologiques, biologiques et écologiques; il n'y a pas de catégories d'espèces.

De ce qui précède, il résulte clairement que l'étape de sous-spéciation est vraiment réelle; à cette étape se placent les races géographiques, écologiques, biologiques, et bon nombre de formes (formes de coloration, variantes individuelles, etc.). Ce point de vue infirme l'opinion de Z. VARGA (22), qui qualifie de non sens "la conception selon laquelle l'existence de formes morphologiques et biologiques nettement séparables dans toute leur aire de répartition, est considérée comme une étape de la sous-spéciation". Ne pas reconnaître la réalité des races géographiques (surtout celles des îles situées au voisinage des continents) qui ne sont pas encore des espèces achevées, c'est avoir une conception tout à fait fausse, infirmée par un grand nombre de faits réels dans la Nature.

Dépassons maintenant l'étape de la sous-spéciation et voyons ce qui se passe par la suite, en d'autres termes comment évoluent les formes infraspécifiques.

Très souvent, mais pas toujours, la race géographique se transforme en une nouvelle espèce. Pour que ce phénomène puisse avoir lieu, il doit se produire une révolution structurelle et génétique chez les individus appartenant à la dite race. Pour les Lépidoptères, la révolution structurelle signifie un remaniement dans le génitomorphe[1]: après celui-ci, il apparaît une nouvelle espèce, caractérisée par un génitomorphe différent de celui de l'espèce mère.

En ce qui concerne le mécanisme de ce remaniement, tout se réduit aux hypothèses. Selon certains biologistes, la réorganisation de l'armure génitale aurait lieu en une ou plusieurs générations. D'autre affirment qu'une espèce ne peut apparaître "du jour au lendemain", mais ils ne donnent pas d'autre explication au phénomène. Selon le principe dialectique de la transformation de la quantité en qualité, l'apparition d'une nouvelle espèce n'aurait pas lieu "du jour au lendemain", mais par une accumulation lente, conformément à la sélection et à la mutation, des éléments de la nouvelle structure. Ainsi l'apparition de la nouvelle espèce a été longuement préparée à l'étape de la sous-spéciation, où "la Nature produit le matériel brut de l'évolution, les petites mutations géniques et les réorganisations invisibles des chromosomes dans la profondeur des cellules" (B. STUGREN, d'après TH. DOBJANSKI, 21). Au stade finale de la spéciation, les petites mutations réalisent une nouvelle structure, un nouveau génofond, qualitativement différent de l'ancien.

Le phénomène mutationiste constitue donc le fondement de l'apparition d'une nouvelle espèce. On comprend ainsi mieux l'erreur des zoologistes qui pensent qu'une espèce nouvelle apparaît par isolement géographique. Les races insulaires sont isolées géographiquement, mais elles n'ont pas atteint le stade final de la spéciation parce que le phénomène mutationiste n'a pas eu lieu. C'est uniquement ce dernier phénomène qui produit les divers caractères

1) Par génitomorphe (terme nouveau introduit par nous), nous entendons l'ensemble des sclérites de l'armure génitale.

du nouveau génitomorphe et du nouveau génofond.

Mais la production de mutations ne suffit pas à elle seule; ces mutations doivent être sélectionnées par la sélection naturelle. Si le mécanisme intime de la spéciation nous échappe, nous pouvons en revanche affirmer avec certitude que chez les insectes un nouveau génitomorphe apparaît toujours au stade final de la spéciation. L'isolement morphologique (une nouvelle structure des genitalia) est le phénomène qui définit le mieux la nouvelle espèce (17); les deux autres (isolements géographique et écologique) ne sont que des phénomènes préliminaires, le prélude du véritable phénomène de la spéciation. La plupart des biologistes et zoologistes ignorent l'isolement morphologique [2], affirmant que le seul critère de l'espèce vraiment scientifique est l'isolement reproductif (1). A notre avis, l'isolement morphologique est une réalité qui se manifeste de façon frappante (chez les insectes) par le génitomorphe nettement différent d'une espèce à l'autre (12, 15). Mais l'isolement morphologique n'est pas le seul critère qui définit l'espèce. Il coïncide avec un isolement génétique, chaque espèce ayant un génofond différent de celui des autres espèces. Certains biologistes affirment qu' "une espèce nouvelle se constitue seulement lorsque la révolution génétique, dirigée par la sélection naturelle, a créé un génofond tout à fait nouveau, de sorte que le croisement avec les individus possédant l'ancien génofond devient impossible" (21). Nous sommes d'avis que l'espèce nouvelle est caractérisée non seulement par un nouveau génofond, mais encore par un nouveau génitomorphe.

On parle souvent aussi d'un isolement "psychique", mais celui-ci a été peu étudié. M. DELSOL parle d'une "mutation particulière de répulsion sexuelle qui troublera le jeu normal des lois de Mendel; peu à peu, la "famille" isolée non plus pour des raisons géographiques, mais pour des raison s physiologiques ou psycho-physiologiques deviendra une espèce nouvelle; dans ce cas particulier, la mutation portera en soi un isolement".

A notre avis, la répulsion sexuelle, ou au contraire l'acceptation du partenaire, est plutôt un "isolement chimique" - au moins chez les papillons. On sait que chez les Lépidoptères, le mâle cherche la femelle: il la "sent" à l'aide de ses antennes munies de poils olfactifs qui perçoivent les substances "odorantes" émises par les glandes annexes de l'appareil génital femelle (glandulae odoriferae). Ce phénomène est particulièrement spectaculaire chez les Attacidae dont les mâles ont des antennes bi- ou quadripectinées et perçoivent l'odeur de la femelle à plusieurs kilomètres de distance. Nous avons nommé ce phénomène isolement chimique puisqu'il s'agit vraiment de stimuli chimiques, c'est-à-dire de substances chimiques présentes dans les glandes annexes de la femelle. Chez les Attacidae, Lymantriidae, Lasiocampidae, certains Geometridae et Psychidae dont les antennes sont "plumeuses", ce phénomène est réellement spectaculaire. Mais il existe certainement chez tous les papillons, puisque chez toutes les espèces les antennes des mâles portent des poils sensitifs microscopiques, et que les femelles ont toujours des glandes annexes. Nous pensons que pour chaque espèce la femelle a son "odeur spécifique", perçue seulement par le mâle de la même espèce. Si l'odeur est perçue, la partenaire est acceptée; sinon elle est refusée puis-

---

[2]) Les adversaires du critère morphologique ont nommé les morphologistes "typologues-idéalistes"! Cette épithète absurde a été remplacée ces dernières années par celle - moins vexante ! - de "taxonomistes conventionnels".

qu'elle appartient à une autre espèce. Ainsi l'espèce est isolée chimiquement. Chez certains papillons, les substances odorantes sont produites par le mâle, mais non pas dans des glandes annexes, absentes chez ceux-ci: elles sont produites dans des formations particulières nommées androconies (chez certaines espèces d'Argynnis, quelques Satyridae, Lycaenidae, etc.). Nous avons examiné les écailles androconiales de 36 espèces de Polyommatinae (Lycaenidae) et constaté (20) que leur forme diffère d'une espèce à l'autre. Nous soupçonnons qu'à cette différence morphologique interspécifique correspond aussi une différence chimique; en d'autres termes, la substance chimique élaborée par la glande de l'écaille androconiale différerait d'une espèce à l'autre.

Les isolements morphologique, génétique et chimique conduisent tous à l'acte final de la spéciation, à savoir à l'isolement reproductif. Les individus de la nouvelle espèce ayant un nouveau génitomorphe, un nouveau génofond et un nouveau "fond chimique" ne se croisent plus avec les individus de l'ancienne espèce et constituent une population complètement isolée de toutes les autres: morphologiquement, géographiquement (espèces allopatriques), écologiquement (espèces sympatriques et allopatriques), chimiquement, génétiquement, sexuellement (isolement reproductif) et parfois aussi éthologiquement.

Tels sont les mécanismes de la spéciation chez les Lépidoptères. Le problème n'est pas entièrement résolu car les "inconnues" sont encore nombreuses. A côté de données basées, certes, sur des réalités de la Nature, notre exposé contient aussi des hypothèses qui devront être confirmées. Nous avons ainsi "mis en discussion" quelques problèmes sans prétendre pour autant les avoir complètement résolus.

Résumé

Dans ce travail, l'auteur expose tous les phénomènes d'isolement connus et le mécanisme de la spéciation dans chaque cas.

Les deux premiers phénomènes d'isolement (géographique et écologique) ont lieu à l'étape de la sous-spéciation; ils ne font que préparer l'apparition de la nouvelle espèce, qui a lieu à la deuxième étape - spéciation proprement dite.

Le troisième phénomène d'isolement, l'isolement morphologique, a lieu à l'étape de la spéciation, lorsque les mutations produisent un remaniement complet des genitalia (chez les insectes), de sorte qu'il apparaît un nouveau génitomorphe. En même temps a lieu encore un remaniement génétique - un nouveau génofond - ainsi qu'un isolement "psychique" (chimique) produit par les stimuli chimiques. Tous ces phénomènes ont comme résultat final un isolement reproductif: la nouvelle espèce, complètement isolée de l'ancienne géographiquement (ou écologiquement), morphologiquement, génétiquement et psychiquement ne se croise plus avec les individus de l'ancienne espèce, dont elle est séparée par des barrières non seulement géographiques, mais aussi sexuelles.

Zusammenfassung

Die Isolierung und die Speziationsmechanismen bei den Lepidopteren.

Es werden in dieser Arbeit alle bekannte Isolierungsprozesse vom Autor dargestellt, sowie der Speziationsmechanismus in jedem einzelnen Fall

erwähnt.

Die zwei ersten Isolierungsprozesse - nämlich der geographische und der ökologische - gehören der Subspeziationsphase; sie vorbereiten erst die Erscheinung der neuen Art. Die eigentliche Speziation findet in der zweiten Phase statt.

Der dritte Isolierungsprozess - die morphologische Isolierung - geschieht während der eigentlichen Speziationsphase, durch totale Umwandlung der Genitalien - bei den Insekten - in folge Mutationen, so dass eine neue sogenannte "Genitomorphe" erscheint. Gleichzeitig kommt es auch zu einer genetischen Umwandlung: Erscheinung eines neuen "Genofond" - und zu einer "psychischen" (chemischen) Isolierung, welche durch chemische Stimuli verursacht wird. Als Endresultat aller dieser Prozesse kommt es zu einer reproduktiven Isolierung. Die Individuen der neuen Art, von der alten Art vollständig isoliert: geographisch (bezw. ökologisch), morphologisch, genetisch und psychisch, kreuzen sich nicht mehr mit denjenigen der alten Art, wovon sie nun nicht nur durch geographische, sondern auch durch geschlechtliche Schranken getrennt sind.

Bibliographie

1. BĂNĂRESCU, P. 1973 Principiile si metodele Zoologiei sistematice, 219 p., 15 fig., Edit. Acad. Rep. Soc. Romania, Bucuresti.

2. CAPDEVILLE, P. 1978 Les races géographiques de Parnassius apollo, 4 fasc. 16 pl. color. Ed. Sciences Naturelles, Compiègne.

3. HUXLEY, J. 1963 Evolution. The Modern Synthesis. G. Allen a. Unwin, London.

4. MAYR, E. 1974 Populations, espèces et évolution. Ed. Hermann, Paris, 496 p.

5. MEIN H.P. 1974 Mise au point sur l'état actuel de nos connaissances des ancêtres de l'Homme. Suppl. Bull. Soc. Linnéenne de Lyon, 43, 7, XXXIII-XLII.

6. NICULESCU, E.V. 1960 Les formes d'existence de l'espèce et la spéciation chez les Lépidoptères. Bull. Soc. Ent. Mulhouse, Avril, 25-30.

7. - 1961 Fauna R.P.Române. Insecta, XI, 5, Lepidoptera, Fam. Papilionidae, 103 p., 32 fig., 9 pl. Ed. Acad. R.P. Române, Bucuresti.

8. - 1963 Contributions à l'étude morphologique des Nymphalides (Lepidoptera) paléarctiques. II. Les premiers états de Brenthis hecate Schiff. Bull. Soc. Ent. Mulhouse, Juin, 41-49.

9. - 1964 Cercetari morfologice si sistematice asupra Pieridelor (Lépidoptera) St. si Cerc. Biol.-Zool., XVI, 2, 117-123, 1 fig.

10. NICULESCU, E.V. 1965 Fauna Rep. Pop. Romane, Insecta, XI, 7, Fam. Nymphalidae, 361 p., 160 fig., 25 pl. Ed. Acad. R.P. Române, Bucuresti.

11. - 1972 Categoriile taxonomice circum-specifice la Lepidoptere. St. si Cerc. Biol.-Zool., 24, 4, p. 299-307.

12. - 1973 Le problème de l'espèce chez les Lépidoptères. Mem. Soc. Ent. Italiana LII, p. 35-52.

13. - 1973-1974 Vers une systématique rationnelle. Rev. Verviétoise Hist. Nat., 30, 10-12, 31, 1-3, 15 p.

14. - 1973 La spéciation sympatrique et allopatrique chez les Lépidoptères. Soc. Linnéenne de Lyon, Suppl., 42, no spécial, 49-57.

15. - 1975 Les critères de l'espèce. Le critère morphologique. Rev. Roum. Biol., 20, 2, p. 73-79.

16. - 1976 Les critères de l'espèce. Le critère écologique. Rev. Roum. Biol., 21, 2, p. 115-118.

17. - 1976 L'isolement morpho-physiologique et la spéciation. Rev. Verviétoise Hist. Nat. 33, 1-3, p. 7-11.

18. - 1976 L'isolement géographique et la spéciation. Rev. Verviétoise Hist. Nat. 33, 7-9, p. 34-38.

19. - 1978 Les critères de l'espèce. Le critère mixiologique. Rev. Roum. Biol. Animale 23, 2, p. 109-112.

20. - 1978 Les écailles androconiales chez les Polyommatinae (Lycaenidae) - bons critères spécifiques et génériques. Rev. Roum. Biol. Animale, 23, 1, p. 15-19.

21. STUGREN, B. 1969 Evolutionismul in secolul 20, 430 p. Editura Politica, Bucuresti.

22. VARGA, Z. 1978 Remarques sur la validité et sur la répartition de "l'espèce" Apatura metis (Freyer, 1829) (Lepidoptera, Nymphalidae). Linneana Belgica, VII, 6, 192-208.

Adresse de l'auteur:

Prof. Dr. Eugen V. Niculescu
Str. Dr. Sion Nr. 6

Bucuresti 7 /Rumänien