Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 58 (1985)

Heft: 1-4: Fascicule-jubilé pour le 80e anniversaire du Prof. Dr. Paul Bovey = Festschrift zum 80. Geburtstag von Prof. Dr. Paul Bovey

Artikel: Révision systématique du genre Calopteryx Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale : I. Analyses biochimiques

Autor: Maibach, Alain

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402190

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
58, 477–492, 1985

Révision systématique du genre Calopteryx Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. I. Analyses biochimiques[1]

Alain Maibach[2]
Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne. (adresse actuelle: Musée Zoologique, Pl. de la Riponne 6, C.P. 448, CH-1000 Lausanne 17).

Systematic review of the genus Calopteryx Leach *(Odonata, Zygoptera) in Western Europe. I. Biochemical analysis.* – This study is part of a systematic review of Western European species of the genus *Calopteryx* based on a biochemical approach. Vertical electrophoresis on starch gel offers new possibilities of research in Odonata taxonomy. It may allow the establishment of taxa at the species and subspecies levels. Biochemical variation coded by 20 loci has been studied wihtin 26 populations (187 specimens) belonging to all the described forms. Genetic differentiation between populations is expressed out of a matrix of standard genetic distances D (Nei, 1978) and by a dendrogram. Based on these results we consider different speciation stages like: – three well defined species reproductively isolated: *C. virgo, C. splendens, C. haemorrhoidalis;* – one form in which, although it is highly differentiated, reproductive isolation is actually not achieved = semispecies: *C. xanthostoma* a semispecies of *C. splendens;* – some subspecies clearly identified with this method only within *C. splendens: C. splendens splendens* and *C. s. capraï.*

Au sein des libellules du genre *Calopteryx,* il est admis en général pour l'Europe occidentale quatre espèces et neuf sous-espèces (tabl. 1). Les critères de détermination sont: l'étendue de la coloration sur les ailes, les colorations du corps ainsi que des mesures morphométriques. Néanmoins la grande variabilité de ces critères rend difficile l'interprétation des concepts, de sorte qu' il devient problématique de fixer des morphotypes.

Si les études morphologiques ont mis en évidence pas moins de dix «formes» différentes pour l'Europe de l'Ouest, elles sont en revanche incapables de fixer leurs niveaux de différenciation. L'utilisation de techniques caryologiques (Kiauta 1966, 1968a, 1968b, 1970, 1971, 1973) n'a pas permis d'apporter des solutions satisfaisantes à ce problème. L'apparition de techniques biochimiques, notamment l'électrophorèse de protéines sur gel d'amidon, a donné à la taxonomie de nouvelles possibilités d'investigation. Depuis les travaux précursseurs de Hubby & Trochmorton (1965), de Lewontin & Hubby (1966) sur le genre *Drosophila,* cette technique est de plus en plus utilisée pour quantifier les variations biochimiques entre populations. Elle permet de calculer les niveaux de différenciation atteints par chaque «forme», et d'envisager leurs relations phylétiques.

[1]Présenté dans le cadre du «Symposium d'Entomologie aquatique» lors de l'Assemblée annuelle de la S.E.S. les 23 et 24 mars 1985 à Lausanne.

[2]Travail réalisé grâce aux contributions des Sociétés suivantes:
- bourse de voyages de la Société Helvétique des Sciences naturelles,
- bourse de la Société Académique Vaudoise,
- bourse de la Fondation Georgine Claraz,
- bourse de la Société Vaudoise d'Entomologie.

Tab. 1: Classification actuelle du genre *Calopteryx*, Europe occidentale.

ESPECES	SOUS-ESPECES	DECRITES PAR :
Calopteryx virgo	C. v. virgo	(Linné, 1758)
	C. v. meridionalis	Selys Longchamps, 1873
	C. v. padana	Conci, 1956
	C. v. padana Schmidti	Conci, 1956
Calopteryx splendens	C. s. splendens	(Harris, 1782)
	C. s. capraï	Conci, 1956
Calopteryx xanthostoma		(Charpentier, 1825)
Calopteryx haemorrhoidalis	C. h. haemorrhoidalis	(Van der Linden, 1825)
	C. h. occasi	Capra, 1945
	C. h. asturica	Ocharan, 1983

L'un des buts de ce travail a consisté à étudier la variation biochimique à l'intérieur de plusieurs populations du genre *Calopteryx* et de mettre en évidence la différenciation génétique entre espèces par la méthode électrophorétique. Les résultats obtenus sont ensuite analysés dans le but de redéfinir les positions taxonomiques en fonction des niveaux de différenciation atteints par les differentes espèces et sous-espèces du genre.

Au cours du présent travail, nous utilisons les termes de sous-espèce et de forme morphologique dans un sens bien précis:

-*sous-espèce* (au sens de Dobzhansky *et al.*, 1977): ensemble de populations d'une espèce peuplant un territoire distinct et qui diffère par quelques gènes (allèles) ou par d'autres variations de leur contenu génomique. Ce terme correspond à un premier stade de spéciation. Celui-ci implique une réduction discernable du flux génétique entre les sous-espèces. Pour autant que les aires de répartition respectives soient en contact, c'est seulement dans ces zones frontières que peuvent être trouvés des intermédiaires (hybrides).

-*forme morphologique:* terme général désignant un individu à l'état adulte quelque soit son niveau de différenciation atteint. Les termes de forme morphologique ne définissent pas un niveau taxonomique. Nous attribuerons ces termes à des groupes de populations ou à des groupes d'individus d'une même population caractérisés du point de vue morphologique mais non du point de vue biochimique. De telles formes morphologiques peuvent se trouver dans toutes les populations sans présenter une aire de répartition définie.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons récolté 187 individus appartenant à 26 populations (matériel déposé à l'Institut de Zoologie et d'Ecologie animale de l'Université de Lausanne, Suisse).

L'origine et l'effectif des échantillons analysés sont donnés au tableau 2 et à la fig. 1.

La détermination des spécimens est réalisée sur le terrain lors de la capture sur la base de la clé de Conci & Nielsen (1956). Nous nous sommes limités à des individus adultes, matures, et, dans la mesure du possible, bien colorés. Nous avons prélevé les ailes de chaque individu (le matériel est déposé au Musée Zoologique cantonal de Lausanne, Suisse). Ces ailes constituent les témoins morphologiques de chaque spécimen, et seront utilisées lors d'analyses numériques (Maibach, en préparation). Les animaux sont congelés ou conservés dans de l'azote liquide jusqu'au moment de l'électrophorèse. Chaque spécimen in toto est homogénéisé dans un volume (0.8 ml) de tampon Tris-HCl (0.1 M, pH 8.0), les homogénats centrifugés à 18000 g pendant 15 minutes à 4°C.

Tab. 2: Origine et effectif des échantillons étudiés (* = déterminé sur la base morphologique).

Sous-espèces	N° population	Origine des animaux étudiés	Nbre ind. analysés	Abrév. cartes fig. 1
C. virgo virgo	C.vivi-1	Praz-Rodet, Vaud, Suisse	8	A
C. virgo virgo	C.vivi-2	Russin, Genève, Suisse	2	B
C. virgo virgo	C.vivi-3	Donneloye, Vaud, Suisse	3	C
C. virgo virgo	C.vivi-4	Bavois, Vaud, Suisse	2	D
C. virgo meridionalis	C.vime-1	Gordevio, Tessin, Suisse	7	F
C. virgo meridionalis	C.vime-2	Bibbiena, Toscane, Italie	4	G
C. virgo meridionalis	C.vime-3	Ferrania, Ligurie, Italie	6	H
C. virgo meridionalis	C.vime-4	Lumino, Tessin, Suisse	8	I
C. virgo meridionalis	C.vime-5	Goudargue , Gard, France	5	J
C. virgo meridionalis	C.vime-6	Sierre, Valais, Suisse	6	E
C. virgo padana	C.vipa-1	Val Ganna, Lombardie, Italie	8	K
C. virgo padana	C.vipa-2	Stabbio, Tessin, Suisse	5	L
C. splendens splendens	C.ssple-1	Belmont-Ependes, Vaud, Suisse	20	M
C. splendens splendens	C.ssple-2	Praz-Rodet, Vaud, Suisse	10	A
C. splendens splendens	C.ssple-3	Oye et Pallets, Doubs, France	8	N
C. splendens splendens	C.ssple-4	Viviers, Ardèche, France	5	P
C.* spl.splendens-xanthostoma	C.*s.hybride	Coudes, Puy-de-Dômes, France	16	O
C. splendens capraï	C.scap-1	Tromello, Lombardie, Italie	10	Q
C. splendens capraï	C.scap-2	Terme di Firenze, Toscane, Italie	9	R
C. xanthostoma	C.xan-1	Gragnola, Toscane, Italie	6	S
C. xanthostoma	C.xan-2	Infesto, Asturies, Espagne	5	T
C. haemorr. haemorrhoidalis	C.hhae-1	Legri, Toscane, Italie	7	U
C. haemorr. haemorrhoidalis	C.hhae-2	Gragnola, Toscane, Italie	6	S
C. haemorrhoidalis occasi	C.hocc-1	Lavall, Pyrénées-Orientales, France	8	V
C. haemorrhoidalis occasi	C.hocc-2	Flaviac, Ardèche, France	5	W
C. haemorrhoidalis asturica	C.hast-1	Gijon, Asturies, Espagne	8	X

Nous avons utilisé la technique de l'électrophorèse verticale sur gel d'amidon (voir Graf, 1982). Les tampons servant à la préparation des gels et des électrodes sont indiqués au tableau 3. Les méthodes de détection des enzymes retenues pour cette étude sont les suivantes:

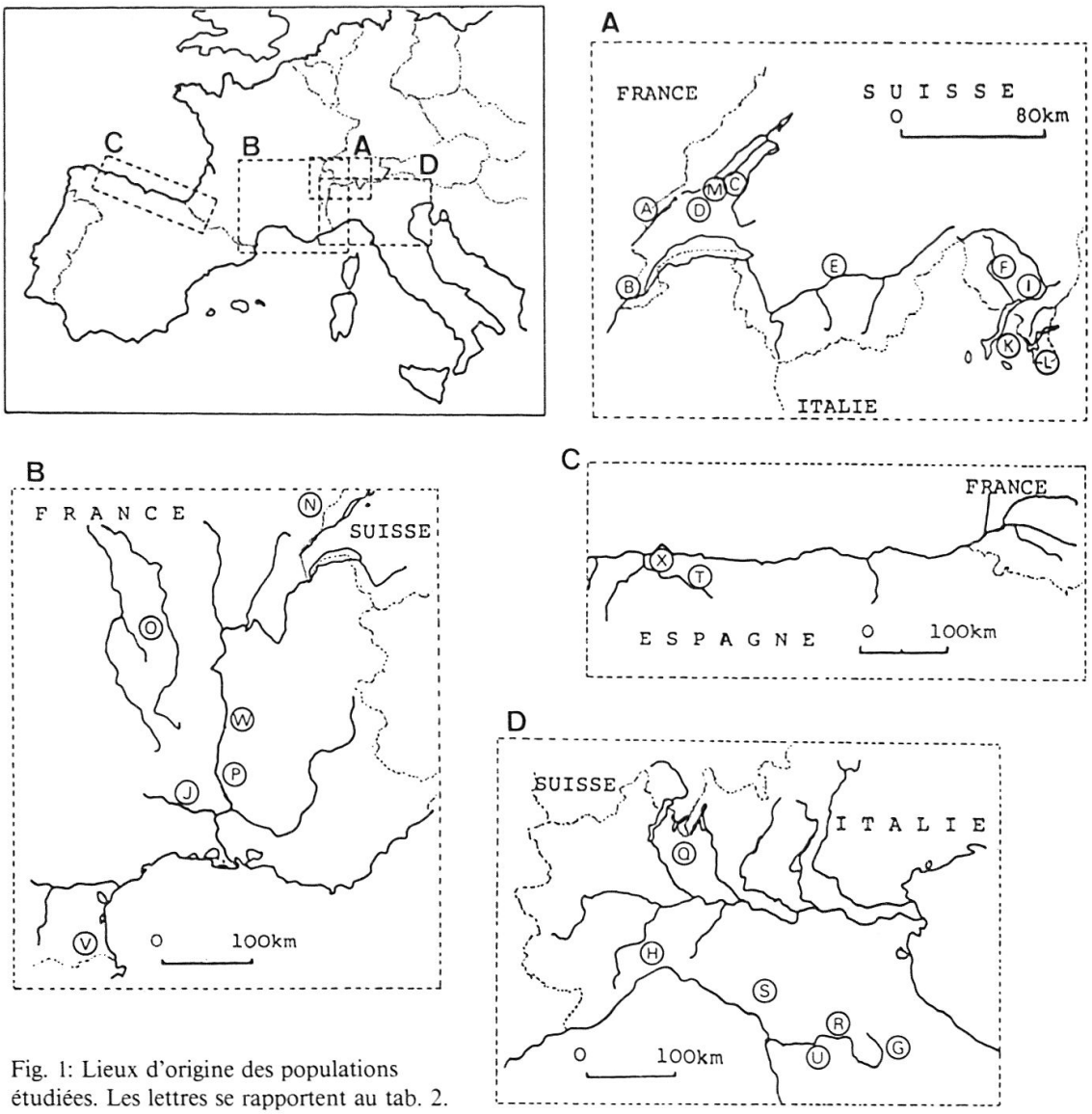

Fig. 1: Lieux d'origine des populations étudiées. Les lettres se rapportent au tab. 2.

Aspartate aminotransférase (AAT: 2 loci)
Système: I. Coloration: incubation du gel pendant 30 minutes (température ambiante) dans 50 ml de solution AAT. Solution AAT: 2,3 g acide aspartique, 1.3 g α-cétoglutarate, 6.0 g Tris dilué dans 500 ml H_20.
Adénosine désaminase (ADA: 1 locus)
Système: II. Coloration: selon Harris & Hopkinson (1976).
Aconitase (ACON: 2 loci)
Système: III. Coloration: 75 mg d'acide cis-aconitique dilués dans 50 ml de tampon Tris 0.4 M (pH 8.0) (rétablir le pH à 8.0 par NaOH), 75 mg $MgCl_2$, 5 mg NADP, 1.5 mg PMS, 6 mg MTT, 2 UI isocitrate-déshydrogénase.
Arginine phosphokinase (APK: 1 locus) + Arginine kinase (AK: 1 locus)
Système I. Coloration: méthode identique à celle décrite par Graf & Meylan (1980) avec l'adjonction de 10 mg d'Arginine phosphate.
Estérases (EST: 3 loci)
Système: IV. Coloration: 10 ml $Na_2HPO_4/NaH_2PO_40.1$ M (pH 7.4), 40 ml H_2O, 1.2 ml α-naphtyl-acétate (2% dans acétone), 25 mg Fast Blue RR salt.

Tab. 3: Solutions tampons des gels et des électrodes, tensions électriques utilisées.

SYSTEME	DENOMINATION ET REFERENCES	TENSION ET DUREE
I	Tris-citrate(Ayala et al., 1972)	5 V/cm, 15h.
II	Amine-citrate(Clayton et Tretiak, 1972)	5 V/cm, 15h.
III	Phosphate(Selander et al., 1971)	4 V/cm, 15h.
IV	Hydroxide de Lithium(Selander et al., 1971)	5 V/cm, 15h.
V	Poulik(Selander et al., 1971)	12 V/cm, 7h.

Hexokinase (HK: 1 locus)
Système I et IV. Coloration: selon Harris & Hopkinson (1976).
Isocitrate déshydrogénase (IDH: 1 locus)
Système II. Coloration: 50 ml de tampon Tris 0.05 M (pH 8.5), 75 mg DL-isocitrate (sel trisodique), 10 mg NADP, 24 mg $MgSO_4$, 3 mg PMS, 15 mg NBT.
Indophénol oxydase (IPO: 2 loci)
Système V. Coloration: selon Scholl *et al.* (1978).
Leucine aminopeptidase (LAP: 2 loci)
Système: III. Coloration: 50 ml Na_2HPO_4/NaH_2PO_4 0.1 M (pH 7.4), 1 g NaCL, 20 mg $MgCl_2$, 10 mg L-leucyl-β-naphtyl-amide, 20 mg Fast Black K.
Malate déshydrogénase (MDH: 1 locus)
Système II. Coloration: 50 ml Tris 0.1 M (pH 8.0), 60 mg acide malique (rétablir le pH à 8.0 par NaOH), 50 mg NAD, 4 mg PMS, 16 mg MTT.
Mannose phosphate isomérase (MPI: 1 locus)
Système I. Coloration: selon Harris & Hopkinson (1976).
Phosphatase acide (PA: 1 locus)
Système: IV et V. Coloration: selon Shaw & Prasad (1970).
Phosphoglucomutase (PGM: 1 locus)
Système I. Coloration: selon Graf & Meylan (1980).

Les différents électromorphes d'un même isozyme ont reçu une quotation en fonction de leur vitesse relative de migration électrophorétique par rapport à une migration témoin. Cette dernière a été choisie suivant les isozymes de *C. splendens splendens,* à qui nous avons donné arbitrairement les valeurs +100 (migration anodique) et -100 (migration cathodique).

Les fréquences alléliques, calculées pour chaque locus et chaque population, permettent d'estimer les Distances génétiques standards (D) selon la formule de Nei (1978) utilisée pour de petits échantillons.

L'hétérozygotie théorique (Hn) est établie selon la relation de Hardy-Weinberg (Nei, 1978).

Les Distances génétiques obtenues sont illustrées par un dendrogramme construit selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques) de Sneath & Sokal (1973). Dans le but d'estimer la distorsion entre une représentation graphique et la matrice D originale, un Coefficient de Corrélation Cophénétique (CCC) est calculé. Ce paramètre correspond à un coefficient de Pearson calculé entre les Distances originales D et les valeurs transformées par la méthode de groupement utilisée. L'image du dendrogramme est d'autant plus fidèle de D que le CCC sera proche de l'unité.

Tab. 4: Fréquences alléliques pour les 20 loci dans les 26 populations étudiées.

Population :		C. vivi -1	C. vivi -2	C. vivi -4	C. vivi -3	C. vime -6	C. vime -4	C. vime -2	C. vime -1	C. vime -3	C. vime -5	C. vipa -1	C. vipa -2	C. sspl -1	C. sspl -3	C. sspl -2	C. sspl -4	C.s hybr	C. scap -1	C. scap -2	C. xan -2	C. xan -1	C. hhae -1	C. hhae -2	C. hocc -1	C. hocc -2	C. hast -1
Effectif :		8	2	2	3	6	8	4	7	6	5	8	5	20	9	10	5	16	10	9	5	6	7	6	8	5	8
locus	allèle																										
Aat-1	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.28	1.0	1.0	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	+140	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.72	---	---	1.0	1.0	---	---	---	---	---
Aat-2	-100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Ada-1	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---
	+108	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Acon-1	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.97	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.94	1.0	1.0	---	---	---	---	---
	+121	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+130	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.03	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	---	---	---
	+140	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Acon-2	-53	---	---	---	---	---	---	---	.14	---	.10	---	---	.03	---	.05	---	---	---	.22	---	---	.36	---	---	---	---
	-100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.86	1.0	.90	1.0	1.0	.97	1.0	.95	1.0	1.0	1.0	.78	1.0	1.0	.64	1.0	1.0	1.0	1.0
Ak-1	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.86	.92	.90	1.0	.90	1.0	1.0	1.0	1.0	.91	1.0	1.0	1.0	.92	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	+110	---	---	---	---	---	---	---	.14	.08	.10	---	.10	---	---	---	---	.09	---	---	---	.08	---	---	---	---	---
Apk-1	+85	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	.10	---	---	---	---	---	---	.03	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.88	1.0	.64	.83	.90	1.0	.60	.95	1.0	1.0	.80	.94	1.0	1.0	.90	.92	.86	1.0	1.0	.80	1.0
	+114	---	---	---	---	---	.06	---	---	.17	---	---	.40	---	---	---	---	.03	---	---	---	---	---	---	---	.20	---
	+116	---	---	---	---	---	---	---	.36	---	---	---	---	.05	---	---	.20	---	---	---	.10	.08	.14	---	---	---	---
Est-1	+93	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.41	---	---	1.0	.83	---	---	---	---	---
	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.97	1.0	1.0	.90	.59	1.0	.94	---	.17	---	---	---	---	---
	+107	.94	.75	1.0	.83	1.0	.88	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.90	---	---	---	.10	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	.80	1.0
	+110	.06	.25	---	.17	---	.12	---	---	---	---	---	.10	.03	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	---	.20	---
Est-2	+85	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.03	---	---	---	.50	---	---	---	---	---
	+91	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.47	---	---	1.0	.50	---	---	---	---	---
	+95	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.20	---	---	---	.13	.35	.11	---	---	---	---	---	---	---
	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.80	1.0	1.0	1.0	.37	.65	.89	---	---	---	---	---	---	---
	+103	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Est-3	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Hk-1	+91	.06	---	---	.17	---	.25	---	---	---	.10	.06	.10	.03	---	---	.20	.22	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+100	.94	1.0	1.0	.83	1.0	.75	1.0	1.0	1.0	.90	.94	.90	.72	1.0	1.0	.70	.56	1.0	.89	.60	.92	1.0	1.0	1.0	1.0	.81
	+108	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.25	---	---	.10	.22	---	.11	.40	.08	---	---	---	---	.19
Idh-1	-65	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	-80	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.19	---	---
	-85	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	-100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.03	---	---	---	.44	---	---	---	---	.14	---	---	---	.25
	-110	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.89	1.0	1.0	.70	.56	---	---	1.0	.67	---	---	---	---	---
	-114	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.30	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	-128	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.25	.89	---	.33	---	.17	.81	.40	---
	-136	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.86	.83	---	.60	.25
	-141	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.08	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	-166	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.75	.11	---	---	---	---	---	---	---

Tab. 4: suite.

Population :		C. vivi -1	C. vivi -2	C. vivi -4	C. vivi -3	C. vime -6	C. vime -4	C. vime -2	C. vime -1	C. vime -3	C. vime -5	C. vipa -1	C. vipa -2	C. sspl -1	C. sspl -3	C. sspl -2	C. sspl -4	C.s hybr	C. scap -1	C. scap -2	C. xan -1	C. xan -1	C. hhae -1	C. hhae -2	C. hocc -1	C. hocc -2	C. hast -1
Effectif :		8	2	2	3	6	8	4	7	6	5	8	5	20	9	10	5	16	10	9	5	6	7	6	8	5	8
Ipo-1	+60	.69	1.0	.75	1.0	.83	.94	1.0	.93	1.0	.90	.87	.90	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	.94	.80	.94
	+70	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.28	.17	.15	.40	.19	.65	.72	---	---	---	---	---	---	---
	+84	.31	---	.25	---	.17	.06	---	.07	---	.10	.13	.10	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	.20	.06
	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.72	.83	.85	.60	.81	.35	.28	1.0	1.0	---	---	---	---	---
Ipo-2	+55	---	---	---	---	---	---	---	.07	---	---	---	---	---	---	---	---	.04	---	.06	---	.08	---	---	---	---	---
	+100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.93	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.96	1.0	.94	1.0	.92	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Lap-1	+63	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+70	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	.20	---	.06	.05	.17	---	.08	---	---	---	.30	---
	+75	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.07	---	.58	---	---
	+86	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.93	---	.12	.70	1.0
	+94	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	.30	---	---
	+95	1.0	.50	1.0	1.0	1.0	.75	1.0	1.0	1.0	1.0	.94	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	.94	.80	1.0	.72	.85	.83	.10	.92	---	---	---	---	---
	+106	---	.50	---	---	---	.19	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.22	---	---	.90	---	---	---	---	---	---
	+110	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.10	---	---	---	---	---	---	---	---
Lap-2	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---
	+105	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	+110	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Mdh-1	+68	---	---	---	---	.17	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+76	---	---	---	---	---	---	.13	.07	.08	.10	.06	---	.18	.17	.05	.10	.16	.10	.06	.10	---	---	---	.19	.10	---
	+98	1.0	1.0	1.0	1.0	.83	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+100	---	---	---	---	---	1.0	.87	.93	.92	.90	.94	1.0	.82	.83	.95	.90	.84	.85	.94	.90	1.0	1.0	1.0	.81	.90	1.0
	+155	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.05	---	---	---	---	---	---	---	---
Mpi-1	+77	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+91	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	.70	.31
	+100	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.97	.83	.95	1.0	.91	.90	.83	.70	.92	---	---	---	---	---
	+114	.50	.50	.50	.17	.92	1.0	1.0	.79	1.0	1.0	1.0	.20	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	1.0	.94	.30	.69
	+123	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.03	.17	.05	---	.03	.10	.17	.30	.08	---	---	---	---	---
	+135	.50	.50	.50	.83	.08	---	---	.21	---	---	---	.80	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Pa-1	+90	.69	1.0	1.0	.50	1.0	.94	1.0	.93	1.0	1.0	.81	.70	.05	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+94	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.93	1.0	.31	1.0	.94
	+97	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	+100	.31	---	---	.50	---	.06	---	.07	---	---	.19	.30	.92	1.0	1.0	.80	.53	.80	.94	---	.92	---	---	---	---	---
	+104	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.07	---	.69	---	.06
	+108	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.03	---	---	.20	.41	.20	.06	1.0	.08	---	---	---	---	---
Pgm-1	+84	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.06	.11	---	---	.09	---	---	.10	---	---	---	---	---	---
	+88	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.85	.33	---	---	---	---	---	---	---
	+100	.31	---	---	.17	.17	.19	---	---	.08	.10	.25	---	.84	.83	.80	.80	.69	---	---	.80	.83	.58	.83	.06	.50	.13
	+104	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.15	.67	---	---	---	---	---	---	---
	+114	.69	1.0	.75	.83	.75	.81	.87	.93	.67	.80	.75	1.0	.10	.06	.20	.20	.22	---	---	.10	.17	.21	.17	.88	.50	.74
	+135	---	---	.25	---	.08	---	.13	.07	.25	.10	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	.21	---	.06	---	.13

Les fréquences alléliques observées dans les 26 populations sont présentées au tableau 4. Sur les 20 loci étudiés, seuls Aat-2 et Est-3 révèlent un seul et même électromorphe dans tous les échantillons. Les loci Acon-1, Lap-1, Lap-2, Est-2 et Ipo-1 permettent de distinger *C. splendens* et *C. xanthostoma* des autres espèces. Le locus Ada-1 identifie *C. haemorrhoidalis* des autres espèces, alors que Aat-1 sépare *C. splendens* de *C. xanthostoma.*

La variabilité génétique à l'intérieur des populations est exprimée par l'hétérozygotie. Les valeurs des hétérozygoties observée (Ho) et théorique (Hn) sont données au tableau 5. D'une manière générale, le taux de Ho (moyenne: 6.79% ±2.64) est inférieur à la valeur prédite par la relation de Hardy-Weinberg: Hn (moyenne: 9.89% ±5.01). Les écarts peuvent être relativement élevés, démontrant un réel déficit de phénotypes hétérozygotes. Seules deux populations ont une valeur de Ho supérieure à la valeur théorique: C. vime-5 et C. sspl-3. Nous n'avons pas mis en évidence de différences significatives dans les moyennes de Ho et de Hn entre chaque espèce (tabl. 6).

L'ensemble des fréquences alléliques (tabl. 4) a permis l'élaboration d'une matrice des Distances génétiques standards, qui représentent la dissimilarité génétique entre toutes les populations comparées par paires (tabl. 7). Un dendrogramme (fig. 2) illustre cette matrice. Le CCC vaut 0.973, ce qui indique une faible distorsion des données originales.

L'analyse de notre matériel fait apparaître trois groupes séparés par des degrés de différenciation élevés: Distance génétique moyenne (Dm) = 0.703 ± 0.140. Les deux premiers correspondent aux espèces *C. virgo* et *C. haemorrhoidalis* alors que le troisième réunit les espèces *C. splendens* et *C. xanthostoma,* relativement isolées des espèces précédentes. Ces deux dernières sont particulièrement proches: Dm = 0.265 ± 0.101. Ce niveau de différenciation est bien inférieur à ce qui est mesuré entre les autres espèces du genre.

Deux niveaux de différenciation génétique s'observent au sein de chaque espèce, le premier correspond aux Distances génétiques entre sous-espèces (Dm = 0.091 ± 0.053), alors que le deuxième, plus faible (Dm = 0.053 ± 0.044), sépare les populations de chaque sous-espèce. La distinction entre ces deux niveaux n'est pas claire. Selon la définition de Dobzhansky *et al.* (1977, voir introduction), il y aurait une réduction discernable du flux génétique entre des populations de sous-espèces différentes, de sorte que le degré de différenciation entre sous-espèces devrait être significativement plus élevé que celui entre populations. Nous avons testé cette différence pour chaque sous-espèce par un test de Student-Fisher t (tabl. 8). Ainsi, le niveau de différenciation entre sous-espèces n'est significativement différent du niveau entre populations que pour l'espèce *C. splendens* et les sous-espèces *C. virgo virgo* et *C. virgo meridionalis.*

Nous n'avons pas mis en évidence de loci propres à chaque sous-espèce de *C. virgo.* L'analyse du dendrogramme montre deux groupes de populations séparés par une Distance génétique moyenne de 0.126 ± 0.040. Le premier réunit les populations de *C. v. virgo* et de *C. v. meridionalis* du Nord des Alpes, alors que le deuxième regroupe les populations de *C. v. meridionalis* et de *C. v. padana* du Sud des Alpes. Le flux génétique semble être réduit puisque le groupe du Nord des Alpes est caractérisé par les électromorphes Mdh-1/-68,-98, Idh-1/-65 contre Mdh-1/-76,-100 et Idh-1/-85 pour le groupe du Sud des Alpes.

A l'examen de la figure 2, on remarque un mélange des populations des trois sous-espèces de *C. haemorrhoidalis.* Nous n'avons en effet pas mis en évidence de loci

Tab. 5: Taux d'hétérozygoties observée (Ho) et théorique (Hn) dans les 26 populations analysées.

Population :	C. vivi -1	C. vivi -2	C. vivi -4	C. vivi -3	C. vime -6	C. vime -4	C. vime -2	C. vime -1	C. vime -3	C. vime -5	C. vipa -1	C. vipa -2	C. sspl -1	C. sspl -3	C. sspl -2	C. sspl -4	C.s hybr	C. scap -1	C. scap -2	C. xan -2	C. xan -1	C. hhae -1	C. hhae -2	C. hocc -1	C. hocc -2	C. hast -1
Effectif :	8	2	2	3	6	8	4	7	6	5	8	5	20	9	10	5	16	10	9	5	6	7	6	8	5	8
Ho (%)	8.8	2.5	5.0	8.3	5.0	7.5	2.5	7.9	3.3	8.0	5.0	7.0	9.3	7.2	6.0	8.0	11.5	8.5	12.8	6.0	6.7	8.6	1.7	7.5	4.0	7.5
Hn (%)	10.7	9.2	8.3	9.8	6.1	9.2	2.6	10.4	5.8	7.9	6.7	10.8	12.3	6.2	6.6	15.1	26.5	13.5	15.4	9.9	13.8	9.6	3.1	10.9	16.4	9.4
Nbre d'hétérozygotes	14	1	2	5	6	12	2	11	4	8	8	7	37	13	3	8	38	17	23	6	8	12	2	12	4	12

Tab. 6: Moyennes des taux d'hétérozygoties observée (Ho) et théorique (Hn) chez les espèces du genre *Calopteryx*.

Espèce :	C. virgo	C. haemorrhoidalis	C. xanthostoma	C. splendens
Ho (%)	5.95 ± 3.54	6.13 ± 3.87	6.35 ± 0.35	8.21 ± 2.49
Hn (%)	8.42 ± 3.38	9.17 ± 4.26	11.85 ± 1.95	12.11 ± 4.36

	C.vivi -1	C.vivi -2	C.vivi -4	C.vivi -3	C.vime -6	C.vime -4	C.vime -2	C.vime -1	C.vime -3	C.vime -5	C.vipa -1	C.vipa -2	C.sspl -1	C.sspl -3	C.sspl -2	C.sspl -4
C.vivi-2	.016															
C.vivi-4	.000	.000														
C.vivi-3	.003	.016	.009													
C.vime-6	.012	.017	.000	.040												
C.vime-4	.195	.170	.186	.213	.164											
C.vime-2	.131	.124	.110	.155	.094	.053										
C.vime-1	.077	.074	.060	.093	.064	.119	.051									
C.vime-3	.137	.135	.115	.164	.099	.054	.000	.054								
C.vime-5	.131	.131	.112	.160	.096	.049	.000	.049	.000							
C.vipa-1	.125	.135	.118	.152	.099	.050	.002	.059	.003	.000						
C.vipa-2	.133	.137	.126	.117	.150	.090	.044	.079	.042	.041	.042					
C.sspl-1	.649	.708	.716	.660	.712	.542	.664	.772	.665	.664	.605	.641				
C.sspl-3	.648	.709	.716	.660	.712	.551	.666	.775	.666	.670	.607	.644	.005			
C.sspl-2	.647	.702	.712	.652	.709	.537	.652	.767	.654	.655	.595	.624	.008	.000		
C.sspl-4	.638	.694	.701	.643	.698	.530	.642	.745	.642	.640	.584	.610	.000	.007	.008	
C.s.hybr	.686	.717	.742	.691	.739	.574	.678	.807	.682	.677	.625	.658	.074	.088	.087	.071
C.scap-1	.649	.680	.682	.649	.695	.532	.633	.746	.638	.644	.596	.616	.098	.107	.109	.086
C.scap-2	.675	.710	.716	.670	.728	.551	.655	.773	.660	.661	.614	.631	.101	.107	.106	.086
C.xant-2	.835	.810	.875	.862	.870	.750	.804	.949	.806	.807	.759	.810	.298	.307	.303	.298
C.xant-1	.750	.813	.823	.758	.817	.693	.745	.881	.745	.748	.681	.715	.146	.150	.147	.155
C.hhae-1	.501	.503	.508	.533	.470	.466	.400	.500	.395	.400	.381	.476	.739	.734	.723	.716
C.hhae-2	.486	.497	.505	.521	.462	.458	.401	.512	.397	.404	.374	.475	.698	.691	.687	.679
C.hocc-1	.427	.402	.421	.444	.395	.405	.331	.420	.343	.343	.327	.394	.735	.728	.714	.708
C.hocc-2	.473	.469	.485	.486	.474	.464	.414	.507	.414	.420	.394	.424	.679	.671	.658	.656
C.hast-1	.468	.449	.464	.480	.445	.439	.371	.474	.379	.381	.362	.417	.734	.738	.722	.709

	C.s. hybr.	C.scap -1	C.scap -2	C.xant -2	C.xant -1	C.hhae -1	C.hhae -2	C.hocc -1	C.hocc -2
C.scap-1	.159								
C.scap-2	.176	.042							
C.xant-2	.096	.423	.458						
C.xant-1	.046	.245	.246	.117					
C.hhae-1	.776	.751	.757	.890	.827				
C.hhae-2	.734	.727	.751	.839	.778	.058			
C.hocc-1	.756	.701	.728	.887	.824	.121	.111		
C.hocc-2	.709	.683	.703	.827	.762	.045	.077	.099	
C.hast-1	.740	.715	.735	.874	.824	.024	.084	.098	.022

Tab. 7: Matrice des Distances génétiques standards calculées selon la formule de Nei (1978).

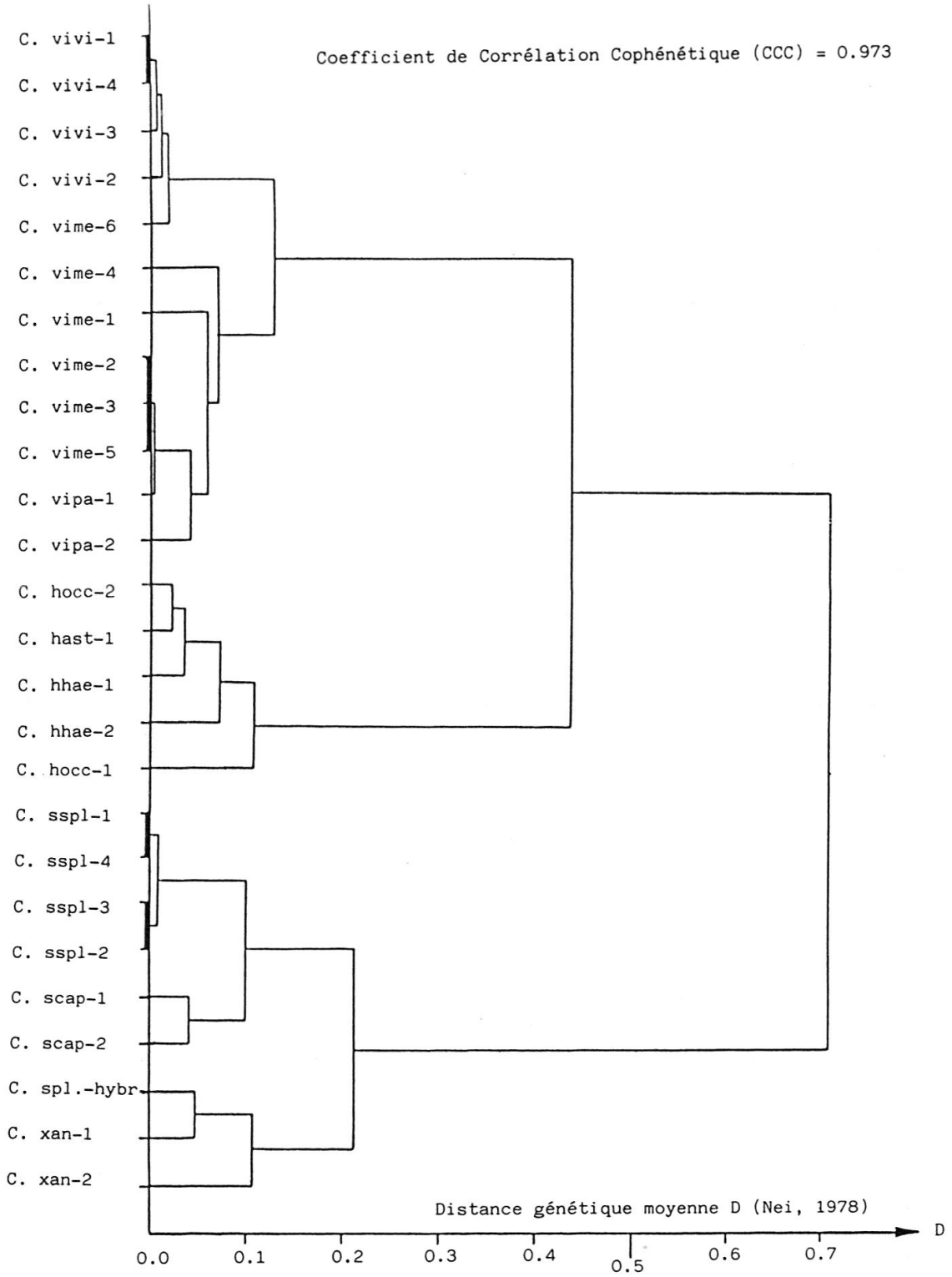

Fig. 2: Dendrogramme dérivé de la matrice des Distances génétiques standards (tableau 7) construit selon la méthode UPGMA.

Tab. 8: Comparaisons des niveaux de différenciation génétique entre populations et entre sous-espèces. NS = non significatif: U ≠ U; * = significatif: U = U'.

Espèces	Distances interpopulations	Distances inter-sous-espèces	test $p < 0.05$
C. virgo	C.v. virgo + C. v. meridionalis : $\bar{D} = 0.027 \pm 0.036$	C.v. virgo/C.v. meridionalis : $\bar{D} = 0.126 \pm 0.040$	NS
	C. virgo padana : $\bar{D} = 0.042$	C.v. meridionalis/C.v. padana : $\bar{D} = 0.041 \pm 0.030$	*
C. splendens	toutes les comparaisons montrent des différences significatives entre ces deux "types" de distances.		
C. haemorrhoidalis	C. haem. haemorrhoidalis + C.haem. occasi: $\bar{D} = 0.079 \pm 0.020$	C. haem. haemorrhoidalis/C.h. occasi/C.haem. asturica : $\bar{D} = 0.060 \pm 0.038$	*

propres à chacune des sous-espèces, ce qui est synonyme d'un flux génétique continu entre ces populations. De plus les Distances génétiques moyennes entre populations et entre sous-espèces ne sont pas significativement différentes (tabl. 8).

Chaque sous-espèce de *C. splendens* est caractérisée par des allèles propres dont Idh-1/-100,-110,-114, Pgm-1/+100,+114 pour *C. s. splendens* et Idh-1/-128,-166,Pgm -1/+88,+104 pour *C. s. capraï.*

C. xanthostoma présente une relation phylétique étroite avec *C. splendens:* Dm = 0.265 ± 0.101. *C. xanthostoma* est néanmoins caractérisé par des loci tels que Aat-1/ +140, Est-1/+93, Est-2/+85,+91 (tabl. 4).

Lors de notre échantillonnage, nous avons trouvé une population où volaient en sympatrie *C. splendens* et *C. xanthostoma.* Ormis ces deux morphotypes étaient également présents des spécimens montrant des intermédiaires de coloration alaire. Cette population est dénommée *C. spl. hybride* (tabl. 2, fig. 2). Par l'analyse électrophorétique, cette population se révèle hybride du point de vue biochimique puisqu'elle est caractérisée par des électromorphes propres à chaque espèce: Aat-1/+100,+140, Est-1/ +93,+100, Est-2/+85,+91,+95,+100, Lap-1/+100,+106 (tabl. 4). Cette hybridation s'exprime par un nombre élevé d'hétérozygotes pour ces loci, dont certains n'ont été observés que dans cette population: Aat-1/+100/+140. Ce polymorphisme génétique se manifeste par des valeurs d'hétérozygotie observée et théorique (Ho = 11.9%, Hn = 26.5%) très supérieures aux moyennes respectives (tabl. 5).

DISCUSSION

L'hétérozygotie moyenne observée dans le genre *Calopteryx* (6.8% ± 2.6) est inférieure à la valeur moyenne donnée par Berkelhammer (1983) pour 23 espèces d'insectes (13.1% ± 2.0). Les valeurs moyennes des hétérozygoties observées varient énormément d'une espèce à l'autre et d'une population à l'autre: 2.5 à 12.8% (tabl. 5,6). Il se peut qu'une telle étendue soit due aux dimensions réduites et variables de nos échantillons (7.2 ± 3.9 spécimens/échantillon). Il va de soi que dans des échantillons de taille réduite, la probabilité de trouver des phénotypes hétérozygotes ou de mettre en évidence des allèles rares diminue. C'est peut-être ce même élément qui pourrait justifier les écarts entre les valeurs d'hétérozygoties observées et théoriques.

Le niveau de différenciation génétique entre les populations est faible et extrêmement variable d'une espèce à l'autre: Dm = 0.053 ± 0.044 (tabl. 7). Il est compara-

ble à ce qui est mesuré dans d'autres taxa (tabl. 9). Cette variation peut être admise comme un «bruit de fond». Elle serait due à plusieurs facteurs dont les dimensions des échantillons comparés et la qualité de la barrière géographique qui les sépare. Néan-

Tab. 9: Comparaisons avec la littérature des Distances génétiques moyennes pour différents niveaux taxonomiques.

NIVEAU TAXONOMIQUE TAXA	$\bar{D}$	REFERENCES
- entre populations :		
Limulus polyphemus	0.010	Ayala, 1975
Drosophila willistoni group	0.031 ± 0.007	Ayala et al., 1974
Drosophila equinoxialis group	0.022 ± 0.005	Ayala et al., 1974
Drosophila mojavensis	0.001	Zouros, 1974
Erebia euryale	0.043	Geiger et al., 1974
Calopteryx	0.053 ± 0.044	Présent travail
- entre sous-espèces :		
Drosophila willistoni group	0.230 ± 0.016	Ayala et al., 1974
Drosophila mojavensis	0.126	Zouros, 1974
Drosophila equinoxialis	0.255 ± 0.008	Ayala et al., 1974
Erebia moelans	0.128	Geiger et al., 1982
Calopteryx virgo	0.099 ± 0.041	Présent travail
Calopteryx haemorrhoidalis	0.074 ± 0.033	Présent travail
Calopteryx splendens	0.099 ± 0.009	Présent travail
- entre semi-espèces :		
Drosophila willistoni group	0.266 ± 0.033	Ayala et al., 1974
Calopteryx splendens (splendens + capraï / xanthostoma)	0.265 ± 0.101	Présent travail
- entre espèces :		
Asterias	0.397	Ayala, 1975
Actinia	0.496	Ayre, 1984
Drosophila willistoni group	1.056 ± 0.068	Ayala et al., 1974
Erebia	0.560	Geiger et al., 1982
Penaeus	0.430 ± 0.008	Mulley et al., 1980
Chironomus	0.270 ± 0.110	Wülker et al., 1981
Calopteryx	0.628 ± 0.137	Présent travail

moins, dans notre étude, ces distances génétiques ne montrent pas de valeurs corrélables avec un éloignement géographique. Il semble en effet que le flux génétique soit maintenu sans restriction détectable entre des régions où n'existent pas d'importantes barrières topographiques.

Il y aurait nécessité de barrières plus accentuées pour l'apparition d'un premier processus de spéciation aboutissant à la formation de sous-espèces. Un tel processus est lié à une réduction du flux génétique entre les groupes de populations. Ce phénomène a été mis en évidence significativement qu'entre *C. splendens splendens* et *C. s. capraï.*

Nous n'avons pas isolé des groupes de populations correspondant à chaque sous-espèce de *C. virgo,* mais deux ensembles de populations d'origine géographique distincte. Cette situation pose le problème du statut des sous-espèces de *C. virgo* qui sont définies du point de vue morphologique mais non biochimique.

Il en va de même pour *C. haemorrhoidalis* où aucun locus particulier ne caractérise les sous-espèces. Les trois sous-espèces présentent une unité phylétique synonyme d'échanges génétiques entre les différents groupes de populations.

Par cette étude, il n'est pas possible de résoudre le problème des statuts taxonomiques de ces deux espèces. Une des causes possibles serait un échantillonnage réduit de loci ne mettant pas en évidence d'allèles fixés à chaque taxon. Seules des analyses complémentaires permettraient d'y répondre.

Le niveau de différenciation séparant *C. xanthostoma* de *C. splendens* a une valeur intermédiaire de ce qui est calculé entre sous-espèces et espèces: Dm = 0.265 ± 0.101 (tabl. 7, fig. 2). Celui-ci, relativement élevé, ne garantit néanmoins pas une isolation reproductive totale puisqu'une population hybride existe entre les deux espèces: *C. spl. hybride* (tabl. 2).

Dès lors se pose le problème de la validité du statut spécifique de *C. xanthostoma* tel qu'il a été défini par Dumont (1972). Un tel niveau de différenciation génétique intermédiaire se rencontre chez d'autres insectes dont le genre *Drosophila* (Ayala *et al.,* 1974). Cet auteur le nomme semi-espèce et définit ce concept de la manière suivante: sous-espèce n'ayant pas achevé son processus de spéciation, ou encore: niveau intermédiaire entre la sous-espèce et l'espèce. Le degré de différenciation génétique de *C. xanthostoma* correspond donc à cette définition (tabl. 9).

Le genre *Calopteryx* présente pour l'Europe occidentale quatre stades successifs de divergence évolutive comparables à ce qui est mesuré dans d'autres taxa (tabl.9):

- le premier, celui des populations locales d'un même taxon, présente une différenciation génétique faible et variable;
- le deuxième correspond à des groupes de populations qui, du fait d'un isolement géographique durable, présentent une réduction sensible du flux génétique entre eux. C'est le stade de la sous-espèce mis en évidence entre *C. splendens splendens* et *C. s. capraï;*
- le troisième est caractérisé par une différenciation génétique importante mais dont l'isolement reproductif est incomplet. C'est le stade de la semi-espèce: *C. xanthostoma,* semi-espèce de *C. splendens;*
- le quatrième correspond à une spéciation achevée avec un isolement reproductif complet. C'est le stade de l'espèce: *C. virgo, C. splendens, C. haemorrhoidalis.*

Cette approche biochimique laisse de nombreuses questions en suspens et n'apporte pas de solutions satisfaisantes pour les sous-espèces de *C. virgo* et de *C. haemorrhoidalis.* Seule une approche complémentaire basée sur la morphologie permettra de la compléter.

REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis de remercier ici toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide lors de la réalisation de ce travail:
MM. les Professeurs P. Goeldlin et P. Vogel qui ont accepté de diriger cette étude, pendant laquelle leurs conseils et critiques m'ont été précieux.
MM. Drs. H.J. Geiger (Berne) et F. Catzeflis (Lausanne) pour leurs conseils dans la partie électrophorétique.
MM. Drs. A.-J. Francez (Clermont-Ferrand), Ch. Degrange (Grenoble), A.G.B. Thomas (Toulouse), F.J. Ocharan (Oviedo), P.A. Galletti (Milano), F. Terzani (Firenze) dont les indications m'ont été fort utiles dans la planification de mes déplacements.

Mlle. S. Rothenberger ainsi que MM. T. Maddalena, M. Sartori et Dr. D. Cherix pour leur aide qu'ils m'ont apportées sur le terrain.

RESUME

Dans le cadre d'une révision systématique du genre *Calopteryx* Leach pour l'Europe occidentale, cette étude propose une approche biochimique du problème. La méthode d'analyse au moyen d'electrophorèses verticales sur gel d'amidon offre de nouvelles possibilités de recherche dans la taxonomie des Odonates. Elle permet de déterminer les niveaux taxonomiques de chaque espèce et sous-espèce. Au cours de cette étude, nous avons étudié la variation biochimique codée par 20 loci au sein de 26 populations (187 spécimens) appartenant à toutes les «formes» du genre *Calopteryx* actuellement décrites. La différenciation génétique est exprimée par une matrice des Distances génétiques standards D (Nei, 1978) illustrée par un dendrogramme. Sur la base de ces résultats, nous considérons différents stades dans la spéciation tels que: – trois espèces bien définies dont l'isolement reproductif est total: *C. virgo, C. splendens, C. haemorrhoidalis;* – une «forme» dont la différenciation est élevée mais dont l'isolement reproductif n'est pas achevé = semi-espèce: *C. xanthostoma* semi-espèce de *C. splendens;* – ainsi que des sous-espèces mises clairement en évidence par cette méthode que chez *C. splendens: C. splendens splendens* et *C. s. capraï.*

BIBLIOGRAPHIE

Ayala, F. J. 1975. *Genetic differenciation during speciation process.* Evol. Biol. *8:* 1–78.

Ayala, F. J., M. L. Tracey, D. Hedgecock & R.C. Richmond. 1974. *Genetic differenciation during the speciation process in Drosophila.* Evolution *28:* 576–592.

Ayre, D. J. 1984. *The effects of sexual and asexual reproduction on geographic variation in the sea anemone Actinia tenebrosa.* Oecologia (Berlin) *62:* 222–229.

Berkelhamer, R. 1983. *Intraspecific genetic variation and haplodiploidy, eusociality, and polygyny in the Hymenoptera.* Evolution *37:* 540–545.

Brewer, G. J. 1970. *An introduction to isozymes techniques.* Academic Press, New York, 186 pp.

Clayton, J.W. & D.N. Tretiak. 1972. *Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis.* J. Fisheries Res. Board Can. *29:* 1169–1172.

Conci, C. & C. Nielsen. 1956. *Fauna d'Italia, Odonata,* Bologna, Calderini.

Dobzhansky, T., F.J. Ayala, G.L. Stebbins & J.W. Valentine. 1977. *Evolution.* Freeman, San Francisco.

Dumont, H.J. 1972. *The taxonomic status of Calopteryx xanthostoma (Charpentier, 1825)(Zygoptera, Calopterygidae).* Odonatologica *1:* 21–29.

Geiger, H. & L. Rezbanayai. 1982. *Enzymelektrophoretische Untersuchungen über die Verwandtschaftsbeziehungen bei Erebia, mit besonderer Berücksichtigung der Taxa euryale isarica Rühl und adyte Hübner (Lep.: Satyridae).* Entomol. Z. *92:* 49–63.

Graf, J.D. 1982. *Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia).* Revue suisse zool. *89:* 749–787.

Graf, J.D. & A. Meylan. 1980. *Polymorphisme chromosomique et biochimique chez Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia).* Z. Säugetiere. *45:* 133–148.

Harris, H.& D. A. Hopkinson. 1976. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics.* North Holland, Amsterdam.

Hubby, J.L. & L.H. Trochmorton. 1965. *Protein differences in Drosophila II. Comparative species genetics and evolutionary problems.* Genetics *52:* 203–215.

Kiauta, B. 1967. *Meiotic chromosome behaviour in the male damselfly Calopteryx virgo (Linnaeus) with a discussion on the value of chromosome numbers and karyotype morphology in Odonate systematics.* Deut. Ent. Zeitsch. N.F., 14 III/IV: 339–348.

Kiauta, B. 1968 a. *Variation in size of the dragonfly m-chromosome with considerations on its significance for the chorogeography and taxonomy of the order Odonata, and notes on the validity of the Rule of Reinig.* Genetica *39:* 64–74.

KIAUTA, B. 1968 b. *Variation in size of the m-chromosome of the dragonfly Calopteryx virgo (L.) and its significance for chorogeography and taxonomy of the Calopteryx virgo superspecies.* Genen Phaenen *14:* 11–16.

KIAUTA, B. 1970. *An unusual case of precocious segregation and chromosome fragmentation in the primary spermatocytes of the damselfly Calopteryx virgo meridionalis SELYS, 1873, as evidence for a possible hybrid character of some populations of the Calopteryx-virgo-complex (Odonata, Zygoptera: Calopterygidae).* Genen Phaenen *14:* 32–40.

KIAUTA, B. 1971. *Studies on the germ cell chromosome cytology of some cytotaxonomically interresting or hitherto not studied Odonata from the autonomous region Friuli-Venezia Giuglia (Northern Italy).* Att. Mus. Civ. Sto. Nat. Trieste, XXVII, *2.* N. 3: 65–127.

KIAUTA, B. 1973. *Notes on a new or little kown dragonfly karyotypes. IV. Spermatocyte chromosomes of Calopteryx splendens splendens HARRIS (Zygoptera, Calopterygidae), Gomphus pulchellus SELYS and Libellula depressa LINNAEUS (Anisoptera, Gomphidae, Libellulidae) from Northern France.* Genen Phaenen *16:* 55–60.

LEWONTIN, R.C. & J.L. HUBBY. 1966. *A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura.* Genetics *54:* 595–609.

MULLEY, J.C. & B.D.H. LATTER. 1980. *Genetic variation and evolutionary relationships in the Drosophila obscura group.* Evolution *26:* 177–184.

NEI, M. 1978. *Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals.* Genetics *89:* 583–590.

SCHOLL, A., B. CORZILLIUS & W. VILLWOCK. 1978. *Beitrag zur Verwandtschaftsanalyse altweltlicher Zahnkarpfen der Tribus Aphaniini (Pisces, Cypriondontidae) mit Hilfe elektrophoretischer Untersuchungsmethoden.* Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. *16:* 116–132.

SELANDER, R.K., M.H.SMITH, S.Y.YANG, W.E. JOHNSON & J.B.GENTRY. 1971. *Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. I. Variation in the oldfield mouse (Peromyscus polionotus).* Studies in genetics VI. Univ. Texas Publ. *7103:* 49–90.

SHAW, R.C. & R. PRASAD. 1970. *Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes.* Biochem. Genet. *4:* 297–320.

SNEATH, P.H.A. & R.R.SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy.* Freeman, San Francisco.

WÜLKER, W., H.M. RYSER & A. SCHOLL. 1981. *Revision der Gattung Chironomus MEIGEN (Diptera).* Rev. Suisse Zool. *88:* 903–924.

ZOUROS, E. 1974. *Genic differenciation associated with the early stages of speciation in the mullery subgroup of Drosophila.* Evolution *27:* 601–621.

(reçu le 6 juin 1985)