

Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale : II. analyses morphologiques et synthèse

Autor(en): **Maibach, Alain**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **59 (1986)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **11.09.2019**

Persistenter Link: <http://doi.org/10.5169/seals-402233>

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.

Révision systématique du genre *Calopteryx* LEACH (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. II. Analyses morphologiques et synthèse

ALAIN MAIBACH¹

Musée zoologique; Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne.

Systematic review of the genus Calopteryx LEACH (Odonata, Zygoptera) for Western Europe. II. Morphological analysis and synthesis. – This study is part of a systematic review of West European species of the genus *Calopteryx* LEACH. It is mainly based on numerical analysis of the color distribution on male wings, and on morphometrical measurements. The aim of this study is to determine the variability limits within the actually known species and subspecies. Our results allow us to fix some morphotypes and to justify some taxa. In a second step a synthesis of biochemical and morphological data is presented. Therefore we propose a revised taxonomy of the genus *Calopteryx*. *Calopteryx virgo*: *C. virgo padana* and *C. virgo padana* form *Schmidti* are synonymous of *C. virgo virgo*; *Calopteryx haemorrhoidalis*: without subspecies; *Calopteryx splendens*: confirmation of the subspecies status for *C. splendens splendens* and *C. splendens caprai*; the species status of *C. xanthostoma* is changed into a semispecies of *C. splendens*: *C. splendens xanthostoma*.

Dans la première partie de notre travail (MAIBACH, 1985), nous avons analysé par électrophorèses toutes les espèces et sous-espèces du genre *Calopteryx* décrites à ce jour en Europe occidentale. Cette première étude nous a permis de redéfinir partiellement les niveaux taxonomiques de ces espèces.

Il faut remarquer que la famille des Calopterygidae a de tout temps posé de nombreux problèmes aux systématiciens de par la variabilité des formes. Néanmoins, c'est déjà à partir de la moitié du XIX^e siècle que paraissent les premières synthèses concernant le genre *Calopteryx* (SELYS LONGCHAMPS, 1840; SELYS LONGCHAMPS & HAGEN, 1850). Ces travaux sont complétés par la parution de la «Monographie des Caloptérygines» (SELYS LONGCHAMPS & HAGEN, 1854) dans laquelle toutes les espèces du genre *Calopteryx* d'Europe et du Monde sont décrites avec leurs synonymies. Au sein de chaque description, il est fait mention des races existantes sans leur attribuer de nom, hormis leur provenance. Par la suite d'autres auteurs ont remanié ces données de base pour l'Europe par la nomination ou la description de races géographiques (SELYS LONGCHAMPS, 1873); ou de sous-espèces (CAPRA, 1945; CONCI, 1952; CONCI & NIELSEN, 1956; OCHARAN, 1983), ou encore, par la modification de statut taxonomique (AGUESSE, 1957; DUMONT, 1972).

Les travaux de synthèse les plus récents (CONCI & NIELSEN, 1956; AGUESSE, 1968) ne permettent pas une détermination sûre des sous-espèces. De plus, ils n'indiquent que d'une manière partielle les variabilités. Dans le but de cerner de façon aussi précise que possible ces variations, nous avons entrepris une analyse

¹ Adresse actuelle: Musée zoologique, Pl. Riponne 6, C. P. 448, CH-1000 Lausanne 17.

morphologique fine: coloration des ailes des mâles, appendices anaux et pièces génitales des mâles, pronotum des femelles, pièces buccales, mesures morphométriques, comptages de cellules sur les ailes.

Pour certaines mesures (mesures morphométriques, comptages de cellules), nous avons utilisé en plus l'espèce *C. exul* (SELYS LONGCHAMPS, 1853) appartenant à l'aire zoogéographique étudiée dans ce travail (Europe de l'Ouest et Nord de l'Afrique). Sa répartition actuelle est le Nord de l'Afrique. Cette espèce n'a pas été prise en considération pour les autres approches, notamment biochimiques et numériques, car elle est aisément identifiable et ne pose pas de problèmes taxonomiques. Nous l'avons introduite dans ce travail à titre comparatif afin de la faire figurer dans une future clé de détermination (MAIBACH, en préparation).

Finalement, une synthèse des approches biochimique et morphologique ainsi que la proposition d'une nouvelle taxonomie du genre pour l'Europe occidentale seront discutées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Notre analyse a porté à la fois sur des spécimens des collections des musées zoologiques et d'histoire de Lausanne, Genève, Milano, Genova, Bruxelles et London, ainsi que sur des ailes conservées en pochettes provenant d'individus destinés aux analyses biochimiques (MAIBACH, 1985). L'effectif et la provenance des spécimens sont indiqués au tableau 1.

Tableau 1: Matériel étudié, effectif et provenance.

Taxa	Nbre de populations	♂	♀	♂- analyses numériques	Provenance
<i>C. virgo virgo</i>	7	60	23	32	Suisse, Finlande, Angleterre
<i>C. virgo meridionalis</i>	18	114	53	98	Suisse, Italie, France, Espagne
<i>C. virgo padana</i>	5	52	24	21	Suisse, Italie
<i>C. virgo padana</i> forme Schmidt	1	14	12	--	Italie
<i>C. splendens splendens</i>	9	125	14	108	Suisse, France
<i>C. splendens caprai</i>	9	95	36	75	Italie
<i>C. xanthostoma</i>	6	78	25	60	Italie, France
<i>C. haemorrhoidalis</i> <i>haemorrhoidalis</i>	3	19	23	6	Italie, France
<i>C. haemorrhoidalis</i> <i>occasi</i>	6	38	40	30	Italie, France
<i>C. haemorrhoidalis</i> <i>asturica</i>	1	6	6	6	Espagne
<i>C. exul</i>	2	8	6	--	Maroc

Un matériel plus restreint a été disséqué en vue de l'étude des pièces buccales et génitales. Ce sont chaque fois 2 ♂♂ de *C. xanthostoma*, *C. virgo meridionalis* et de *C. haemorrhoidalis haemorrhoidalis*.

Dans l'étude des appendices anaux des mâles et du pronotum des femelles, les comparaisons ont été faites d'après des photographies en microscopie électronique à balayage réalisées à l'Université de Neuchâtel, ainsi que sur la base d'un matériel préparé à sec: 5 ♂ et 5 ♀ par espèce.

Méthodes

Les études suivantes ont été réalisées:

- mesures de l'étendue de la coloration sur les ailes des mâles: analyses discriminantes;
- analyses morphologiques des appendices anaux, des pièces génitales des mâles ainsi que des pronotums des femelles;
- analyses chétotaxonomiques et morphologiques des pièces buccales des mâles;
- mesures morphométriques: longueur et largeur des ailes, longueur de l'abdomen, rapport des mesures ptérostigma-nodus/ptérostigma-apex;
- comptages du nombre de cellules anténodales costales et du nombre de cellules composant le champ anal des ailes antérieures.

Analyses discriminantes

L'étendue de la coloration sur les ailes des mâles est un critère prépondérant dans la description des espèces et sous-espèces. Dans le but de mesurer la variation et la position de cette coloration et tester la valeur de ce critère, nous avons utilisé 14 variables, basées sur les nombres de cellules non colorées entre deux nervures longitudinales (fig. 1). Les abréviations de chaque nervure sont celles de CONCI & NIELSEN (1956). Elles diffèrent sensiblement de celles de TILLYARD & FRASER (1938-1940) et de ROBERT (1958).

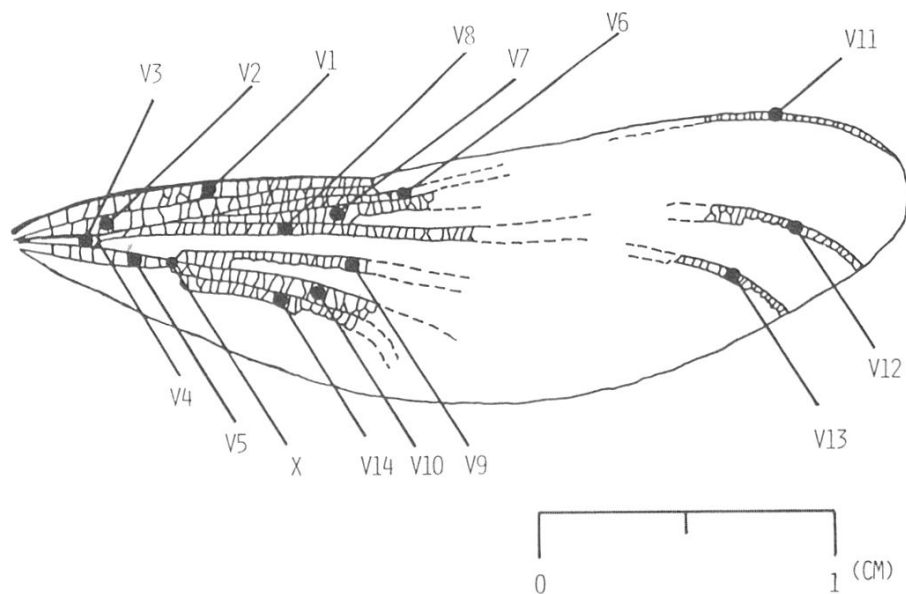


Figure 1: Variables codant l'étendue de la coloration sur les ailes des ♂♂ du genre *Calopteryx*.

Comptage des cellules depuis le sclérite axillaire jusqu'au nodus
(majuscules: nervures longitudinales, minuscules: nervures transverses)

- V1 : Col. an.: nombre de nervures transverses anténodales costales non colorées comptées depuis le sclérite axillaire;
- V2 : Col. sc.: nombre de nervures transverses anténodales sous-costales non colorées comptées depuis le sclérite axillaire;
- V3 : Col. m.: cellule de l'aire médiane colorée (1) ou non (0);
- V4 : Arc.: arculus coloré (1) ou non (0);
- V5 : cu/a: nervures transverses cubitales (entre Cu et A) non colorées comptées depuis le sclérite axillaire jusqu'à X,
- V6 : r1/r2r3: nombre de nervures transverses non colorées comptées depuis R1;
- V7 : r3/ir3: nombre de nervures transverses non colorées comptées depuis R1;
- V8 : ir3 + RM/R4 + R5: nombre de nervures transverses non colorées comptées depuis Arc.;
- V9 : m/cu: nombre de nervures transverses (entre M et Cu) non colorées comptées depuis X;
- V10: Cu/a: nombre de nervures transverses (entre Cu et A) non colorées comptées depuis X;
- V14: a/a1: nombre de nervures transverses (entre A et A1) non colorées comptées depuis X;

Comptage des cellules depuis l'apex de l'aile jusqu'au nodus

- V11: r1/r2: nombre de nervures transverses non colorées (entre R1 et R2);
- V12: r3/ir3: nombre de nervures transverses non colorées (entre R3 et IR3);
- V13: r4/r5: nombre de nervures transverses non colorées (entre R4 et R5).

Par convention les cellules, dont plus de 50% de la surface est colorée, sont considérées comme entièrement colorées et ne sont pas comptées. Ces variables sont autant de coordonnées chiffrées définissant les limites de la tache colorée de l'aile.

Le traitement des résultats est fait par des discriminantes (Programme SPSS, NIE *et al.*, 1975). Empiriquement cette méthode donne de bons résultats. Ceci, même si certains préalables mathématiques ne sont pas respectés, puisqu'il se peut que, dans notre cas, toutes les variables n'aient pas une distribution normale. Ces analyses permettent de mettre en évidence et d'exploiter au mieux les différences entre OTU (Operational Taxonomic Unit) en l'occurrence les différentes sous-espèces du genre *Calopteryx*. Dans un premier temps, nous avons appliqué cette méthode à toutes les espèces. Puis nous les avons reprises séparément afin de connaître les facteurs déterminants pour une discrimination entre sous-espèces. Enfin, nous avons testé l'homogénéité de la coloration de certaines sous-espèces par la comparaison de matériel de provenances diverses.

Mesures morphométriques

Les mesures faites sur les ailes (fig. 2) sont prises avec un compas à pointes sèches dont l'écartement est reporté sur une réglette. La précision est de l'ordre du $\frac{1}{10}$ de mm. L'un des avantages de cette méthode est qu'elles peuvent être réalisées sur le terrain avec un matériel simple. Chez les mâles et femelles, nous avons mesuré en plus la longueur de l'abdomen, appendices anaux compris.

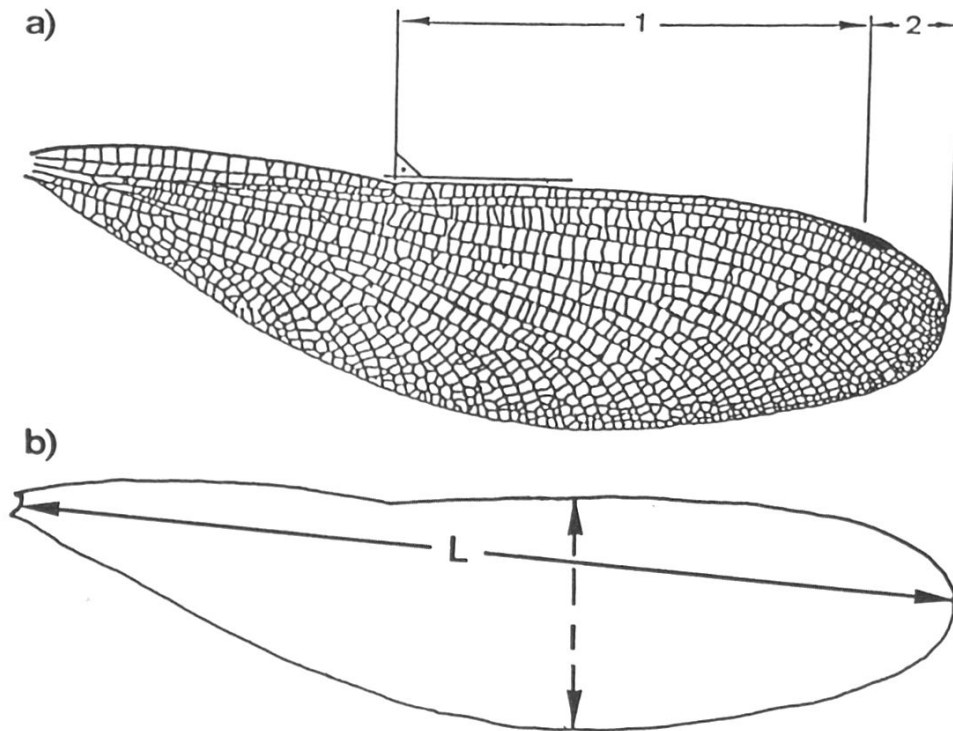


Figure 2: Mesures prises sur les ailes;

a) chez les ♀♀: mesure du rapport $\frac{1}{2}$ = Nodus-Ptérostigma/Ptérostigma-Apex;

b) chez les ♂♂ et ♀♀: mesure de la longueur L et de la largeur 1 des ailes antérieures.

Nous avons testé les différences entre chaque moyenne par un test de t de Student-Fisher ($p < 0,05$).

Champ anal et nervures anténodales

Nous avons compté le nombre total de nervures anténodales costales, ainsi que le nombre de cellules présentes dans le champ anal (fig. 3) des ailes antérieures.

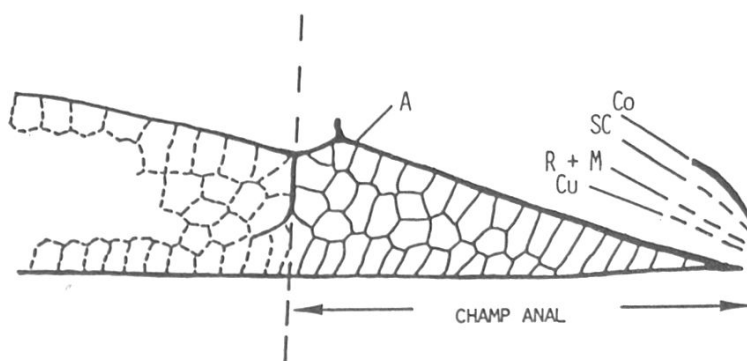


Figure 3: Comptage des cellules présentes dans le champ anal des ailes antérieures.

Abréviations des nervures longitudinales: A = nervure anale; Co = nervure costale; Sc = nervure sous-costale; R + M = nervure radiale-médiane; Cu = nervure cubitale.

Pièces génitales et buccales, appendices anaux des mâles, pronotums des femelles

Par dissection, nous avons extrait les pièces génitales et buccales que nous avons séparées de leur tissus musculaires par un traitement à la potasse (KOH) à

Tableau 2: Moyenne et écart type de chaque variable. Abréviations utilisées: OTU 1 = *Calopteryx virgo virgo*, Suisse; OTU 2 = *C. v. meridionalis*, Valais, Suisse; OTU 3 = *C. v. meridionalis*, Tessin, Suisse; OTU 4 = *C. v. meridionalis*, sud des Apennins, Italie; OTU 5 = *C. v. meridionalis*, France, Espagne; OTU 6 = *C. v. padana*, plaine du Pô, Italie; OTU 7 = *C. splendens splendens*, Suisse; OTU 8 = *C. s. caprai*, Italie; OTU 9 = *C. s. splendens*, ouest et centre de la France; OTU 0 = *C. xanthostoma*, Italie, France; OTU A = *C. haemorrhoidalis haemorrhoidalis*, Italie; OTU B = *C. h. occasi*, Italie; OTU C = *C. h. asturica*, Espagne.

OTU	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12	V13	V14
1	10.69 + 3.61	5.09 + 2.86	0.44 + 0.51	0.75 + 0.51	8.78 + 4.69	1.34 + 2.43	2.09 + 2.44	5.16 + 3.84	0.41 + 0.56	0.44 + 0.62	11.28 + 6.67	4.41 + 2.76	1.25 + 1.59	0.31 + 0.82
2	11.13 + 4.43	5.00 + 2.28	0.00	0.06 + 0.25	10.94 + 3.64	0.06 + 0.25	0.68 + 1.30	4.81 + 2.46	1.38 + 1.50	1.44 + 1.46	0.00	0.00	0.00	1.19 + 1.47
3	11.56 + 3.31	5.89 + 1.60	0.00	0.00	13.56 + 1.69	0.89 + 1.37	3.28 + 1.90	8.06 + 1.98	3.11 + 1.54	2.50 + 1.72	0.00	0.00	0.00	3.61 + 1.94
4	8.28 + 3.30	4.50 + 1.92	0.00	0.17 + 0.38	12.56 + 5.25	0.00	2.00 + 1.49	5.39 + 2.45	1.72 + 1.27	2.00 + 1.78	0.00	0.00	0.00	2.22 + 2.02
5	13.20 + 1.68	6.98 + 1.67	0.00	0.00	13.30 + 1.52	0.26 + 0.77	2.13 + 1.67	7.22 + 1.75	1.80 + 1.20	1.80 + 1.11	0.00	0.00	0.00	2.19 + 1.76
6	3.86 + 3.21	1.81 + 3.12	0.28 + 0.46	0.86 + 0.36	3.85 + 3.41	0.05 + 0.21	0.00	0.86 + 0.85	0.00	0.00	15.28 + 5.24	4.19 + 4.02	1.71 + 1.95	0.00
7	29.75 + 3.67	27.78 + 4.20	0.00	0.00	13.11 + 1.38	17.78 + 4.02	15.35 + 3.82	25.23 + 5.14	15.41 + 3.87	16.43 + 4.47	20.39 + 4.29	11.00 + 3.98	2.48 + 2.21	16.74 + 5.22
8	35.28 + 3.24	34.99 + 3.89	0.00	0.00	14.39 + 1.58	23.99 + 3.41	17.04 + 4.01	24.75 + 5.21	14.00 + 4.80	13.71 + 5.02	13.60 + 3.59	5.05 + 2.69	0.67 + 1.14	15.03 + 4.49
9	30.22 + 2.03	28.96 + 1.93	0.00	0.00	13.19 + 1.30	20.15 + 3.72	18.63 + 3.81	28.19 + 5.35	19.11 + 4.83	20.29 + 5.69	14.22 + 6.30	5.67 + 3.63	0.41 + 0.57	23.00 + 8.03
0	26.80 + 2.14	26.72 + 2.39	0.00	0.00	12.05 + 1.38	18.68 + 2.63	15.82 + 2.45	22.82 + 2.81	14.57 + 2.71	15.80 + 2.87	0.00	0.00	0.00	16.73 + 4.98
A	7.17 + 3.87	1.33 + 0.52	0.00	0.00	12.33 + 1.21	0.00	0.17 + 0.41	4.17 + 1.47	4.33 + 3.08	4.33 + 2.25	0.00	0.00	0.00	9.67 + 2.34
B	8.67 + 2.59	1.67 + 1.15	0.00	0.00	12.17 + 1.32	0.00	0.07 + 0.25	3.63 + 1.19	1.93 + 0.87	3.23 + 1.22	10.10 + 3.07	12.13 + 4.93	6.60 + 2.13	5.60 + 1.79
C	8.83 + 1.94	1.50 + 0.84	0.00	0.00	11.83 + 0.98	0.00	0.33 + 0.82	4.33 + 1.03	3.00 + 1.67	3.50 + 1.05	33.00 + 9.84	22.33 + 2.66	13.17 + 1.83	6.67 + 1.21

froid pendant deux à quatre heures. Ce matériel a été par la suite conservé en alcool. Les appendices anaux des mâles et les pronotums des femelles ont été observés et comparés sur des spécimens préparés à sec. La dénomination des différentes pièces est basée sur la synthèse de DENIS & BITSCH (in GRASSE, 1973).

Les parties, ayant fait l'objet de comparaisons dans le découpage et la pilosité, sont les suivantes: (a) pièces génitales: hamuli, freins, ligula, vesicula spermalis; (b) pièces buccales: mandibules, maxilles, labium; (c) appendices anaux: comparaisons de la forme générale, présence ou absence d'épines latérales; (d) pronotums.

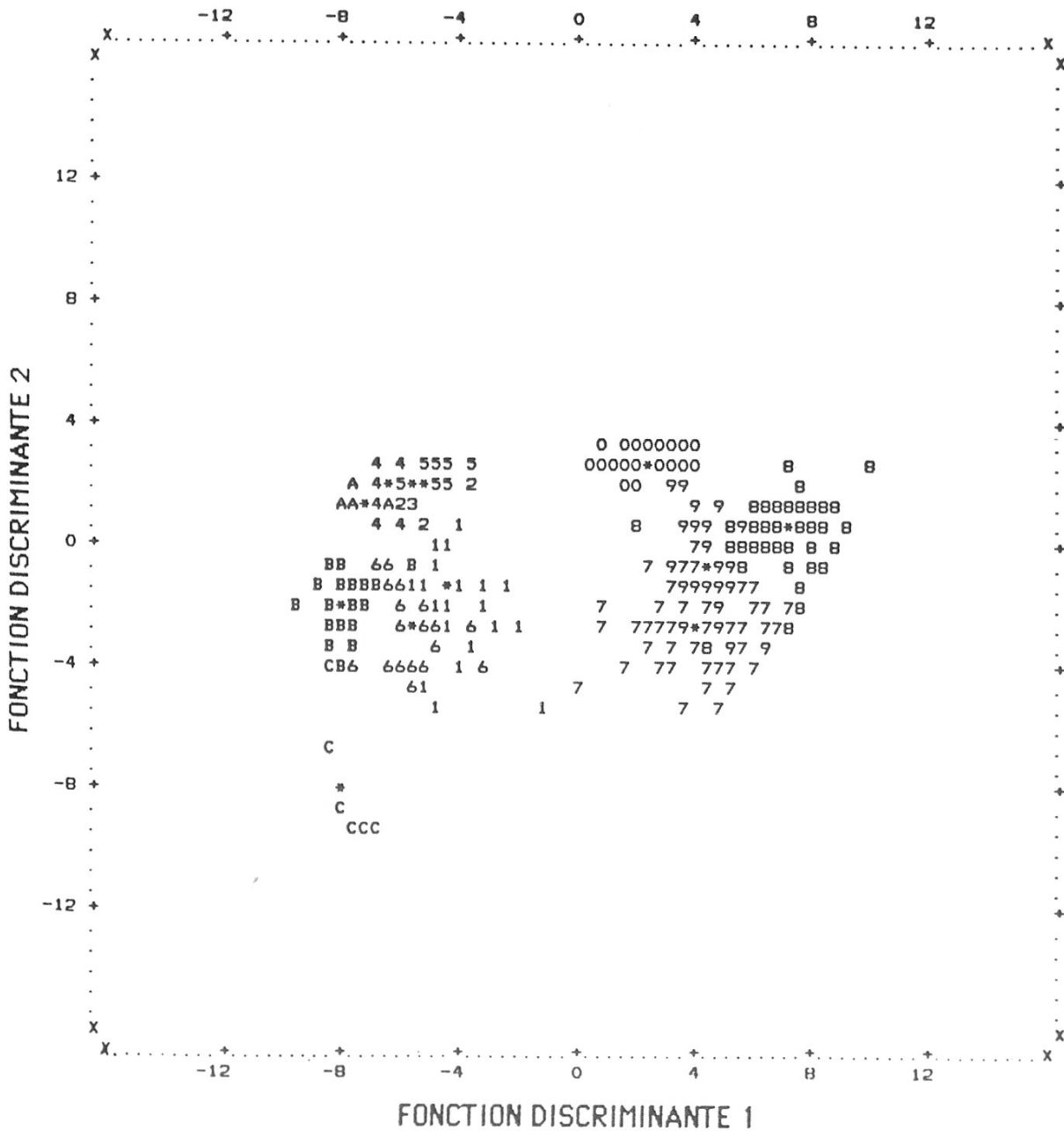


Figure 4: Projection selon les axes principaux (F1, F2) de l'analyse discriminante basée sur 14 variables et 436 spécimens. Les abréviations des OTU sont indiquées au tableau 2. Les astérisques indiquent les «centroïdes» des groupes.

Tableau 3: Moyenne et écart type de chaque mesure morphométrique. L'abréviation ind. indique le nombre d'individus pris en compte dans le calcul de la moyenne.

Taxa	Mesures	♂♂ long. aile ant.	♂♂ larg. aile ant.	♂♂ long. abdomen	♀♀ long. aile ant.	♀♀ larg. aile ant.	♀♀ long. abdomen	♀♀ Pt-No/Pt-Ap
C. virgo C. v. virgo		50 ind. 32.00 \pm 1.31	50 ind. 11.35 \pm 0.51	27 ind. 37.91 \pm 1.09	23 ind. 35.13 \pm 1.73	23 ind. 10.78 \pm 0.52	16 ind. 36.07 \pm 2.02	23 ind. 3.36 \pm 0.31
C. v. meridionalis		98 ind. 31.02 \pm 1.16	98 ind. 11.38 \pm 0.52	23 ind. 37.11 \pm 1.66	42 ind. 34.29 \pm 1.45	42 ind. 10.90 \pm 0.54	20 ind. 36.92 \pm 1.46	42 ind. 3.37 \pm 0.34
C. v. padana		69 ind. 31.78 \pm 1.11	69 ind. 11.69 \pm 0.61	49 ind. 37.98 \pm 1.99	36 ind. 34.72 \pm 1.34	36 ind. 10.93 \pm 0.64	29 ind. 37.87 \pm 1.11	36 ind. 3.08 \pm 0.25
C. splendens C. s. splendens		105 ind. 30.12 \pm 1.06	105 ind. 9.86 \pm 0.38	16 ind. 36.39 \pm 1.32	11 ind. 32.55 \pm 1.43	11 ind. 9.55 \pm 0.54	7 ind. 34.15 \pm 1.64	12 ind. 5.07 \pm 0.56
C. s. caprai		92 ind. 31.48 \pm 0.90	92 ind. 10.35 \pm 0.57	21 ind. 38.08 \pm 0.95	35 ind. 34.59 \pm 1.29	35 ind. 10.27 \pm 0.79	19 ind. 36.36 \pm 1.73	35 ind. 5.42 \pm 0.53
C. xanthostoma		76 ind. 30.21 \pm 0.88	76 ind. 9.59 \pm 0.44	24 ind. 36.53 \pm 2.32	24 ind. 34.00 \pm 1.00	24 ind. 9.48 \pm 0.62	16 ind. 35.41 \pm 2.12	24 ind. 7.14 \pm 0.39
C. haemorrhoidalis C. h. haemorrhoidalis		18 ind. 31.57 \pm 1.28	18 ind. 10.36 \pm 0.59	8 ind. 39.13 \pm 3.03	23 ind. 32.38 \pm 2.21	23 ind. 9.96 \pm 0.82	11 ind. 36.40 \pm 2.87	23 ind. 4.61 \pm 0.28
C. h. occasi		80 ind. 30.80 \pm 1.42	80 ind. 9.79 \pm 1.21	51 ind. 39.96 \pm 1.50	40 ind. 32.86 \pm 1.67	40 ind. 9.55 \pm 1.49	37 ind. 36.97 \pm 2.15	40 ind. 4.14 \pm 0.48
C. h. asturica		6 ind. 29.87 \pm 0.45	6 ind. 9.80 \pm 0.50	2 ind. 38.45 \pm 0.95	6 ind. 32.03 \pm 0.99	6 ind. 9.80 \pm 0.44	2 ind. 34.60 \pm 0.80	6 ind. 4.78 \pm 0.17
C. exul		15 ind. 31.06 \pm 1.11	15 ind. 7.89 \pm 0.34	15 ind. 39.65 \pm 1.09	13 ind. 33.78 \pm 0.71	13 ind. 8.43 \pm 0.36	13 ind. 37.28 \pm 1.09	13 ind. 6.19 \pm 0.47

Analyses discriminantes

Les moyennes et écarts types de chaque variable sont présentés au tableau 2. Les spécimens des sous-espèces de *C. virgo meridionalis* et de *C. splendens splendens* ont été arbitrairement séparés en un certain nombre d'OTU afin de tester leur homogénéité.

Le résultat graphique (fig. 4) de la discriminante globale est basé sur 14 variables et sur les 436 spécimens appartenant aux OTU décrits au tableau 3. La fonction discriminante 1 (F1 = 96,8% de variance entre OTU) est due principalement aux variables V13, V2, V1 et V6. La fonction discriminante 2 (F2 = 83,7% de variance entre OTU) est due aux variables V11, V12 et V2 notamment. Cette représentation graphique représente de manière optimale la variance entre OTU. La variance résiduelle est répartie dans d'autres plans par les dix autres fonctions non représentées sur ce graphe. La visualisation en deux dimensions montre deux groupes distincts selon F1: le premier est constitué par *C. splendens* et *C. xanthostoma*, le deuxième par une superposition de *C. virgo* et de *C. haemorrhoidalis*. L'analyse sépare les espèces de *Calopteryx* dont la coloration va du nodus à l'apex de l'aile des autres dont la coloration commence avant.

Par des analyses discriminantes entre espèces et sous-espèces, nous pouvons dégager les critères séparant les OTU comparés.

Discriminante *C. virgo*, OTU 1 à 6

La fonction F1 (86,6% de variance entre OTU) est due à V11, V4, V9 et V3. Elle sépare la sous-espèce *C. v. meridionalis* (OTU 2 à 5) de *C. v. virgo* et *C. v. padana*. La fonction F2 (59,8% de variance entre OTU) est due à V1, V3, V12 et V14. Elle sépare *C. v. virgo* de *C. v. padana*.

Les OTU 2 à 5 ne sont pas discriminés ce qui indique que l'étendue et la position de la coloration sur l'aile de *C. v. meridionalis* sont homogènes quelle que soit sa provenance en Europe.

Discriminante *C. virgo virgo/C. v. padana*, OTU 1 et 6

La fonction F1 (80,7% de variance entre OTU) est due principalement à V1, V4, V3 et V9. Si 100% du *C. v. padana* est bien reconnu comme tel, il n'en est pas de même pour *C. v. virgo* dont les individus très colorés sont mis sous la sous-espèce *C. v. padana* (19,4%).

Une deuxième analyse a été faite sur la base d'un matériel complémentaire provenant des collections du musée de Milano: *C. v. padana* série type (9 spécimens) coll. CONCI, *C. v. padana* forme *Schmidti* série type (14 spécimens) coll. CONCI, *C. v. britannica* CONCI 1952 (3 spécimens) syn. *C. v. virgo* (FRASER, 1953).

C. v. virgo et *C. v. padana* sont imparfaitement séparés par la fonction F1 (73,1% de variance entre OTU) qui intègre notamment les variables V1, V4 et V3. Les 19,4% des individus très colorés de la forme nominale sont placés dans le groupe *padana*. La population d'Angleterre de *C. v. virgo* est totalement discriminée de celles de Suisse selon F2 (49,3% de variance entre OTU). F2 intègre les variables V8, V4 et V13. Le *C. v. virgo* d'Angleterre est caractérisé par des ailes dont la coloration est plus étendue. Selon cette fonction, l'analyse discrimine très mal les sous-espèces *padana* type et *Schmidti* (24% des individus mal classés).

Discriminante *C. virgo virgo/C. v. meridionalis*, OTU 1, 2, 3, 4, 5

La fonction F1 (85,2% de variance entre OTU) est due principalement à V12, V4 et V3. Les individus de *C. v. virgo*, dont l'apex est foncé, sont classés par l'ordinateur dans la sous-espèce *C. v. meridionalis* (3,1%).

Discriminante *C. splendens/C. xanthostoma*, OTU 7, 8, 9, 0

La fonction F1 (85% de variance entre OTU) est due aux variables V11, V10, V13 qui codent la coloration à l'apex de l'aile et dans le champ anal. Elle sépare deux groupes. L'un est constitué par l'OTU 0: *C. xanthostoma* dont l'apex de l'aile est toujours bien coloré, l'autre par les sous-espèces *C. s. splendens* et *C. s. caprai* dont l'apex de l'aile est clair. La fonction F2 (74,9% de variance entre OTU) est due à V10, V6. Celle-ci sépare la sous-espèce *C. s. splendens* de *C. s. caprai*.

Discriminante *C. splendens splendens/C. s. caprai*, OTU 7, 8, 9

La fonction F1 (78,6% de variance entre OTU) est due aux variables V6, V10, V12. V6 et V10 codent la coloration à la base de l'aile, alors que V12 définit la fine bande hyaline de l'apex.

Seuls 1,2% de *C. s. splendens*, dont l'étendue de la coloration est grande, sont placés sous *C. s. caprai*. Les individus mal colorés (stade ténéral) de *C. s. caprai* (5,3%) sont classés dans le *C. s. splendens*.

Discriminante *C. haemorrhoidalis*, OTU A, B, C

La fonction F1 (89,3% de variance entre OTU) est due principalement aux variables V9, V11, V13 et V1. Cette fonction sépare nettement les trois morphotypes. La fonction F2 (65,6% de variance entre OTU) est due à V9, V10 et V1. F2 sépare la sous-espèce *C. h. occasi* des deux autres. 16,7% des spécimens de *C. h. asturica* sont attribués à *C. h. occasi*.

Mesures morphométriques

Les moyennes avec écarts types de chaque mesure sont indiqués au tableau 3. Seules les dimensions des ailes antérieures sont notées, les ailes postérieures ayant des dimensions proportionnelles (rapport allométrique). Les comparaisons suivantes ne montrent pas de différences significatives:

C. virgo

♂♂:– largeurs des ailes antérieures et longueurs des abdomens identiques entre *C. v. virgo* et *C. v. meridionalis*;

♀♀: – longueurs et largeurs des ailes antérieures, les longueurs des abdomens, ainsi que les rapports Pt-No/Pt-Ap sont identiques entre les trois sous-espèces;

C. splendens et C. xanthostoma

♂♂:– longueurs et largeurs des ailes antérieures ainsi que les longueurs des abdomens sont identiques entre *C. s. splendens* et *C. xanthostoma*

♀♀: – longueurs des abdomens identiques entre les deux espèces;
– Pt-No/Pt-Ap, rapports identiques entre les sous-espèces de *C. splendens*;

C. haemorrhoidalis

♂♂:– largeurs des ailes antérieures identiques entre les sous-espèces *C. h. occasi* et *C. h. asturica*;

– longueurs des abdomens identiques entre les trois morphotypes;

♀♀: – longueurs et largeurs des ailes antérieures identiques entre les trois formes;

– longueurs des abdomens identiques entre les sous-espèces *C. h. haemorrhoidalis* et *C. h. asturica*;

– Pt-No/Pt-Ap, rapports identiques entre *C. h. haemorrhoidalis* et *C. h. asturica*.

Toutes les autres comparaisons montrent des différences significatives ($p < 0,05$).

Tableau 4: Nombre de cellules composant le champ anal des ailes antérieures.

Taxa	Effectif ♂♂	Nbre cellules	Effectif ♀♀	Nbre cellules
<i>C. virgo virgo</i>	10	81.70 ± 9.08	12	36.75 ± 4.76
<i>C. virgo meridionalis</i>	10	76.90 ± 16.40	11	36.75 ± 6.35
<i>C. virgo padana</i>	10	98.30 ± 9.31	9	36.33 ± 3.29
<i>C. splendens splendens</i>	12	46.67 ± 7.76	8	35.88 ± 4.62
<i>C. splendens caprai</i>	14	54.50 ± 8.51	12	38.83 ± 5.00
<i>C. xanthostoma</i>	12	37.25 ± 4.90	10	30.90 ± 4.78
<i>C. haem. haemorrhoidalis</i>	10	25.50 ± 5.08	10	22.50 ± 1.63
<i>C. haemorrhoidalis occasi</i>	15	22.93 ± 2.77	10	22.80 ± 1.40
<i>C. haemorrhoidalis asturica</i>	6	22.83 ± 0.88	6	20.83 ± 1.07
<i>C. exul</i>	10	23.10 ± 2.07	9	22.44 ± 1.78

Tableau 5: Nombre de cellules anténodales costales comptées du sclérite axillaire au nodus des ailes antérieures

Taxa	Effectif ♂♂	Nbre cellules	Effectif ♀♀	Nbre cellules
<i>C. virgo virgo</i>	60	38.93 ± 4.00	11	30.46 ± 3.03
<i>C. virgo meridionalis</i>	96	36.69 ± 5.16	34	28.24 ± 2.22
<i>C. virgo padana</i>	56	38.84 ± 2.99	38	30.84 ± 6.71
<i>C. splendens splendens</i>	105	30.24 ± 4.68	10	26.90 ± 2.30
<i>C. splendens caprai</i>	92	34.40 ± 5.45	33	30.09 ± 2.81
<i>C. xanthostoma</i>	12	27.18 ± 1.47	10	24.44 ± 2.16
<i>C. haem. haemorrhoidalis</i>	19	27.74 ± 2.67	22	24.91 ± 3.48
<i>C. haemorrhoidalis occasi</i>	79	27.41 ± 2.28	31	23.97 ± 1.67
<i>C. haemorrhoidalis asturica</i>	6	27.83 ± 1.07	3	25.33 ± 0.47
<i>C. exul</i>	9	22.68 ± 1.34	8	21.54 ± 1.44

Champ anal et cellules anténodales

Les nombres de cellules composant le champ anal sont indiquées au tableau 4. Au sein de chaque taxon, la variabilité est élevée. Les mâles et femelles de *C. haemorrhoidalis* et de *C. exul* ont un champ anal plus grossier que celui des autres espèces.

Les nombres de nervures anténodales costales comptées du sclérite axillaire au nodus sont indiqués au tableau 5. Le nombre de ces cellules varie énormément entre et au sein des espèces. Seule l'espèce *C. exul* présente un nombre de cellules très faible qui l'isole des autres espèces.

Pièces génitales et buccales, appendices anaux des mâles et pronotums des femelles

Pièces buccales

Mandibules: entre les trois espèces aucune différence décelable n'a été mise en évidence dans le contour de ces pièces. Le nombre de soies est très variable, même d'un individu à l'autre et d'une pièce gauche à une pièce droite.

Maxilles: nous n'avons pas mis en évidence de différences notables entre les trois espèces.

Labium: pas de différences notables entre les trois espèces. Hormis la présence dans les lobes médians d'une rangée de soies fortes, la pilosité est uniforme et relativement abondante.

Pièces génitales des mâles

Toutes les pièces étudiées présentent une variabilité intraspécifique importante, que ce soit pour le découpage, la pilosité ou la localisation des épines.

Appendices anaux des mâles et pronotums des femelles

Le contour, les dimensions et la pilosité des appendices anaux des mâles, ainsi que la forme générale et la pilosité des pronotums des femelles ne présentent pas de différences interprétables.

DISCUSSION

Analyses discriminantes

Deux remarques préliminaires peuvent être formulées; lors de la prise des données, nous n'avons pas compté les cellules dont plus de 50% de leur surface est colorée. A l'usage il est très vite apparu que cette limite n'est pas toujours évidente à apprécier. Le deuxième problème est lié à la puissance du test utilisé. Celui-ci utilise pour la discrimination une approche multivariée intégrant simultanément l'ensemble des variables, ce qui est impossible à réaliser par un observateur de visu sur du matériel vivant ou préparé à sec. Cette différence dans la façon de traiter les données rend l'interprétation des résultats délicate.

Discriminantes de l'espèce *Calopteryx virgo*

Les analyses des populations de *C. v. meridionalis* indiquent que l'étendue de la coloration est constante quelle que soit la provenance des populations étudiées. Compte tenu des limites de la méthode mentionnées plus haut, nous avons repris un examen visuel des individus. Le matériel provenant de l'Arc ligurien,

d'Espagne, du Centre et du Sud de la France est toujours caractérisé par un apex de l'aile uniformément coloré. Ce type de coloration correspond à la description d'origine de *C. v. meridionalis* (SELYS LONGCHAMPS & HAGEN, 1850).

Une bonne partie des individus des populations du Tessin et du Valais (Suisse), OTU 2 et 3, présentent un apex de l'aile plus clair, ce qui rend leur distinction difficile de celle des individus de *C. v. virgo*. MARMELS & SCHIESS (1977/78) constatent que les mâles de *C. v. meridionalis* ont «occasionnellement» l'apex de l'aile plus clair. Les captures anciennes de mâles de cette sous-espèce du Valais et de l'Arc lémanique (DUFOUR, 1982) confirment ce critère. Cette nuance plus claire ne semble pas être limitée à ces régions puisque nous avons capturé de tels spécimens dans le centre de la France, région de Clermont-Ferrand, où se trouverait la zone de contact entre les deux sous-espèces (EUSEBIO, 1924, 1926). Il y aurait donc dans ces régions des intermédiaires de coloration entre *C. v. virgo* et *C. v. meridionalis*. Nous avons essayé d'approfondir ce problème par l'étude des femelles de ces deux sous-espèces. Celles-ci sont facilement reconnaissables par des critères de coloration sur le thorax (CAPRA, 1945). Les spécimens des populations du centre de la France, du Valais, du Tessin et anciennement de l'arc lémanique présentent des colorations intermédiaires, confirmant les données obtenues chez les mâles. Ces régions correspondent donc à une large zone d'introgession entre les deux sous-espèces dont les individus atypiques sont les témoins.

Les résultats obtenus par les analyses des populations de *C. v. virgo* et de *C. v. padana* indiquent une grande variabilité dans l'étendue de la coloration, ainsi que de nombreux chevauchements entre les deux sous-espèces.

Concernant *C. v. padana*, les données chiffrées montrent que, malgré la puissance du test, les pourcentages de confusion avec la forme *Schmidti* sont si importants (> 29%) qu'il devient impossible de les distinguer. Cette même analyse indique une large variation de *C. v. virgo* en Europe, puisque les populations de Suisse et de Finlande, OTU 1, présentent une coloration de l'aile plus restreinte que celle des individus d'Angleterre, OTU D. Dans la discrimination entre *C. v. virgo* et *C. v. padana*, les individus très colorés de *C. v. virgo* sont placés dans les OTU correspondant au *C. v. padana*. Nous nous sommes aperçus que de tels spécimens ne sont pas rares. En effet, il existe dans presque toutes les populations des individus très foncés impossibles à distinguer de *C. v. padana*. Ceux-ci se rencontrent même en dehors d'une quelconque zone de contact entre les deux sous-espèces. Selon les critères de détermination établis, il devient dès lors illusoire d'espérer distinguer ces deux sous-espèces, même sur la base d'un matériel très important. Dès lors, fixer des morphotypes s'avère problématique.

Discriminantes de *Calopteryx splendens* et de *C. xanthostoma*

C. xanthostoma présente une coloration alaire bien définie que le test discrimine à 100%. Une partie des individus de *C. s. splendens* de France est confondue et placée avec *C. xanthostoma*. Ces individus font partie de la population *C. s. hybride* de Coudes (MAIBACH, 1985) et présentent des intermédiaires de coloration. Ces spécimens ont l'apex des ailes plus clair sur une étendue mal définie. Nous n'avons pas mis en évidence de tels intermédiaires ailleurs que dans cette population.

Les populations de *C. splendens* de la Vallée du Rhône et du Centre de la France, OTU 9, appartiennent bien à la sous-espèce nominale. *C. s. caprai* ne se retrouverait en France que dans le Vaucluse et sur la Côte d'Azur (DEGRANGE & BOUVET, 1963; DEGRANGE & SEASSAU, 1968).

Il est aisé de séparer *C. s. caprai* de *C. s. splendens*. Seuls les spécimens de *C. s. splendens* très colorés (1,2%) et les individus immatures de *C. s. caprai* (6,7%) présentent des caractères intermédiaires.

Ces analyses discriminantes montrent qu'il est possible de définir des morphotypes pour ces espèces et sous-espèces sur la base de leur coloration alaire.

Discriminante de l'espèce *Calopteryx haemorrhoidalis*

Le test discrimine très bien la sous-espèce nominale des deux autres. Il place un fort pourcentage (16,7%) d'individus de *C. h. asturica* dans la sous-espèce *C. h. occasi*. Ces résultats sont à prendre sous toute réserve pour deux raisons: d'une part l'effectif étudié est faible et n'est peut-être pas représentatif de la variabilité, d'autre part, les limites invoquées pour la prise des données ne permettent pas de coder correctement la coloration des ailes des sous-espèces, notamment à l'apex.

Mesures morphométriques

L'ensemble des mesures indique une grande variabilité exprimée par des écarts types moyennement importants (tabl. 3). S'il est possible de séparer chaque espèce, il est par contre impossible d'isoler chaque sous-espèce, où les différences décelées sont certainement dues à des facteurs externes influençant le cycle de développement des individus.

Les rapports des mesures Pt-No/Pt-Ap nous permettent de séparer les femelles de chaque espèce. Il faut néanmoins être conscient que ces mesures sont difficiles à prendre. Il est en effet primordial de les faire comme indiqué à la figure 2.

Densité du champ anal, nombre de cellules anténodales

Champ anal

Le nombre de cellules composant le champ anal est propre à chaque espèce si bien que ce critère est un utile complément pour les déterminations. Il n'est en revanche d'aucune utilité dans la différenciation des sous-espèces. Contrairement à ce qui est indiqué par CAPRA (1945), il ne nous a pas été possible de mettre en évidence une différence significative entre les sous-espèces *C. v. virgo* et *C. v. meridionalis*.

Cellules anténodales

Les critères de comptage de cellules sont utilisés depuis longtemps dans les clés de détermination des Odonates. SELYS LONGCHAMPS & HAGEN (1854) indiquent déjà dans les descriptions le nombre de cellules anté- et postcubitales de chaque espèce.

Les comptages que nous avons réalisés montrent qu'ils ne sont que partiellement utilisables, même dans des discriminations entre espèces. Mais il faut noter que la variabilité est très grande entre individus, ainsi qu'entre ailes gauche et droite. *C. exul* apparaît comme une espèce bien distincte caractérisée par un nombre de cellules anténodales faible. Les autres espèces ne présentent pas de différences aussi nettes, si bien que ce critère sera difficile à utiliser dans des déterminations.

Pièces buccales

Le faible effectif étudié nous permet difficilement d'interpréter les résultats. La variabilité dans le découpage des pièces ainsi que dans le nombre de soies peut s'expliquer par le fait que ces pièces sont soumises à une forte usure, ce qui peut en modifier le contour. De tels critères sont surtout utilisés dans des déterminations larvaires: Ephéméroptères, Plécoptères, Odonates. A priori, il paraissait intéressant de savoir si ces critères pouvaient être utilisés chez des adultes. Nos résultats (bien que très partiels), ainsi que les travaux dans d'autres groupes, nous incitent à renoncer à cette approche.

Pièces génitales et appendices anaux des mâles, pronotums des femelles

Compte tenu du faible effectif étudié, les résultats que nous avons obtenus ne nous permettent pas de reconnaître des structures propres à chaque espèce. D'une manière générale, la variabilité intraspécifique est très grande. La forme générale et la pilosité sont si variables que ces critères nous paraissent inexploitable.

SYNTHÈSE

Dans le but de redéfinir les statuts taxonomiques des espèces du genre *Calopteryx* de l'Europe de l'Ouest, une synthèse des analyses biochimiques (MAIBACH, 1985) et morphologiques est présentée. Elle inclut également des données d'observations faites sur du matériel des collections des musées de Milano, Genova, Bruxelles et London.

Statuts taxonomiques des sous-espèces de *Calopteryx virgo*

Les analyses biochimiques ne mettent pas en évidence de niveaux de différenciation génétiques propres à chaque sous-espèce. Cette approche n'est donc pas appropriée pour confirmer ou infirmer les statuts taxonomiques actuels.

Pour la sous-espèce *C. v. meridionalis*, il n'existe aucun problème pour fixer des morphotypes précis. La coloration alaire des mâles ainsi que la coloration thoracique des femelles sont constantes et bien définies. Toutefois, il faut émettre une réserve pour les régions marginales de l'Arc lémanique, du Tessin du Valais (Suisse) et du centre de la France (Puy-de-Dôme), où l'on observe des intermédiaires de coloration avec *C. v. virgo*. Il se peut que ces régions correspondent à des zones d'introgession, que nous n'avons pu confirmer par les analyses biochimiques comme cela a été possible dans le cas du *C. xanthostoma*.

L'analyse discriminante des sous-espèces de *C. v. padana* et de *C. v. padana Schmidti* indique qu'il n'est pas possible de les séparer par l'étendue de la coloration alaire. En comparant, dans la collection CONCI (Milano), les deux séries types (holo-, allo-, paratypes), il s'avère impossible de distinguer les individus d'une série de ceux de l'autre tant la variabilité est importante. Les différences de coloration alaire pourraient être liées à des conditions physico-chimiques et climatiques du milieu. Celles-ci influenceraient la physiologie du développement de la coloration. Sur la base de ces éléments, nous proposons de réunir ces deux formes sous le terme de *C. virgo padana*.

L'observation d'un matériel complémentaire, déposé dans différents musées, montre qu'il existe de nombreux individus de *C. v. virgo* situés en dehors de l'aire zoogéographique du *C. v. padana*, auxquels on pourrait donner la dénomination de *C. v. padana*. Cette variabilité est si importante que des individus à coloration intermédiaire sont présents dans presque toutes les populations et ceci en dehors d'une quelconque zone de contact entre ces deux sous-espèces. Hormis une coloration brune des ailes en moyenne plus importante, les femelles de *C. v. padana* sont identiques à celles de *C. v. virgo*. Ni les analyses discriminantes, ni les descriptions d'origine de *C. v. padana* (CONCI & NIELSEN, 1956) permettent de définir des morphotypes. En effet, celles-ci sont si brèves que les différences morphologiques, avec la sous-espèce nominale, ne sont pas explicites. Compte tenu des données exposées, les modifications suivantes semblent nécessaires: nous proposons de réunir *C. v. padana* et *C. v. padana Schmidti* avec la sous-espèce nominale sous le terme de *C. virgo virgo*.

Statuts taxonomiques des sous-espèces de Calopteryx splendens

C. s. splendens et *C. s. caprai* sont séparés par un niveau de différenciation génétique caractéristique de la distance génétique entre sous-espèces. La répartition et l'étendue respectives de la coloration sur les ailes permettent de fixer aisément des morphotypes. Les mesures morphométriques permettent également de les distinguer puisque *C. s. caprai* est plus grand que *C. s. splendens* sans pour autant montrer de différences significatives dans les proportions. Ces éléments confirment leurs statuts actuels de sous-espèce: *C. splendens splendens* et *C. s. caprai*.

Statut taxonomique de Calopteryx xanthostoma

C. xanthostoma a atteint un niveau de différenciation génétique élevé, intermédiaire entre l'espèce et la sous-espèce: semi-espèce (MAIBACH, 1985). De plus sur la base des analyses discriminantes, un morphotype est aisé à fixer. D'autres mesures montrent également que *C. xanthostoma* présente des caractéristiques propres: mesures morphométriques, densité du champ anal et, dans une moindre mesure, nombre de cellules anténodales.

Malgré ces trois éléments, une zone d'introgression existe entre *C. xanthostoma* et *C. splendens splendens*. Les méthodes biochimiques et morphologiques confirment la présence d'hybrides, témoins d'une isolation reproductive incomplète.

Tant les analyses biochimiques que morphologiques confirment le degré de différenciation particulier de *C. xanthostoma* par rapport à *C. splendens*. Dès lors nous pouvons confirmer la modification de son statut d'espèce pour celui d'une semi-espèce de *C. splendens*: *C. splendens xanthostoma*. (Il est regrettable que la nomenclature binomiale ne permette pas d'exprimer le concept de semi-espèce).

Statuts taxonomiques des sous-espèces de Calopteryx haemorrhoidalis

Nous n'avons pas mis en évidence un niveau de différenciation génétique séparant les sous-espèces. Il semble donc que le flux génétique soit continu entre les différentes populations. Suite à l'étude d'un important matériel de collections de différents musées en Europe, il s'avère difficile de fixer un morphotype pour chaque sous-espèce. Pour chacune, il existe des individus extrêmes qui pour-

raient indiquer des zones d'hybridation aux limites des aires de distribution respectives:

- *C. h. occasi/C. h. asturica*: Golfe de Gascogne (OCHARAN, 1983);
- *C. h. occasi/C. h. haemorrhoidalis*: La Spezia, Liguria (coll. F. CAPRA);

De tels individus se retrouvent également dans des populations situées au centre des aires de distribution de chaque sous-espèce:

- intermédiaires entre *C. h. haemorrhoidalis* et *C. h. occasi*: Var (DEGRANGE & SEASSAU, 1968); Madrid, coll. J. AUBERT; Algérie, coll. SELYS LONGCHAMPS; Pyrénées-Orientales et Hérault, coll. A. MAIBACH;
- intermédiaires entre *C. h. occasi* et *C. h. asturica*: Ardèche, coll. A. MAIBACH; La Spezia, Liguria, coll. F. CAPRA.

Ces exemples démontrent qu'il n'est pas possible de définir une aire de répartition pour chaque type morphologique. Dans chaque population existe, hormis un type morphologique dominant, une forte proportion de spécimens appartenant à l'un des deux autres types morphologiques.

Les types morphologiques, tels qu'ils sont décrits dans la littérature (*C. h. haemorrhoidalis*, *C. h. occasi*, *C. h. asturica*), ne correspondent pas à des sous-espèces au sens de DOBZHANSKY *et al.* (1977), mais à des formes morphologiques telles que nous les avons définies dans un précédent travail (MAIBACH, 1985). Nous proposons donc de les réunir sous le terme de *Calopteryx haemorrhoidalis*, et d'abandonner la notion de sous-espèces pour celles de formes morphologiques.

Proposition d'une taxonomie révisée du genre Calopteryx

En résumé, nous proposons la classification suivante pour l'Europe occidentale:

SITUATION ACTUELLE	PROPOSITION
<i>Calopteryx virgo</i>	<i>Calopteryx virgo</i>
C. v. virgo	} . . . C. virgo virgo
C. v. padana	
C. v. padana forme Schmidt	
C. v. meridionalis	C. virgo meridionalis
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>
C. h. haemorrhoidalis	} Calopteryx haemorrhoidalis
C. h. occasi	
C. h. asturica	
<i>Calopteryx splendens</i>	<i>Calopteryx splendens</i>
C. s. splendens	C. splendens splendens
C. s. caprai	C. splendens caprai
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	C. splendens xanthostoma

REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis ici de remercier toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide lors de la réalisation de ce travail: MM. les Professeurs P. GOELDIN et P. VOGEL qui ont accepté de diriger cette étude, pendant laquelle leurs conseils et critiques m'ont été précieux. MM. Dr N. PERRIN (Lausanne) pour ses conseils dans les traitements mathématiques, ainsi que Dr J. FORCHELET (Neuchâtel) qui m'a offert la possibilité de réaliser une série de photographies en microscopie électronique à balayage. MM. Drs P. C. BARNARD, M. FITTON (London), P. DESSART (Bruxelles), H. J. DUMONT (Gent), I. BUCCIARELLI, C. CONCI (Milano), F. CAPRA, R. POGGI (Genova) et B. HAUSER (Genève) qui ont mis à ma disposition le matériel nécessaire à cette étude. MM. Drs D. CHERIX et J. HAUSER pour leur lecture critique du manuscrit. Cette étude n'aurait été possible sans les contributions 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.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE, P. 1957. *Note sur les odonates de Dordogne*. Boll. Soc. ent. Fr. 62: 19–25.
- AGUESSE, P. 1968. *Les odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des Iles atlantiques*. Masson, Paris: 257 pp.
- CAPRA, F. 1945. *Odonati di Liguria. Res. Ligusticae LXXI*. Ann. Mus. Civ. St. nat. Genova 62: 253–275.
- CONCI, C. 1952. *Una nuova sottospecie di «Calopteryx virgo L.» dell'Inghilterra*. Boll. Mus. Degl. Ist. Biol. Univ. Genova 24 (154): 67–69.
- CONCI, C. & NIELSEN, C. 1956. *Fauna d'Italia, Odonata*. Calderini, Bologna: XI + 298 pp.
- DEGRANGE, CH. & BOUVET, J. 1963. *Odonates du Vaucluse*. Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble 54–55: 143–153.
- DEGRANGE, CH. & SEASSAU, M.-D. 1968. *Odonates des Alpes-Maritimes*. Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble 59–60: 65–82.
- DENIS, J. R. & BITSCH, J. 1973. *Morphologie de la tête des insectes*. In GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie, Insectes: tête, aile*, vol. 8 (1): 799 pp.
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F. J., STEBBINS, G. L. & VALENTINE, J. W. 1977. *Evolution*. W. H. Freeman and Co., San Francisco: 572 pp.
- DUFOUR, CH. 1982. *Odonates menacés en Suisse romande*. Adv. Odonatol. 1 (1): 43–54.
- DUMONT, H. J. 1972. *The taxonomic status of Calopteryx xanthostoma (Charpentier, 1825) (Zygoptera, Calopterygidae)*. Odonatologica 1 (1): 21–29.
- EUSEBIO, A. 1924. *Contribution à la Faune des Libellulides d'Auvergne*. Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne, 5: 20–22.
- EUSEBIO, A. 1926. *Les Libellulides. Faune d'Auvergne*. Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne, 10: 29–48.
- FRASER, F. C. 1953. *The status of Agrion virgo britannica Conci (Odon., Agrionidae)*. Ent. mon. Mag. 89: 33.
- MAIBACH, A. 1985. *Révision systématique du genre Calopteryx Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. I. Analyses biochimiques*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 58: 477–492.
- MARMELS, J. DE & SCHIESS, H. 1977/78. *Le libellule del cantone Ticino e delle zone limitrofe (Trad. G. Cotti)*. Bol. Soc. Tic. Sc. nat. 1977/78: 31–83.
- NIE, N. H., HADLAIHULL, C., JENKINS, J. G., STEINBRENNER, K. & BENT, D. H. 1975. *Statistical package for social sciences*. Mc Graw-Hill Book Company, New York: 675 pp.
- OCHARAN, F. J. 1983. *Calopteryx haemorrhoidalis asturica, nueva subespecie de Caballito del Diablo del Norte de Espana (Odonata, Zygoptera)*. Bol. Cien. Nat. I.D.E.A. 31: 3–10.
- ROBERT, P.-A. 1958. *Les libellules (Odonates)*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel (Suisse) et Paris: 364 pp.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE. 1840. *Monographie des libellulidées d'Europe*. Paris et Bruxelles: 220 pp.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE. 1853. *Synopsis des Caloptérygines*. Ann. Bull. Soc. ent. Belge (I) 20: 1–73.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE. 1869. *Secondes additions au Synopsis des Caloptérygines*. Bull. Acad. Belg. 2^e série 27: 645–680.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE. 1873. *Troisièmes additions au Synopsis des Caloptérygines*. Bull. Acad. Belg. 2^e série 35: 469–519.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE & HAGEN, H. A. 1850. *Revue des Odonates ou Libellules d'Europe*. Mém. Soc. Roy. Sci. Liège 6: XXII + 408 pp.
- SELYS LONGCHAMPS, E. DE & HAGEN, H. A. 1854. *Monographie des Caloptérygines*. Mém. Soc. Roy. Sci. Liège 9: XI + 291 pp.
- TILLYARD, R. J. & FRASER, F. C. 1938–1940. *A reclassification of the order Odonata based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wings*. Austr. Zool Sydney 9: (1938): 125–169; (1939): 195–221; (1940): 359–396.

(reçu le 15 novembre 1985)