

**Structure démographique et génétique
de quatre populations provençales
de *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera Papilionidae) :
isolement et polymorphisme
dans des populations « menacées »**

M. NAPOLITANO *, H. GEIGER ** et H. DESCIMON *

* Université de Provence, Laboratoire de Systématique Evolutive,
3, place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France

** Universität Bern, Zoologisches Institut, Baltzer-Strasse 3, CH-3012 Bern, Suisse

Résumé

Quatre populations de *P. mnemosyne*, espèce montagnarde, ont été étudiées dans les massifs de Haute Provence. Deux sont situées à la périphérie des Alpes du Sud, à la montagne de Lure et à la montagne de La Chens ; deux autres volent sur le flanc Nord de la Sainte Baume, 60 km au sud. Les effectifs des quatre colonies ont été évalués soit par marquage-recapture soit par estimation visuelle après étalonnage. Les effectifs sont compris entre 1 000 et 10 000 individus. Les observations comportementales montrent que la structure de ces populations est « fermée ». L'électrophorèse des enzymes a porté sur 24 locus. L'hétérozygotie est de 0,16 dans les massifs péri-alpins, 0,08 dans la partie est de la Sainte Baume et 0,04 à l'ouest. Une étude biométrique révèle de même la moindre variabilité à la Sainte Baume. L'étude des résultats de l'électrophorèse par l'analyse factorielle des correspondances révèle des affinités génétiques évidentes entre les populations de La Chens et celles de la Sainte Baume. A l'heure actuelle, peu de perturbations humaines s'exercent sur ces populations. Il est souhaitable qu'il en demeure ainsi.

Mots clés : population, *Parnassius*, polymorphisme, effectif, protection.

Summary

Demographic and genetic structure of four populations of Parnassius mnemosyne (L.) (Lepidoptera Papilionidae) in Provence (France) : isolation and polymorphism in « threatened » populations

Four populations of *P. mnemosyne*, a mountain species, have been studied in the Haute Provence massifs. Two are located on the periphery of the Southern Alps, at Montagne de Lure and Montagne de La Chens, and two others on the Northern slopes of Sainte Baume, 60 km South. The sizes of the four colonies have been evaluated either by marking-releasing or by visual estimation. They lie between 1000 and 10 000 individuals. Behavioural observation shows that population structure is « closed ». Enzyme electrophoresis was carried out upon 24 loci. Heterozygosity was 0.16 in the perialpine populations, 0.08 in the Eastern Sainte Baume population and 0.04 in the Western one. A biometric study revealed also a lesser variability at Sainte Baume.

Factorial correspondence analysis of electrophoresis results disclosed obvious genetic affinity between the Sainte Baume populations and the La Chens one. At the present time, there is very little human perturbation of these colonies. It is advisable that no more intervention should be exercised in the areas concerned.

Key words : population, *Parnassius*, polymorphism, population size, protection.

I. Introduction

Le présent article est un premier aperçu d'une étude des trois espèces du genre *Parnassius* présentes dans les montagnes du bassin méditerranéen en France. Ce genre fournit des exemples de populations menacées par les activités humaines, au point de bénéficier de mesures de protection (HEATH, 1981 ; BLAB & KUDRNA, 1983 ; THOMAS, 1984). Or, la connaissance des paramètres caractéristiques des populations — localisation, effectif, structure, intensité des échanges génétiques — est nécessaire pour définir une stratégie de sauvegarde. L'espèce étudiée ici est *P. mnemosyne*, largement distribuée dans le massif alpin et les Pyrénées ; elle présente des colonies plus restreintes dans le Massif Central. Elle est strictement inféodée à des Fumariacées, les Corydalles bulbeuses, plantes étroitement localisées. Les autres espèces françaises de *Parnassius* se nourrissent de Crassulacées et de Saxifragacées beaucoup plus répandues.

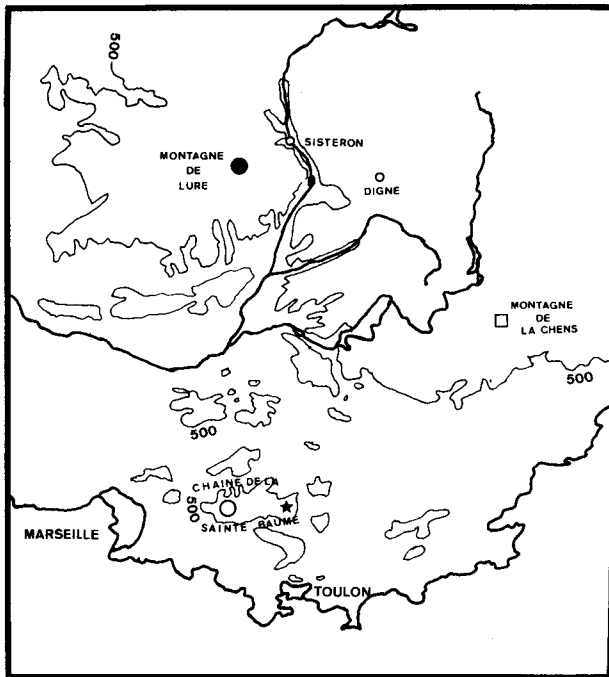


FIG. 1

Localisation des stations échantillonnées.

Location of stations sampled.

Nous présentons ici les résultats d'une étude démographique et génétique de quatre populations provençales. Les deux premières vivent sur le flanc nord de la Sainte Baume, les deux autres, bien moins distantes du « noyau » principal de l'espèce, à la montagne de Lure et à la montagne de La Chens (fig. 1).

II. Matériel et méthodes

Une manipulation de capture-marquage-recapture a été réalisée pendant le mois de juin 1984 non loin du Pic de Bertagne à la Sainte Baume (fig. 2). Les papillons, numérotés au feutre indélébile sur la face postérieure d'une des ailes postérieures, ont été suivis quotidiennement quand les conditions météorologiques l'ont permis. Les données obtenues ont été exploitées par la méthode de JOLLY (1965). Nous avons étudié les déplacements de *P. mnemosyne* en divisant la station en trois zones de superficie comparable, a, b et c (fig. 2). Nous avons développé un modèle simple qui suppose qu'un individu marqué se déplaçant au hasard aurait des chances égales d'être recapturé dans n'importe quelle zone.

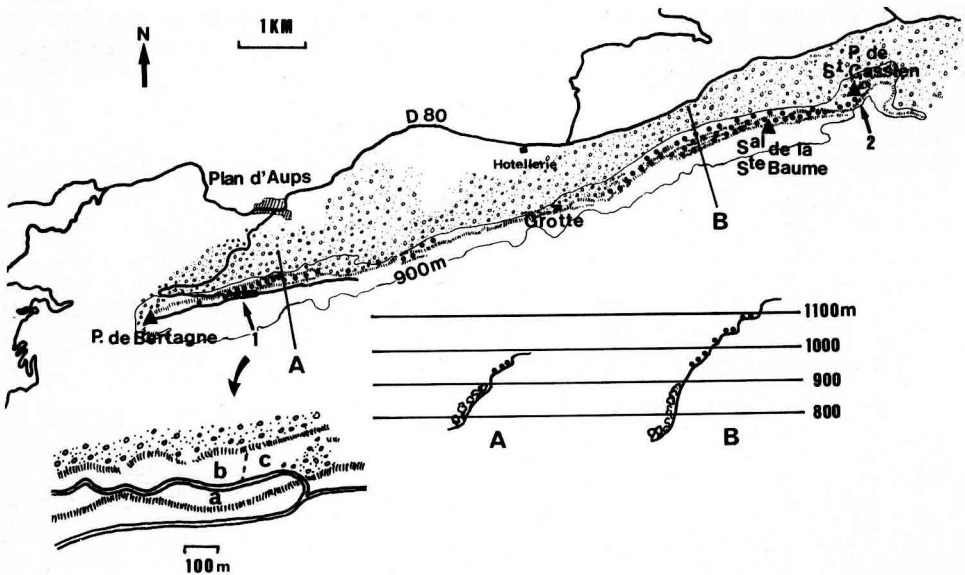


FIG. 2

P. mnemosyne colonies at the Sainte Baume.

A et B : coupe des places de vol occidentale et orientale.

1 et 2 : situation des prélèvements.

Les hachures correspondent aux escarpements.

La courbe de niveau 900 m est figurée.

En vignette, la région 1 agrandie ; a, b et c sont les trois zones ayant servi à observer les déplacements.

P. mnemosyne colonies at the Sainte Baume mountain.

A and B : transects of West and East flight places.

1 and 2 : sampling locations.

Hatching denotes cliffs ; the 900 m isohypse is shown by a fine line ; heavy black lines represent roads.

The box represents region 1 enlarged.

a, b and c : the three zones where displacements have been studied.

Des échantillons ont été prélevés à la montagne de Lure, à la montagne de La Chens et, dans le massif de la Sainte Baume, sur les pentes du Pic de Saint Cassien et au Col de Bertagne. Ils ont été stockés dans l'azote liquide jusqu'au moment de leur analyse. Les thorax ont été broyés dans 10 volumes de tampon TRIS-HCl (0,1M) à pH 8 et les homogénats obtenus centrifugés pendant 10 min à 18 000 g. Les surnageants ont été prélevés et soumis à une électrophorèse verticale sur gel d'amidon selon les méthodes exposées par GEIGER (1982). Les 24 locus suivants ont été étudiés : aldolase (ALD), arginine kinase (APK), fumarase (FUM), glucose-6-phosphate déshydrogénase (G-6-PDH), glutamate oxaloacétate transaminase (GOT-1, GOT-2), glutamate pyruvate transaminase (GPT), glyceraldéhyde-phosphate déshydrogénase (GAPDH), α -glycérophosphate déshydrogénase (α -GPDH), hexokinase (HK1, HK2, HK3), indophénol oxydase (IPO), isocitrate déshydrogénase (IDH1, IDH2), malate déshydrogénase (MDH1, MDH2), enzyme malique (ME1, ME2), 6-phosphogluconate déshydrogénase (6-PGD), phosphoglucomutase (PGM1, PGM2), phosphoglucose isomérase (PGI) et pyruvate kinase (PK). Les bandes ont été interprétées par analogie avec celles d'autres espèces de Lépidoptères où la détermination génétique est connue (GEIGER, 1982).

Douze paramètres caractéristiques des ailes (fig. 3) ont été mesurés au micromètre étalonné. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) a été appliquée aux données génétiques (génotypes enzymatiques) grâce au logiciel ECOLOGIX de Maurice ROUX, en libre accès au CNUSC (Montpellier).

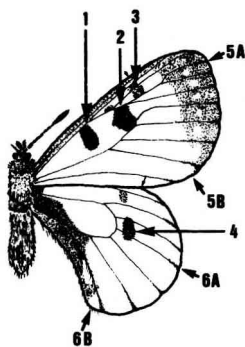


FIG. 3

Paramètres des ailes mesurés.

- 1 : macule discocellulaire
- 2 : macule postdiscale
- 3 : macule subcostale
- 4 : ocelle médian
- 5A : « longueur » de l'aile antérieure
- 5B : « largeur » de l'aile antérieure
- 6A : « longueur » de l'aile postérieure
- 6B : « largeur » de l'aile postérieure.

Measured wing parameters.

- 1 : discocellular macula
- 2 : postdiscal macula
- 3 : subcostal macula
- 4 : median eyespot
- 5A : forewing « length »
- 5B : forewing « width »
- 6A : hindwing « length »
- 6B : hindwing « width ».

III. Résultats

A. Distribution spatiale des peuplements

A la Sainte Baume, les insectes volent sur les banquettes exposées au Nord, au-dessous de la hêtraie et au-dessous de la falaise sommitale (fig. 2). Nous n'avons pas repéré de zones où pousserait la Corydalle en l'absence de son phytophage. Deux stations distinctes peuvent être observées. La première, orientale, occupe une bande de 10 km de long, sur une dénivellation qui atteint 200 m au maximum. La population, abondante, apparaît comme un ensemble de noyaux localisés sur des replats étagés. La seconde station, occidentale, est séparée de la première par une coupure de 2 km. Elle est longue d'environ 3 km et restreinte à une bande altitudinale de 50 mètres. La population y est fragmentée par des avancées forestières et des zones rocheuses d'une largeur de quelques dizaines de mètres.

A la montagne de La Chens, l'habitat s'étend entre 1 200 et 1 700 mètres, sur une surface assez importante sans dimension privilégiée (2 000 m sur 1 500 m), dans un bois clairsemé de hêtres, de sapins et de pins. La localité échantillonnée fait partie d'un ensemble de stations séparées les unes des autres par des intervalles de 10 km. La densité de la population est comparable à celle de la Sainte Baume et la concentration en petites taches est également observée.

A la montagne de Lure, le biotope est le plus restreint de tous. Il s'étend sur 1 à 2 km de longueur et sur une bande de 20 à 50 m de large, comprise entre la crête et le sommet de la forêt du versant Nord, vers 1 600 m d'altitude. La population, peu importante, est, là encore, fragmentée. Une colonie plus nombreuse existe quelques kilomètres en contrebas et l'espèce est connue de quelques localités distantes de 10 à 20 km.

B. Déplacements

Pendant les périodes ensoleillées et peu ventées, les papillons, les mâles en particulier, volent activement au-dessus de la pelouse à Corydalles. Des barrières peu importantes (routes, rideaux d'arbres) sont rarement franchies. Au contraire, les individus égarés en dehors du biotope adoptent un comportement pratiquement migratoire : ils se déplacent plus continûment jusqu'au moment où ils retrouvent une autre pelouse. Des individus erratiques sont observés, quoique rarement, dans la forêt et ses éclaircies, en dessous des biotopes.

Les résultats du suivi quotidien des déplacements des papillons marqués entres les zones a, b et c sont représentés figure 4. Seuls y figurent les individus recapturés. Une proportion importante n'a été capturée qu'une seule fois au cours de la campagne ; ces individus n'ont pas été pris en compte dans l'étude des déplacements (102 en zone a, 83 en b, 85 en c). En zone a, 78,8 % des recaptures totales ont concerné des papillons dont la 1^{re} capture a été réalisée dans cette même zone. Si les individus se déplaçaient au hasard entre les trois secteurs, seulement un tiers des papillons recapturés dans la zone a aurait dû correspondre à des individus initialement marqués dans cette même zone. Le pourcentage obtenu est hautement significatif ($P < 0,05$) et souligne la sédentarité déjà notée à l'observation visuelle. Les zones b et c donnent des résultats comparables au même seuil.

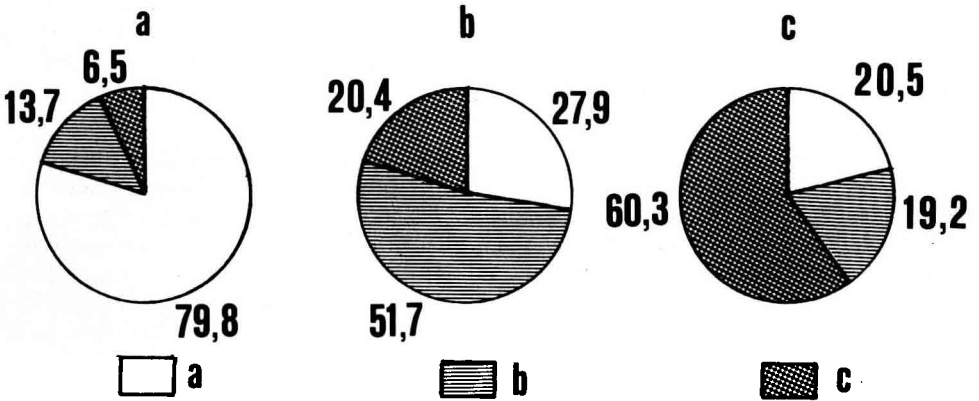


FIG. 4

Déplacements des individus d'une zone à l'autre.

Les cercles a, b, c correspondent aux individus marqués en zone a, b et c, respectivement. Les segments angulaires correspondent au pourcentage d'individus retrouvés dans chaque zone tout au long de la campagne de marquage (11 jours).

Displacements of the individuals from a zone to another one.

a, b, c circles correspond to the individuals marked in zones a, b and c respectively. Angular segments correspond to the percentage of individuals found in each zone during the marking period (11 days).

C. Effectifs

Nous ne donnons ici qu'un résumé, les résultats détaillés devant être publiés par ailleurs. L'éclosion est étalée sur la 1^{re} quinzaine de juin ; l'année où l'étude a été conduite, une période de mauvais temps, avec beaucoup de mistral, a produit un effondrement prématuré de la population. Le nombre de mâles observés est toujours supérieur à celui des femelles. Le nombre total d'adultes volant dans la saison, 1020, a été estimé à partir des effectifs journaliers par la méthode de TABASHNIK (1980). Par extrapolation, la colonie de la région ouest peut être estimée à 3 000 individus environ et celle de la partie est à plus de 10 000. L'évaluation à vue de la population de la montagne de Lure donne à penser qu'elle est peu nombreuse (quelques centaines) alors que celle de La Chens doit comporter au moins 10 000 individus.

D. Analyse électrophorétique

Parmi les 24 locus étudiés, le tableau 1 récapitule les données obtenues en cas de polymorphisme. Le pourcentage de locus polymorphes et le nombre d'allèles détectés va en décroissant des montagnes de La Chens et de Lure à la Sainte Baume. L'échantillon ouest de celle-ci est de surcroît le plus monomorphe. L'évolution du taux d'hétérozygotie est sensiblement parallèle.

En raison des effectifs trop faibles, il n'est pas possible de tester la fréquence des génotypes de chaque échantillon par rapport à une distribution de Hardy-Weinberg.

TABLEAU 1

Résultats des électrophorèses (pour les abréviations, voir le texte)
Results of electrophoreses (for the abbreviations, see in the text)

Population	Sainte Baume Ouest	Sainte Baume Est	Mont. de Lure	Mont. de La Chens
Effectif	14	24	9	15
Hétérozygotie observée	0,04	0,08	0,15	0,16
Hétérozygotie calculée	0,05	0,08	0,16	0,16
Fréquence des locus polymorphes	0,17	0,25	0,29	0,38
MDH1				
85	0,11	0,04	—	—
110	0,89	0,96	1,00	0,67
123	—	—	—	0,33
IDH1				
107	—	—	0,61	—
113	0,96	0,92	0,39	0,93
120	0,04	0,08	—	0,07
PGI				
90	0,71	0,40	0,50	0,23
100	0,29	0,60	0,50	0,60
110	—	—	—	0,17
PGM1				
76	—	—	0,39	—
80	1,00	1,00	0,61	0,66
84	—	—	—	0,20
88	—	—	—	0,03
90	—	—	—	0,10
PGM2				
63	—	—	—	0,10
70	—	—	0,22	0,10
71	—	—	—	0,07
72	—	—	0,33	—
73	—	—	0,06	—
76	1,00	1,00	0,33	0,50
77	—	—	0,06	0,03
80	—	—	—	0,13
86	—	—	—	0,07
GOT1				
104	1,00	1,00	1,00	0,93
108	—	—	—	0,07
GPT				
90	—	0,06	0,61	0,50
94	1,00	0,94	0,22	0,50
98	—	—	0,17	—
HK1				
90	—	0,22	0,38	0,46
98	1,00	0,78	0,62	0,54
HK2				
90	0,61	0,77	0,56	0,80
96	0,39	0,23	0,44	0,20

La statistique F (WRIGHT, 1943 ; NEI, 1977) a été calculée pour 8 locus polymorphes (PGM1, PGM2, GOT1, HK1, HK2, MDH, IDH1, PGI) ; sa valeur est de $0,035 \pm 0,002$ entre les deux populations de la Sainte Baume, de $0,175 \pm 0,013$ entre la Sainte Baume ouest et la Montagne de La Chens et de $0,110 \pm 0,013$ entre les Montagnes de La Chens et de Lure.

L'analyse factorielle des correspondances permet de préciser les rapports entre les caractères alloenzymatiques des quatre colonies (fig. 5). Le plan de projection défini par les axes 1 et 2 (valeurs propres respectives 0,44 et 0,32) divise les populations en deux groupes bien distincts. Le premier, réparti le long de l'axe 1, correspond aux colonies de La Chens et de la Sainte Baume est et ouest. Ces deux dernières occupent une surface réduite au voisinage des axes. Le 2^e groupe, composé uniquement des papillons de la montagne de Lure, est bien individualisé autour du second axe. Bien que réduit, l'échantillon présente trois allèles caractéristiques (PGM1-76, IDH1-107 et GPT-98). Dans le 1^{er} groupe, les allèles présents dans les colonies de la Sainte Baume sont les plus fréquents de la population de La Chens, PGI excepté (tableau 1).

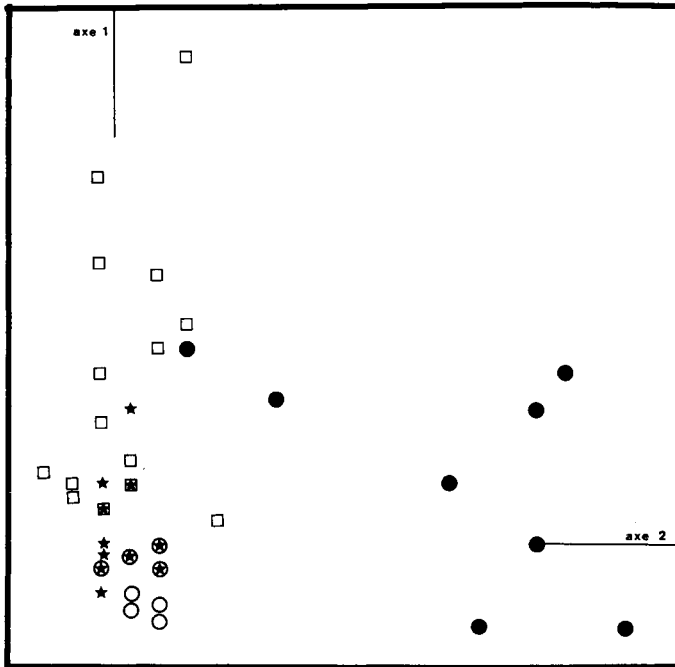


FIG. 5

Projection des individus des 4 populations étudiées sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances.

Projection of the individuals of the 4 studied populations on the two first axes of factorial correspondence analysis.

- : Sainte Baume Ouest (West)
- ★ : Sainte Baume Est (East)
- : Montagne de La Chens
- : Montagne de Lure

E. Analyse biométrique

Le résultat de l'analyse biométrique est consigné dans le tableau 2. La donnée la plus significative est le coefficient d'aplatissement moyen des diverses mesures : il est de 2,74 à La Chens, ce qui dénote une variabilité élevée. Au contraire il est de 3,99 pour la colonie du Col de Bertagne, valeur caractéristique d'une variabilité faible.

TABLEAU 2
Résultats de la biométrie
Biometric results

Population	Sainte Baume Ouest	Sainte Baume Est	Mont. de Lure	Mont. de La Chens
Effectif	24	23	25	24
Aplatissement moyen	3,99	3,28	2,94	2,74
1. L (SE)	31,6 (1,29)	30,6 (1,41)	31,5 (0,95)	32,4 (1,25)
l (SE)	20,5 (1,15)	20,0 (1,24)	20,4 (1,03)	21,2 (0,99)
2. L (SE)	26,6 (0,95)	25,2 (1,61)	26,3 (1,10)	26,9 (1,29)
l (SE)	18,3 (0,64)	17,1 (1,83)	17,5 (0,96)	18,5 (1,04)
3. L (SE)	36,4 (4,66)	34,8 (3,93)	37,6 (3,86)	36,8 (6,03)
l (SE)	25,8 (3,55)	24,5 (3,75)	29,9 (5,54)	28,6 (4,99)
4. L (SE)	32,7 (3,88)	31,5 (2,82)	32,4 (3,03)	34,3 (2,81)
l (SE)	18,6 (3,02)	19,5 (2,96)	23,2 (3,81)	23,4 (4,36)
5. A (SE)	27,4 (4,38)	24,7 (5,17)	30,7 (7,39)	26,2 (9,34)
B (SE)	22,9 (4,04)	22,1 (3,59)	24,5 (4,22)	22,7 (6,15)
6. A (SE)	31,5 (5,14)	26,3 (4,81)	38,2 (6,17)	33,8 (8,94)
B (SE)	18,6 (3,29)	18,4 (3,09)	21,3 (3,44)	21,3 (4,31)

L : longueur.

l : largeur.

SE : erreur standard.

Les numéros renvoient aux paramètres des ailes définis en figure 3.

Le coefficient d'aplatissement est donné par le rapport :

$$\frac{m_4}{(m_2)^2}$$

m_2 et m_4 étant les moments centrés d'ordre 2 et 4 respectivement. Le coefficient d'aplatissement d'une courbe normale est de 3 ; une valeur inférieure à 3 dénote une distribution plus aplatie qu'une courbe normale, une valeur supérieure à 3 une distribution plus pointue.

L : length.

l : width.

SE : standard error.

Numbers refer to wing parameters defined in figure 3.

The kurtosis coefficient is given by the ratio :

$$\frac{m_4}{(m_2)^2}$$

m_2 and m_4 are the centered moments of order 2 and 4, respectively. The kurtosis of a normal curve is 3 ; a value inferior to 3 denotes a distribution flatter than a normal curve, a value superior to 3 a more pointed distribution.

IV. Discussion

Les observations exposées permettent de se faire une première idée de la structure des peuplements de *P. mnemosyne* en Haute Provence, des échanges qui peuvent s'y effectuer et des barrières qui s'y opposent.

Les effectifs observés sont du même ordre que ceux connus chez des espèces voisines (MATSUMOTO, 1984, 1985). Ils sont, à première vue supérieurs au seuil qui pourrait produire une dérive génétique intense, génératrice d'extinction (WRIGHT, 1948 ; SHAFFER, 1981 ; EHRLICH, 1983). Cependant, se pose le problème de l'effectif réellement impliqué dans la reproduction : la proportion importante de papillons disparaissant précocement suggère qu'il est inférieur à l'effectif global.

La survie de l'espèce est avant tout conditionnée par la présence d'une plante nourricière très localisée. La tendance observée et vérifiée par les marquages à la sédentarité des papillons possède une signification adaptative évidente. De plus, les biotopes où vit *P. mnemosyne* sont souvent fragmentés par des barrières mineures. Il semble donc que le brassage à l'intérieur des peuplements soit relativement peu vigoureux. Cependant, définir les capacités de dispersion réelles de ces papillons est difficile. Ce sont de bons voiliers, capables de couvrir plusieurs kilomètres en une heure, mais on les voit parcourir inlassablement une surface restreinte. Ils apparaissent sédentaires quand leurs *preferenda* sont satisfaits, mais ils sont beaucoup plus mobiles dans le cas contraire. Le plus raisonnable est néanmoins de classer *P. mnemosyne* parmi les espèces à populations « fermées » (EHRLICH & RAVEN, 1969).

La discontinuité qui interrompt les biotopes de la Sainte Baume fournit un exemple d'obstacle de dimension moyenne, *a priori* franchissable en moins d'une heure. Cependant, compte tenu des données précédentes et de l'étroitesse du cap à tenir pour effectuer la jonction, il est vraisemblable que les échanges d'individus sont très restreints. *A fortiori*, ceux-ci sont encore plus faibles entre les colonies de Lure et de La Chens et leurs voisines, distantes d'au moins 10 km. Par ailleurs, il nous semble inconcevable que des papillons aient pu arriver à la Sainte Baume par leurs propres moyens dans les conditions écogéographiques actuelles. On connaît cependant de nombreux exemples de dispersion plus ou moins passive à longue distance chez les Lépidoptères ; de tels événements peuvent être à l'origine d'une colonisation, mais leur influence sur la structure génique ne peut être que très faible.

Les données obtenues grâce à l'électrophorèse sont en accord avec les observations précédentes. Les effectifs disponibles ne permettent pas de savoir si les échantillons étudiés sont panmixtiques. En revanche, les deux peuplements, occidental et oriental, de la Sainte Baume ne le sont pas entre eux, bien que la valeur basse de la statistique *F* de WRIGHT montre l'homogénéité de la structure génique. L'analyse factorielle des correspondances illustre clairement les fortes affinités des populations de la Sainte Baume avec celle de la Montagne de La Chens, dont elles ne représentent qu'une version appauvrie. Cependant, la valeur élevée de la statistique *F* suggère qu'il n'y a pas de flux génique efficace entre elles à l'heure actuelle.

Les taux d'hétérozygotie des deux populations périalpines sont du même ordre de grandeur que ceux mentionnés chez d'autres Lépidoptères, en particulier *Parnassius apollo* (RACHELI *et al.*, 1983). Ce type de comparaison a été vivement critiqué (SIMON & ARCHIE, 1985) car il dépend trop des facteurs instrumentaux. En revanche, effectuées

sur les mêmes systèmes enzymatiques, ces comparaisons sont *a priori* valables. Dans ces conditions, l'hétérozygotie bien moins élevée des populations de la Sainte Baume nous paraît largement significative ; elle s'ajoute à une proportion de locus polymorphes plus faible et à une variabilité phénotypique inférieure. Chez *P. apollo*, RACHELI *et al.* (1983) relèvent également le taux d'hétérozygotie diminuée d'une population italienne isolée.

La description des sous-espèces de *P. mnemosyne* dans les Alpes du Sud a souvent été arbitraire ; DUJARDIN (1966, 1967) a cependant tenté de définir des « unités taxonomiques » reposant sur un échantillonnage assez large. Notre étude biométrique n'a permis de mettre en évidence aucune différence significative entre les populations, bien qu'elles correspondent aux « unités taxonomiques » de DUJARDIN. Au contraire, l'analyse des données génotypiques permet d'isoler nettement la population de Lure et de regrouper les trois autres dans un même ensemble. Ce groupement coïncide de manière satisfaisante avec la géographie, car il existe une continuité de relief entre les massifs de la Haute Provence et de la Sainte Baume, alors que la coupure de la Durance définit une autre région.

V. Conclusion

P. mnemosyne semble être une espèce à populations « fermées » — mais ce concept nous paraît trop schématique. Cette caractéristique est liée aux contraintes qu'impose le maintien dans un biotope restreint. Des barrières de quelques kilomètres constituent déjà des obstacles sérieux aux échanges. La diversité génétique des populations de la Sainte Baume est nettement appauvrie par rapport à celle des deux autres, même si celles-ci apparaissent passablement isolées à l'heure actuelle. La colonie de la Sainte Baume présente de nettes affinités avec celles du Haut Verdon.

Les populations de la Sainte Baume sont-elles menacées ? Leur faible diversité génétique pourrait le faire penser, mais leur densité et leur effectif sont du même ordre que ceux d'autres colonies moins isolées. Malgré quelques boisements en cèdres, les biotopes sont, à l'heure actuelle, remarquablement exempts d'interventions humaines. Il nous paraît souhaitable qu'il en demeure ainsi, simplement.

Reçu le 3 mars 1986.

Accepté le 5 juin 1987.

Remerciements

Nous remercions le Professeur A. SCHOLL, Université de Berne, de nous avoir permis d'utiliser les facilités de son laboratoire. Les critiques et suggestions d'un lecteur anonyme nous ont permis d'améliorer le contenu de cet article.

Références bibliographiques

- BLAB J., KUDRNA O., 1983. *Hilfsprogram für Schmetterlinge*. 135 p., Naturschutz aktuell Nr. 6, Kilda Verlag, Greven.
- DUJARDIN F., 1966. Papilionidae (Lep.), espèces de France et sous-espèces des Alpes-Maritimes (Suite). *Entomops*, **1**, 255-261.
- DUJARDIN F., 1967. Papilionidae (Lep.), espèces de France et sous-espèces des Alpes-Maritimes (Suite). *Entomops*, **2**, 135-144.
- EHRlich P.R., 1983. Genetics and the extinction of butterfly populations. In : SCHONEWALD-COX C.M., CHAMBERS S.M., MACBRIDE B., THOMAS L. (ed.), *Genetics and conservation*, 152-163, Benjamin/Cummings, London.
- EHRlich P.R., RAVEN P.H., 1969. The differentiation of populations. *Science*, **165**, 1128-1132.
- GEIGER H.J., 1982. *Biochemisch-genetische Untersuchungen zur Systematik und Evolution von Weisslingen des europäischen Faunengebietes (Lepidoptera, Pieridae)*. Inaugural Dissertation. Universitätsdruckerei, Bern.
- HEATH J., 1981. Threatened Rhopalocera (Butterflies) in Europe. *Nature and environment*, series N° 23, 157 p., European Committee for nature and natural resources, Conseil de l'Europe, Strasbourg.
- JOLLY G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration, stochastic model. *Biometrika*, **52**, 225-247.
- MATSUMOTO K., 1984. Population dynamics of *Luedorfia japonica* Leech (Lepidoptera : Papilionidae). 1. A preliminary study of the adult population. *Res. Pop. Ecol.*, **26**, 1-12.
- MATSUMOTO K., 1985. Population dynamics of the Japanese clouded Apollo, *Parnassius glacialis* Butler (Lepidoptera : Papilionidae). 1. Changes in population size and related parameters for successive generations. *Res. Popul. Ecol.*, **27**, 301-312.
- NEI M., 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.*, London, **41**, 225-233.
- RACHELI T., CIANCHI R., BULLINI L., 1983. Differenziamento e variabilità genetica di alcune sottospecie di *Parnassius apollo* (Lepidoptera : Papilionidae). In : *Atti XIII Congr. Naz. It. Entomol.*, Sestriere-Torino, 1983, 491-498.
- SHAFFER M.L., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, **31**, 131-134.
- SIMON C., ARCHIE J., 1985. An empirical demonstration of the lability of heterozygosity estimates. *Evolution*, **39**, 463-467.
- TABASHNIK B.E., 1980. Population structure of Pierid butterflies. 3. Pest populations of *Colias philodice eriphyle*. *Oecologia* (Berl.), **47**, 175-183.
- THOMAS J.A., 1984. The conservation of butterflies in temperate countries : past efforts and lessons for future. In : VANE-WRIGHT R.I., ACKERY P.R. (ed.), *The biology of butterflies*, 333-353, Symp. Roy. Soc., 11, London.
- WRIGHT S., 1943. Isolation by distance. *Genetics*, **16**, 114-138.
- WRIGHT S., 1948. On the roles of directed and random changes in gene frequencies in the genetics of populations. *Evolution*, **2**, 279-294.