

Un phénomène écologique singulier, mais complexe,  
l'amphiphénotisme, observé chez des Piérides.

Cas des *Leptidea* des Pyrénées-Orientales; cas de *Pieris napi* L.  
dans le Haut-Jura (Note d'écologie jurassienne n<sup>o</sup> 1)

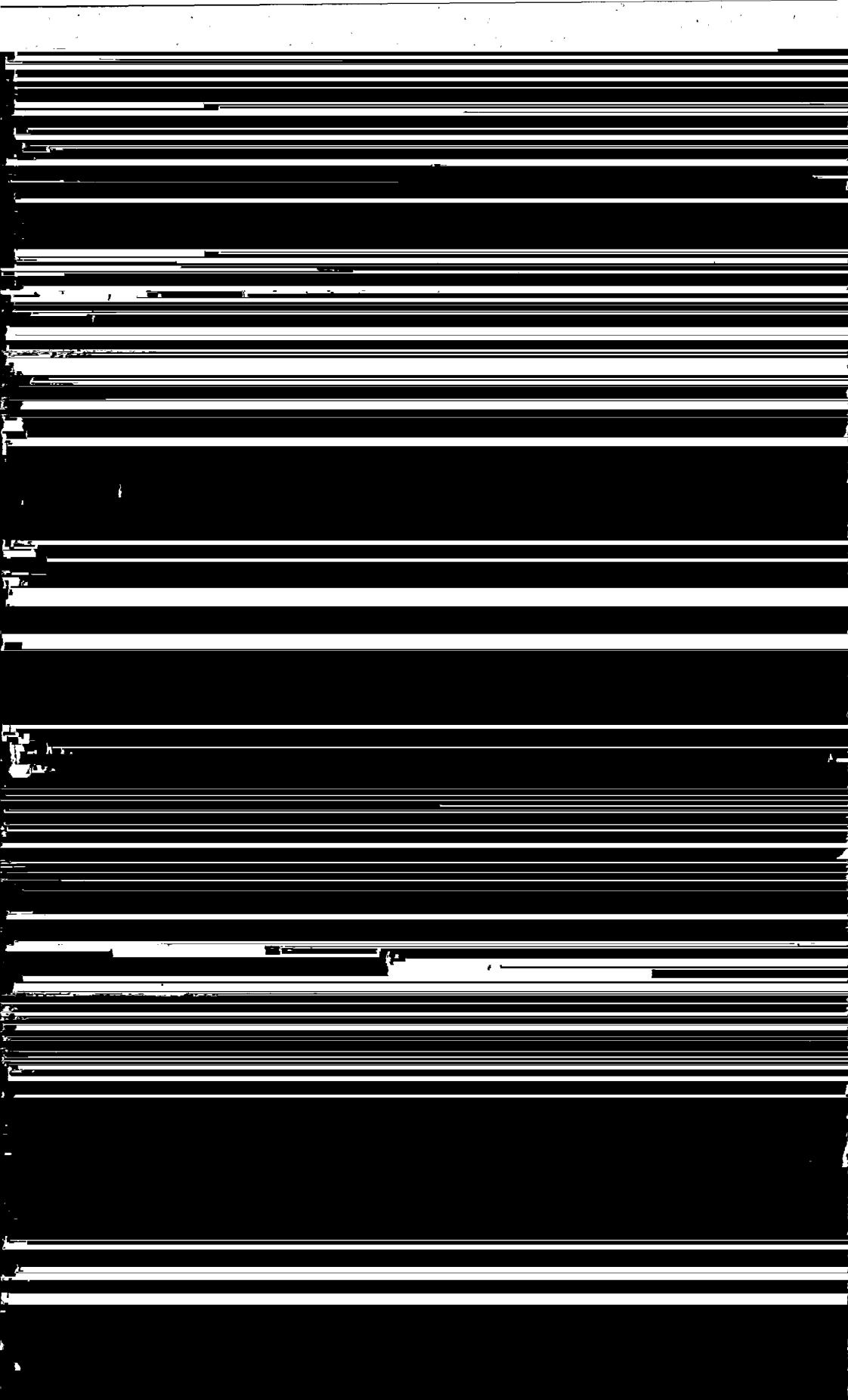
par P. RÉAL

---

C'est seulement en 1962 que j'ai pu me rendre compte, avec une précision acceptable, d'un phénomène écologique apparemment non évoqué jusqu'ici.

J'ai pu établir les constatations nécessaires en examinant l'apparition des Rhopalocères surtout *Pieridae* dans la vallée de Nohèdes (Pyrénées-Orientales) où j'ai séjourné entre le 16 et le 21 juillet.

Chez les *Pieridae*, comme chez les Rhopalocères en général, il existe deux générations successives dans l'année, une vernale et une estivale, bien séparées,



Mais à 1.300 m d'altitude il ne doit subsister qu'une génération vernale que j'ai donc rencontrée et qui est à tout prendre une *farpa* Fruhst. Chr. BOLLOW, dans le Supplément au Volume I de SEITZ, paraît assimiler bien vite *farpa* à *rossii* Stef. qui est une troisième génération...

Je ne possède pas encore de documents assez probants pour adjoindre aux précédentes des indications ayant trait aux *Melitaea* (*Nymphalidae*), ni aux *Lycaenidae* bien que *Lycdena phlaeas* L. paraisse nettement montrer un mélange de populations.

Il faut en tout cas rapprocher des faits précédents la rencontre simultanée

pentès sèches se déplacent à la recherche de conditions qu'ils ne rencontrent pas sur place.

Dans les endroits secs les chenilles peuvent vivre sur *Dorycnium* et peut-être *Lotus* tandis que, sous couvert, les plantes hôtes peuvent être les *Lathyrus*, *Orobus* et *Vicia*.

On pourrait penser qu'il y a seulement un déplacement horizontal et que des conditions écologiques différentes pourraient, à la même époque, produire sur des exemplaires de la même génération des formes différentes. Je me suis arrêté sur cette hypothèse, mais je ne crois pas pouvoir la retenir. En effet, il existe quelques stations où les conditions écologiques peuvent passer pour intermédiaires entre celles des adrets et celles des ubacs. Or on ne trouve jamais d'exemplaires intermédiaires entre les sombres et les clairs. Cela procède donc obligatoirement de l'intervention d'un autre facteur qui est la durée d'une génération, suffisante à elle seule pour séparer les individus naissant dans les biotopes de caractère différent : dans les terrains convenables, *L. sinapis* prend automatiquement l'avance en question ; on ne peut savoir encore exactement comment, et des relevés écologiques précis seraient nécessaires pour traduire en chiffres les différences écologiques, mais nous devons le constater dès maintenant.

Corrélativement une expérimentation pourrait nous renseigner sur l'aptitude des conditions écologiques différentes à induire l'apparition de formes différentes, et sur l'incapacité probable d'une souche à produire à la suite deux formes identiques (vernales) ou dès l'abord une forme estivale. En effet, dans tous les pays même les plus méridionaux, la première génération reste toujours sombre en dessous...

Affirmer, enfin, que le synchronisme est parfait serait exagéré. J'ai bien précisé dès le début que, des exemplaires de première génération, la plupart avaient déjà volé et étaient un peu frottés ; quelques-uns étaient déjà très fatigués ; par contre, ceux de seconde génération étaient presque tous en bon état. Il n'y aurait eu aucune raison de trouver cette différence s'il ne s'agissait pas de deux générations différentes. On comprendrait mal, autrement, pourquoi ce ne seraient pas les exemplaires des endroits ensoleillés qui seraient les plus frottés, étant éclos forcément les premiers...

Il ne peut donc y avoir qu'une succession peu marquée, mais réelle, donc un cycle différent dans des biotopes différents.

Ce phénomène se complique en outre d'un déplacement vertical des formes de *L. sinapis*.

On observe en effet assez bien le déplacement horizontal, mais le déplacement vertical est encore plus frappant.

Le relief, dans cet endroit, est très accidenté et les exemplaires provenant des creux tendent à monter au cours de la journée. Or les parties basses sont pour la plupart fortement dégarnies d'essences arborescentes et les ravins donnent presque tous directement sur des thalwegs dénudés situés vers 1.000 m. Malgré un certain encaissement ces derniers sont en très nette avance phénologique sur les hauteurs qui sont boisées. Il s'ensuit donc un brassage vertical des populations et il est très évident que la plupart des individus que l'on capture se font prendre en montant le matin et jusque vers 15 heures, le long des ruisselets et au passage

des gués tandis qu'un beaucoup plus petit nombre parcourent les croupes montagneuses voisines, desséchées.

Ces mélanges de populations doivent avoir des conséquences et doivent poser des problèmes. J'ai constaté non sans surprise qu'on trouve en coexistence surtout des mâles; la proportion des femelles n'atteint pas 1/10 des captures. J'ai dit plus haut que la première génération paraissait déjà assez avancée. Habituellement chez les Rhopalocères on trouve alors surtout des femelles et, au début de la génération suivante, il est normal de trouver encore quelques femelles attardées et en mauvais état. Or ici, cela ne paraît pas être le cas.

C'est qu'en effet le déplacement paraît être le fait d'un seul sexe : les mâles surtout volent dans le voisinage de leur plante hôte, ou bien vers des biotopes différents. S'il en est ainsi, on conçoit que le degré d'endémisme des populations représentant pendant la deuxième quinzaine de juillet, l'une la première génération, l'autre la seconde, puisse être maintenu malgré tout. La coexistence des deux ne serait donc que partielle et n'aurait guère d'importance en ce qui concerne la descendance. Cela préserverait l'action de facteurs internes éventuels, tels que ceux qui sont évoqués plus haut, et susceptibles de régler la morphologie des deux générations différentes.

Second point, les femelles que j'ai vu « papillonner » avec des mâles se sont trouvées (hasard dû à un petit nombre de captures?) correspondre au point de vue morphologique aux mâles de même génération. Cette observation est encore trop fragmentaire, mais si elle s'avère générale, elle suppose que la reconnaissance et la distinction est faite par les papillons eux-mêmes, entre générations. Le mécanisme d'une telle reconnaissance ne serait même pas nouveau.

On sait que, lorsque des migrations de Piérides se produisent, il est exceptionnel que les migrantes se mélangent aux sédentaires; il est un peu moins rare que des sédentaires suivent les migrantes, quelque temps au moins. Il existe certainement un facteur interne qui préside à la séparation des deux populations. On sait que les migrantes sont sexuellement immatures et que leurs sécrétions internes sont différentes de celles des matures : leurs sécrétions externes le sont probablement aussi, et en particulier celles des touffes odorantes, lesquelles sont précisément des organes jouant un rôle dans les relations entre individus et entre sexes différents.

On voit couramment papillonner ensemble des Piérides non assorties, mais bientôt ce manège cesse si les partenaires sont soit d'espèces différentes, soit de sexe identique et la séparation paraît résulter de la perception de parfums émis. Ces sécrétions sont parfois très perceptibles à l'odorat humain et il est de constatation courante que celles d'espèces voisines sont différentes. Il en est ainsi entre *Colias hyale* L. et *Colias australis* Vity., la seconde n'ayant pas l'odeur aromatique de la première (voir BERGER).

Cela nous conduirait donc à vérifier que les parfums émis diffèrent d'une génération à l'autre : cela est bien possible, le chimisme des aliments ingérés et d'autres causes analogues pouvant intervenir. Cette vérification sera tentée.

Je dois avouer que, ne connaissant pas bien la *Leptidea lathyri* Bsd. (ex *L. duponcheli* Stgr.), j'avais d'abord cru avoir affaire, pour les exemplaires sombres en dessous, à cette espèce, et cela me semblait confirmé par la séparation

morphologique et parce que le mélange des deux formes ne s'observait pas partout : je reconnus assez vite mon erreur, mais pour être plongé dans la perplexité, ce qui amena les réflexions précédentes.

Ce genre de confusion a déjà été commis, d'après ce que je crois. En examinant mes *Leptidea*, après mon retour, je fus un peu surpris de trouver des exemplaires de génération vernale tout à fait semblables aux *pseudoduponcheli* de la Montailla, mais capturés le 3 juillet 1946 dans le Massif du Sancy, à Chaudefour, ainsi qu'au Curtillard (Belledonne) le 15 juillet 1941 et au Col de Bluffy (Haute-Savoie) le 7 août 1939...

Je ne peux m'empêcher de rapprocher ce fait de la citation du Catalogue de L'HOMME pour *L. duponcheli* : Cantal : Murat, juin (M. Sand). On sait que beaucoup de signalisations de SAND sont fausses, non que cet auteur ancien ait été mauvais systématiseur, mais parce qu'il attribuait trop facilement à une espèce voisine qu'il ne connaissait pas, les exemplaires qui ne cadraient pas avec une première espèce. Souvent cet auteur a soulevé des questions intéressantes, qui n'ont reçu de solution que tardivement, parce qu'il n'a pas su rester sur un point d'interrogation. Je pense qu'il s'agit là d'exemplaires semblables à ceux que j'ai trouvés moi-même dans cette région; quant à dire s'il y a eu là des cas d'apparition plus ou moins simultanée de formes différentes, on ne peut que le supposer.

Après mon séjour dans les Pyrénées-Orientales, je pensais classer cette question jusqu'en 1963. Je m'étais décidé à mettre un nom sur ce phénomène qui ne correspond pas à une imbrication de générations successives. Dans ce second cas, en effet, il devient impossible de déterminer, sans avoir recours à des comptages compliqués, à quelles générations on a affaire et même, souvent, on ignore combien de générations se succèdent dans une année. Les deux phénomènes sont donc parfaitement distincts et, si la séparation physiologique des lignées ayant un cycle différent est vérifiée, il n'existe même aucun rapport entre eux. Je propose donc le terme d'« *amphiphénotisme* », ce qui signifie apparition des deux générations à la fois; ces deux générations peuvent ne pas être celles qui se succèdent normalement, mais par exemple la première et la troisième (cas de *Pieris manni*). Par rapport à l'amphiphénotisme, l'imbrication des générations constituerait un « *épiphénotisme* ».

Reste à définir l'usage de ce vocable. A mon avis le qualificatif « *amphiphénotique* » doit caractériser, pour une espèce donnée, une région de petite dimension; les limites de cette dimension doivent être définies par la distance sur laquelle les représentants de l'espèce peuvent se déplacer d'eux-mêmes, ce qui exclut le transport par les coups de vent et les comparaisons appuyées sur des aires de vol séparées. Ainsi la vallée de Nohèdes dans sa partie supérieure est *amphiphénotique* pour *L. sinapis*.

Il ne me semble pas que cela nuise à la clarté du terme de pouvoir également dire d'une espèce qu'elle est *amphiphénotique* dans un périmètre donné : *L. sinapis* est *amphiphénotique* dans la partie supérieure de la vallée de Nohèdes.

## Note d'Ecologie jurassienne n° 1

Or, au mois d'août j'ai recommencé à chasser dans les tourbières du Haut-Jura et ce n'est pas sans surprise que j'ai retrouvé ce phénomène d'amphiphénotisme!

En effet, au moment où je trouvais *Colias palaeno* L. et *Chortobius tullia* Muller (voir notes sur ces espèces), on pouvait noter que les *Pieris napi* L. des générations vernal et estivale se trouvaient mélangées dans les tourbières. Et, soit dit en passant, on pouvait récolter en même temps *Anthocharis cardamines* L. et une *Leptidea sinapis* L. vernal presque parfaitement semblable à celle des Pyrénées-Orientales (11 août 1962).

Contrairement à ce qui s'est passé dans les Pyrénées, je ne me suis pas parfaitement rendu compte du phénomène sur le terrain et c'est seulement en préparant le matériel que j'ai débrouillé la question. Je ne puis apporter de conclusions très précises, parce que je n'ai pas récolté un nombre très élevé d'exemplaires et parce que le phénomène est plus compliqué que chez *L. sinapis* pyrénéenne.

Il apparaît en effet qu'il existe plusieurs populations concomitantes ayant des caractères assez nets : il y en a au moins trois.

La première est celle de première génération : le fond du dessous des ailes postérieures est jaune très pâle un peu verdâtre; les nervures sont chargées de noir, largement et jusqu'au bout à l'aile postérieure. Il s'agit sans aucun doute d'une population endémique (ou endogène) de la tourbière.

A l'opposé se rencontrent de nombreux exemplaires de seconde génération, grands, à dessous d'un jaune vif sous l'aile postérieure, et à nervures peu marquées de noir. Ce sont probablement les exemplaires qui proviennent de l'extérieur de la tourbière (exogènes) car on en rencontre seulement de semblables le long des routes et dans les pâtures.

Mais on trouve une troisième population comprenant de petits individus presque aussi jaunes sous l'aile postérieure. Les mâles de cette population sont faciles à distinguer des exogènes non seulement par leur taille plus petite et leur coupe d'ailes plus ronde, mais par la forme de leur tache apicale grise sur l'aile antérieure. Chez les exogènes cette tache est prolongée jusqu'à la limite discale, en face de la macule isolée entre M3 et Cu 1, par un lavis bien écaillé de noir qui lui donne une forme rectangulaire : ce lavis est au contraire réduit ou très réduit chez les endogènes; en outre, dans le milieu des deux ou trois premiers intervalles en arrière de l'apex, la zone gris-noir est coupée radialement par des raies blanches. L'ensemble de la zone sombre décroît de largeur régulièrement d'avant en arrière et sa limite du côté proximal décrit un arc de cercle assez régulier. Il semble qu'il s'agisse d'une seconde génération qui a vécu sur place (endogène) mais qui est soit partielle, issue des premiers exemplaires vernal éclos, soit développée sur une nourriture insuffisante.

Enfin il y a une petite série d'exemplaires qui présentent des caractères moins tranchés au point de vue coloration, mais qui sont de grande taille et nettement de seconde génération : le dessous des ailes postérieures est jaunâtre, mais sans nuance verdâtre et les ombres grises s'étendent le long des nervures en s'atténuant rapidement sur le disque, surtout chez les femelles. Il est probable qu'on a affaire à une partie de la seconde population, originaire de l'extérieur.

Si, à cause de la quatrième population, la limite entre les exemplaires de première et de seconde génération n'est pas parfaitement nette, il est certain qu'entre ceux de seconde génération, endogènes et exogènes, la confusion paraît impossible.

Le 11 août, j'ai noté 20 % de mâles et 80 % de femelles endogènes contre 57 % de mâles et 43 % de femelles exogènes dans l'intérieur de la tourbière des Cerneux-Monnots. Donc là, comme pour *Leptidea sinapis* dans la vallée de Nohèdes, il semble apparaître une différence importante dans la propension des mâles et des femelles à se déplacer hors de leur milieu d'origine, et ce, d'autant plus que la seconde génération en tourbière ne peut qu'être en retard sur celle des parties extérieures.

Une autre constatation paraît donc s'imposer : la seconde génération endogène serait beaucoup plus brève que l'exogène et le % de femelles s'élèverait beaucoup plus rapidement : c'est une raison pour penser qu'il s'agit d'une génération partielle.

Le 22 août, dans la tourbière de Frasné, entre la route de Bonnevaux et le Moulin Lotaud, j'ai retrouvé deux mâles et une femelle de première génération, d'ailleurs très frottés, un mâle et une femelle de la seconde génération endogène et un couple de seconde génération exogène. Je pense qu'avec une certaine habitude il sera possible de faire des comptages portant sur un nombre élevé d'individus et j'espère, en 1963, pouvoir donner une étude biométrique de ces formes.

Le problème se pose maintenant de comprendre pourquoi il se produit un mélange de populations de *P. napi*.

Il paraît probable que la tourbière exerce une attraction par suite de la présence d'une humidité résiduelle : celle-ci se maintient toute l'année malgré la sécheresse qui atteint parfois gravement les sols calcaires des prairies à l'entour. Dans certaines fermes, lorsque l'eau manque, on va creuser dans les tourbières pour rapporter l'eau aux bestiaux. De plus, les prairies sont assez vite dépourvues de fleurs butinables tandis que dans la tourbière on trouve notamment des Cirses (surtout *Cirsium palustre* Scop.) qui sont très visités par les Piérides (en particulier *Colias palaeno*). Cette attirance est telle qu'on voit arriver même *Colias australis* Vrt. qui vit en principe sur l'*Hippocrepis comosa* L., Papilionacée des pelouses sèches poussant à bonne distance des tourbières. Quant à la bruyère (*Calluna*), elle ne me paraît pas jouer pour ces espèces un rôle notable à cette époque de l'année.

Les facteurs retardant l'évolution des cycles dans les tourbières ne me sont pas encore bien familiers et ne sont peut-être pas tous bien définis. Mais l'embrouillement et le sous-enseulement paraissent être des facteurs primordiaux ainsi que le refroidissement dû à l'évaporation pendant l'ascension du soleil. Il existe une bibliographie sur ce sujet : je me propose de préciser ces points ultérieurement.



En résumé, le phénomène écologique que je propose de nommer *amphiphé-*  
*notisme* consiste en une rencontre normale, en des emplacements très limités, d'in-

P. RÉAL

---

UN PHENOMENE ECOLOGIQUE SINGULIER,  
MAIS COMPLEXE, L'AMPHIPHENOTISME, OBSERVE  
CHEZ DES PIERIDES.

CAS DES *LEPTIDEA* DES PYRENEES-ORIENTALES;  
CAS DE *PIERIS NAPI* L. DANS LE HAUT-JURA

(Note d'écologie jurassienne n° 1)

---

Extrait des Annales scientifiques de l'Université de Besançon

2<sup>e</sup> Série — ZOOLOGIE, fasc. 17 — 1962.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 33928, ex 1

Cote : B

M 194