RÉVISION SYSTÉMATIQUE DES BATHYSCIINAE SOUTERRAINS DES MONTS APUSENI

I. VARIABILITÉ INDIVIDUELLE ET VALEUR TAXONOMIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DANS LA SÉRIE PHYLÉTIQUE DE *DRIMEOTUS* (COLEOPTERA, BATHYSCIINAE)

GH. RACOVIȚĂ

Surtout au niveau infraspécifique, les diagnoses des Bathysciinae utilisent en grande mesure des caractères morphologiques à variation continue. Aussi, la différenciation des taxons implique le plus souvent des formules comparatives, donc relatives. Afin de diminuer cet inconvénient, une étude biométrique a été entreprise sur des échantillons de 100 individus, mâles et femelles, provenant de grottes situées principalement dans l'aire de répartition de *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae*. L'analyse de la distribution des fréquences des caractères dimensionnels et morphométriques usuels, de même que l'application des méthodes de la taxonomie numérique, montrent finalement qu'il est possible d'établir des critères statistiques pour la différenciation des populations, des sous-espèces et des espèces.

INTRODUCTION

De même que dans l'ensemble de la sous-famille de Bathysciinae, les espèces et surtout les sous–espèces appartenant à la série phylétique de *Drimeotus* – qui peuple en exclusivité le domaine souterrain des Monts Apuseni, en Transylvanie (Roumanie) – ont été décrites jusqu'à présent en employant des caractères concernant essentiellement, voire uniquement, la morphologie externe (Ienișțea, 1955, Jeannel, 1923, 1924, 1930). En outre, ces caractères sont très souvent des variables aléatoires continues, de sorte que les diagnoses comprennent forcément des syntagmes comparatifs, auxquels les adverbes «plus» ou «moins» impriment un sens relatif impossible à éviter. La conséquence en est que, lorsqu'on doit établir le statut taxonomique d'une population cantonnée dans un habitat nouvellement découvert, on ne peut en aboutir de façon satisfaisante que si on dispose d'un indispensable matériel de comparaison. Cette nécessité n'est cependant guère exceptionnelle, car elle apparaît couramment dans maints autres groupes systématiques. Mais au moment où des sous-espèces sont décrites à partir d'un nombre très faible d'individus, un inconvénient vraiment important survient. En effet – tel que nous allons le voir de plus près en peu de temps –, la variabilité individuelle des caractères quantitatifs est tellement grande, que la différenciation des taxons infraspécifiques ne peut être, dans pareilles situations, que sujette à caution. Pour surmonter la difficulté, la seule solution est d'augmenter aussi

Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitza», t. XXXIV, p. 103–129, Bucarest, 1995

beaucoup que possible l'effectif de tels échantillons et de faire appel à des méthodes statistiques appropriées, pour que la décision finale soit fondée sur des éléments plus objectifs que ceux qui peuvent résulter de l'examen de quelques individus.

Nous allons donc essayer en ce qui suit de préciser en quelle mesure la statistique peut nous fournir des repères qu'il convient d'accepter pour distinguer l'amplitude de la variabilité individuelle de ce que représente des différences réeles, entre populations appartenant à la même sous-espèce d'une part, et entre sous-espèces d'autre part.

MATÉRIEL D'ÉTUDE

Des observations préliminaires ont montré que certaines grottes situées dans le bassin supérieur de l'Arieşul Mare (Monts du Bihor) abritent des populations particulièrement riches de Bathysciinae. C'est donc de cette zone géographique que nous avons essayé d'obtenir des échantillons suffisamment grands pour qu'ils constituent un matériel approprié pour un traitement statistique. Elle correspond en grand à l'aire de distribution de *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae* KNIRSCH, espèce divisée dans l'actuel système de classification des Bathysciinae en quatre sous-espèces: *proserpinae*, s. str., décrite de la grotte nomée Corobana Mândruțului, *intermittens* KN., cantonnée dans deux petites grottes avoisinantes du versant gauche de l'Arieşul Mare (Coderinca lui Putui et Huda Laptelui de Piatră), *glaciale* JEANN., peuplant plusieurs cavités comprises dans le complexe karstique de Scărişoara et dont la *terra typica* est la glacière naturelle dite Gheţarul de la Scărişoara, et *brachynotos* JEANN., connue jusqu'à présent uniquement par deux mâles trouvés dans la Corobana de la Coteţul Dobreştilor (*Biospeologica* n° 1086) (J e a n n e l, 1923, D e c u, 1964).

Cependant, malgré l'emploi de pièges appatées, les résultats ont été bien inférieurs à ce qu'on pouvait s'y attendre. Remarquons surtout le fait que, si J e a n n e l et R a c o v i t z a (1929) notaient lors de leurs visites entreprises en 1921–1927 que «les *Pholeuon* sont très abondants dans les régions profondes» de la grotte de Corobana Mândruțului, nous n'avons réussi pour le moment de collecter de cette cavité aucun individu. Mais on ne peut pas encore savoir si cette surprenante absence des Coléoptères est due à des circonstances ayant à l'origine des fluctuations saisonnières normales de la densité de la population spéléicole ou à une diminution sévère et de longue échéance de cette population, voire à sa disparition.

En considérant qu'un échantillon de 100 individus présente un degré de confiance tout à fait acceptable, nous avons pu disposer finalement de tels échantillons pour chaque sexe de quatre grottes circonscrites dans l'aire de distribution de *Pholeuon proserpinae*: Gheţarul de la Scărişoara (Sc), Pojarul Poliţei (Po) (*leg.* C. Ciubotărescu), Hoanca Apei (HA) (*leg.* C. Ciubotărescu) et Gheţarul

de la Vârtop (Vp.) (*leg.* B. Bochiş). Les deux premières se trouvent dans une situation particulièrement favorable au point de vue de la différenciation des populations dans le sens envisagé par D e l a y (1978). En effet, quoique actuellement séparées par colmatage d'une galerie, ces grottes sont étroitement liées sous rapport génétique, car il n'y a pas de doute qu'elles ont formé longtemps durant leur évolution une cavité unique (R u s u et al., 1970).

Afin d'estimer, en tant qu'élément de comparaison, les différences existant aux niveaux taxonomiques supérieurs (d'espèce et de sous-genre), nous en avons ajouté des échantillons qui proviennent de deux autres grottes se trouvant hors de cette aire: la grotte de Piatra Ponorului (**PP**)[1] (*leg.* L.Potra et M. Gligan), située toujours dans les Monts du Bihor, mais dans le bassin supérieur du Someşul Cald et peuplée par *Pholeuon* (s. str.) *angusticolle* HAMPE, et la grotte de Ciur-Ponor (**CP**) des Monts Pădurea Craiului, unité orographique dans laquelle les Bathysciinae sont représentés par le sous-genre endémique *Parapholeuon* GANGLBAUER.

DONNÉES BIOMÉTRIQUES

La première étape de notre analyse a consisté dans une étude biométrique des échantillons, ayant pour but de fournir les données primaires que demande un traitement statistique et de quantifier en même temps l'amplitude de la variation que présentent les caractères quantitatifs. En tenant compte des éléments inclus dans les diagnoses des sous-espèces de *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae*, cette étude a porté sur 9 dimensions susceptibles de définir les particularités morphologiques, à savoir: la longueur du corps (**Lc**), la longueur du pronotum (**Lp**), la largeur du bord antérieur du pronotum (**lap**), la largeur maximum du pronotum (**lMp**), la largeur minimum du pronotum (**lmp**), la largeur de la base du pronotum (**lbp**), la longueur des élytres (**Le**), la largeur maximum des élytres (**le**) et la longueur de l'antenne (**La**). À partir de ces *caractères dimensionnels*, on a établi ensuite 7 *caractères morphométriques* (rapports numériques entre les premiers): **Lp/lMp**, **lap/lMp**, **lmp/lMp**, **lbp/lmp**, **lap/lbp**, **Le/le** et **La/Lc**.

Les résultats des mesures montrent en premier lieu que la variabilité individuelle est réellement très importante pour absolument tous les caractères considérés et que ce fait se vérifie sans exception pour n'importe quel échantillon, qu'il s'agit de mâles ou de femelles. Des différences notables apparaissent même à l'égard de caractères qualitatifs définissant les espèces, comme c'est le cas, par exemple, de la ponctuation grosse, écartée et irrégulière de la partie apicale des élytres qui distingue *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae* des autres espèces du sous-genre. En outre, on a constaté chez nombre d'individus des asymétries concernant la sinuosité des côtés du pronotum et la longueur des élytres, de sorte que, pour ce

[1] Dans la littérature spéologique, cette cavité est couramment nommée la grotte de Piatra Altarului, mais un tel toponyme n'existe point dans la région; il convient donc de le rejeter, pour éviter toute confusion.

dernier paramètre, de même que pour la longueur de l'antenne, les mesures ont été faites constamment sur la moitié droite du corps.

Une si forte variabilité ainsi établie confirme la remarque que nous avons faite ci-dessus au sujet de l'incertitude qui apparaît quand un taxon n'est décrit que sur quelques exemplaires. La comparaison de la figure 1 – qui illustre cette variabilité

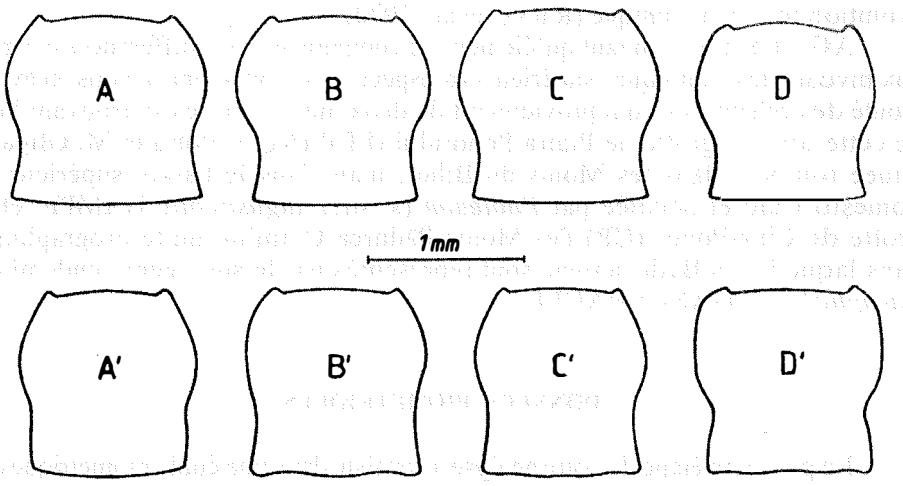

Fig. 1. – Variabilité du contour du pronotum dans l'échantillon de mâles de la grotte de Pojarul Poliţei: côtés divergents (A) et parallèles (A') dans le tiers basal; sinuosité des côtés accentuée (B) et faible (B'); pronotum carré (C) et allongé (C'); sinuosité des côtés régulière (D) et brusque (D') chez la variété *hebes* (rébord marginal effacé, côtés peu arrondis dans la moitié antérieure).

pour le contour du pronotum chez les mâles de la population de la grotte de Pojarul Poliţei – avec la figure 2 – qui représente les différences entre les sous-espèces de *Pholeuon proserpinae* pour le même élément morphologique conformément aux diagnoses actuellement admises – est de nature à convaincre que, dans pareilles situations, des erreures involontaires peuvent aisément être comises. C'est sans doute un des motifs – mais pas le seul – pour lesquels, lorsqu'il a abordé l'étude des Bathysciinae cavernicoles des Monts Apuseni, J e a n n e l s'est trouvé en face d'une foule d'espèces trop hâtivement décrites, ce qui l'amena à reprocher à ses prédécesseurs d'avior eu d'avantage «le souci de s'assurer la priorité des noms nouveaux que celui de faire œuvre scientifique» (1923, p. 441).

En second lieu, les mêmes données biométriques nous ont permis de chercher les corrélations qui pourraient exister entre les divers caractères. Les calculs effectués pour trois paires de caractères dimensionnels (**Lp–Le, lMp–le** et **La–Lc**) révèlent dans tous les cas des corrélation linéaires positives et hautement significatives, pour lesquelles le coefficient r prend des valeurs comprises entre 0,38 et 0,79 (Tab. 1). En révanche, avec si peu d'exceptions qu'elles peuvent être négligées, les caractères morphométriques considérés s'avèrent varier de façon indépendante dans n'importe quelle des combinaisons testées (Lp/lMp – Le/le, La/Lc – Lp/lMp et La/Lc – Le/

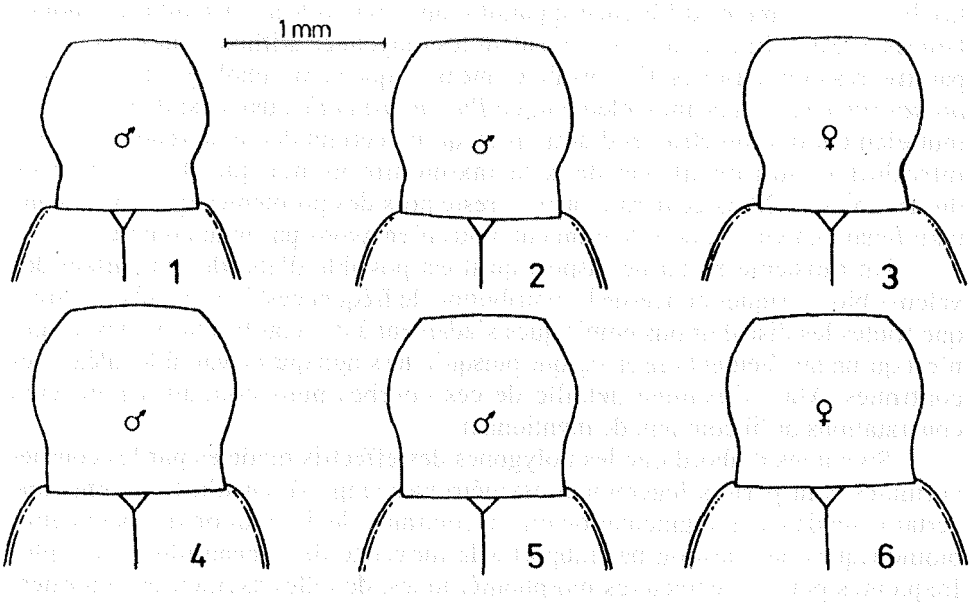

Fig. 2. – Contour du pronotum chez les sous-espèces de *Pholeuon proserpinae*: 1 – *glaciale*, mâle; 2 – *brachynotos*, mâle; 3 – *glaciale*, femelle; 4 – *proserpinae*, mâle; 5 – *intermittes*, mâle; 6 – *proserpinae*, femelle (d'après Jeannel, 1923).

Tableau 1

Valeurs du coefficient de corrélation linéaire (**r**) (M=moyennes arithmétiques des paramètres biométriques) (valeur critique du paramètre **t** pour un seuil de signification de 0,1% = 3,29)

		Caractères dimensionnels						Caractères morphométriques					
		Lp–Le		lMp–le		La–Lc		Lp/lMp–Le/le		La/Lc–Lp/lMp		La/Lc–Le/le	
		r	t	r	t	r	t	r	t	r	t	r	t
Sc	♂	0,60	7,39	0,51	5,82	0,68	9,25	0,04	0,43	0,22	2,25	0,16	1,62
	♀	0,66	8,81	0,69	9,36	0,62	7,83	0,31	3,19	0,09	0,92	0,31	3,25
Po	♂	0,73	10,57	0,53	6,22	0,65	8,48	0,02	0,20	0,03	0,29	0,02	0,19
	♀	0,76	11,63	0,72	10,22	0,72	10,27	0,22	2,19	0,07	0,70	0,02	0,15
HA	♂	0,70	9,79	0,70	9,78	0,63	8,23	0,20	1,97	0,03	0,29	0,09	0,89
	♀	0,79	12,80	0,74	10,89	0,69	9,46	0,32	3,35	0,11	1,13	0,01	0,09
Vp	♂	0,64	8,21	0,66	8,75	0,65	8,56	0,01	0,06	0,00	0,01	0,09	0,93
	♀	0,60	7,43	0,60	7,41	0,60	7,49	0,05	0,52	0,01	0,57	0,06	0,62
PP	♂	0,65	8,57	0,66	8,74	0,74	10,86	0,30	3,07	0,03	0,30	0,03	0,28
	♀	0,61	7,56	0,66	8,67	0,38	4,07	0,01	0,12	0,02	0,19	0,11	1,13
M	♂	0,98	9,38	0,80	2,29	0,99	12,87	0,41	0,78	0,53	1,09	0,11	0,20
	♀	0,98	8,44	0,86	2,87	0,99	10,94	0,50	1,00	0,61	1,33	0,04	0,07

le). En outre, la même différence apparaît si on se rapporte à l'ensemble des populations, c'est-à-dire si on prend en calcul les moyennes arithmétiques des divers paramètres biométriques. Il s'ensuit, d'une part, que la morphologie de *Pholeuon proserpinae* (et, vraisemblablement, de *Ph. angusticolle* aussi) est dépourvue de tout élément d'allométrie, et d'autre part, qu'un certain degré de redondance est introduit lorsqu'on utilise dans la taxonomie numérique des caractères dimensionnels. Mais ce dernier aspect reste hors des problèmes que nous avons maintenant en vue et, pour le moment, nous n'en avons pas tenu compte.

Un troisième et dernier aspect qu'il est possible d'aborder en partant des valeurs biométriques concerne la distribution de fréquences. Les calculs montrent que toutes les distributions empiriques s'adaptent à des courbes normales, ce qui n'est qu'un fait élémentaire et logique puisqu'il ne s'agit que de variables aléatoires continues. Mais l'examen détaillé de ces courbes nous conduit à pluisieurs constatations qu'il convient de mentionner.

Signalons d'abord que les polygones des effectifs modelés par les courbes normales sont parfois légèrement asymétriques (Fig. 3), en illustrant ainsi une certaine tendance d'augmentation ou, au contraire, de diminution des paramètres biométriques en question par rapport à la moyenne de l'échantillon. Bien plus fréquentes pour les caractères morphométriques, de telles asymétries pourraient traduire une variation morphologique orientée. C'est surtout le cas pour le rapport **Le/le**, dans lequel l'histogramme obtenu pour les populations de la grotte de Hoanca Apei et de Piatra Ponorului se prolonge vers les valeurs supérieures chez les deux sexes, en suggérant donc une tendance de rétrécissement des élytres. Mais les données sont encore très insuffisante pour qu'une conclusion ferme puisse en être détachée.

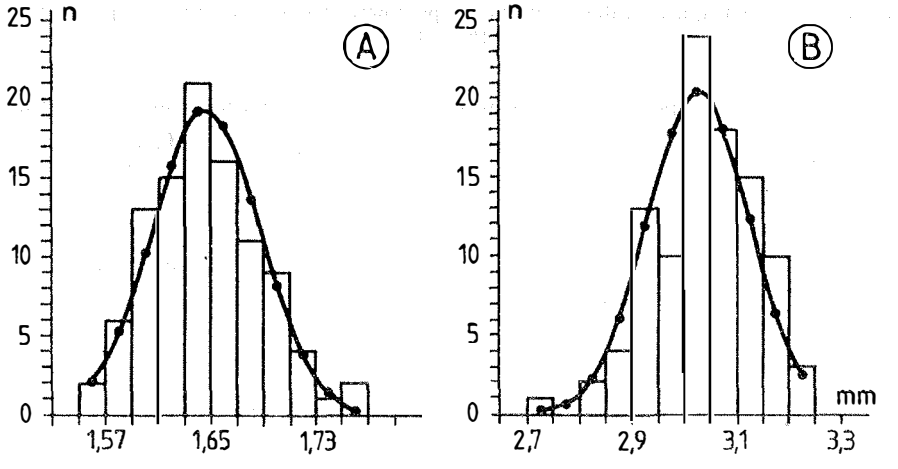

Fig. 3. – Polygones des fréquences asymétriques par rapport à la courbe normale: A – prolongement vers les valeurs supérieures (rapport Le/le dans l'échantillon de mâles de la grotte de Hoanca Apei); B – prolongement vers les valeurs inférieures (longueur de l'antenne dans l'échantillon de mâles de la grotte de Pojarul Poliței).

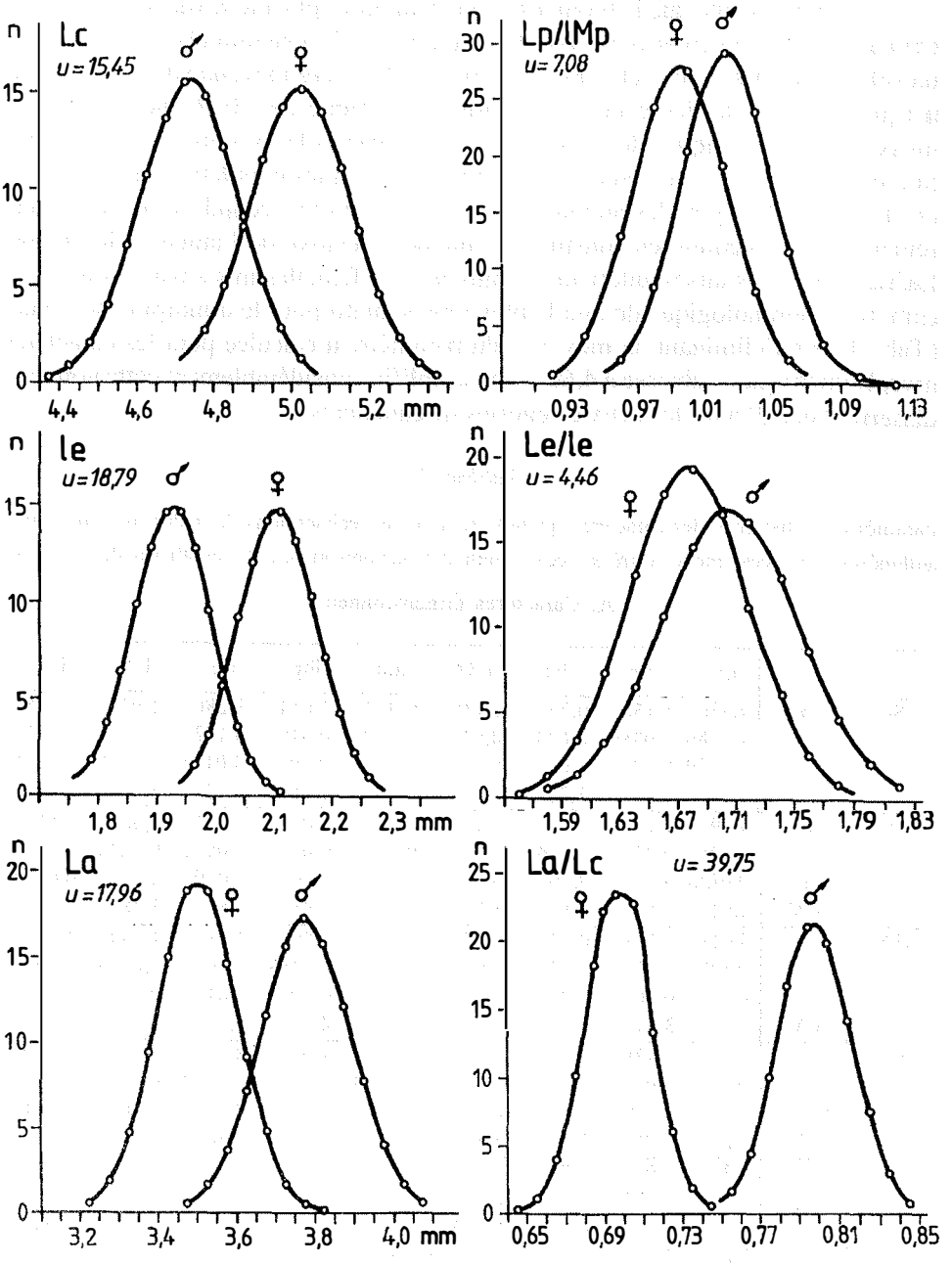

Fig. 4. – Différenciation selon le sexe des courbes normales de la distribution de fréquences pour des caractères dimensionnels (à gauche) et morphométriques (à droite) dans la population de la grotte Gheţarul de la Scărişoara.

Notons ensuite que la biométrie révèle un dimorphisme sexuel bien marqué, exprimé de façon plus nette par les caractères dimensionnels que par ceux morphométriques (Tab. 2 et 3, Fig. 4). En effet, la valeur moyenne de l'écart réduit **u** (qui quantifie le degré de signification statistique des différences entre les moyennes arithmétiques des échantillons repondant à la loi normale de distribution des fréquences) est – en considérant uniquement les populations de *Pholeuon* (s. str.) – de 14,91 pour les premiers, contre 9,93 pour les seconds. Cependant, une remarquable exception en constitue la longueur relative de l'antenne (le rapport **La/Lc**), qui – les tarses antérieurs tétramères des femelles mis à part – s'avère le caractère morphologique de loin le plus représentatif pour le dimorphisme sexuel (Tab. 4). En l'éliminant, la moyenne du paramètre **u** calculée pour les caractères morphométriques s'abaisse à 4,60 ce qui amplifie considérablement cette nouvelle dissemblance d'entre les deux catégories de caractères.

Tableau 2

Paramètres statistiques des caractères quantitatifs pour les échantillons de mâles (m = moyenne arithmétique; σ = écart moyen carré; **s** = écart standard de la population; CV = coefficient de variation).

A. Caractères dimensionnels

		Lc	Lp	lap	lMp	lmp	lbp	Le	le	La
Sc	m	4,736	1,156	0,767	1,130	0,953	1,014	3,280	1,924	3,778
	σ	0,1286	0,0380	0,0249	0,0447	0,0398	0,0402	0,1022	0,0676	0,1157
	s	0,0129	0,0038	0,0025	0,0045	0,0040	0,0040	0,0103	0,0068	0,0116
	CV	2,72	3,29	3,25	3,96	4,18	3,96	3,12	3,51	3,06
Po	m	4,791	1,180	0,773	1,175	1,012	1,059	3,312	1,960	3,860
	σ	0,1258	0,0375	0,0245	0,0359	0,0364	0,0418	0,0952	0,0644	0,1235
	s	0,0126	0,0038	0,0025	0,0036	0,0037	0,0042	0,0096	0,0065	0,0124
	CV	2,62	3,18	3,16	3,05	3,59	3,95	2,87	3,28	3,20
HA	m	4,625	1,143	0,771	1,196	1,073	1,095	3,182	1,934	3,642
	σ	0,1286	0,0367	0,0264	0,0418	0,0397	0,0458	0,1004	0,0654	0,1210
	s	0,0129	0,0037	0,0027	0,0042	0,0040	0,0046	0,0101	0,0066	0,0122
	CV	2,78	3,21	3,42	3,49	3,70	4,18	3,16	3,38	3,32
Vp	m	4,591	1,139	0,776	1,161	1,018	1,067	3,152	1,947	3,459
	σ	0,1042	0,0349	0,0236	0,0370	0,0414	0,0424	0,0802	0,0589	0,1180
	s	0,0105	0,0035	0,0024	0,0037	0,0042	0,0043	0,0081	0,0059	0,0119
	CV	2,27	3,06	3,04	3,19	4,07	3,97	2,54	3,03	3,41
PP	m	4,304	1,065	0,734	1,101	0,955	0,961	2,939	1,716	3,027
	σ	0,0952	0,0294	0,0218	0,0350	0,0335	0,0339	0,0733	0,0421	0,0971
	s	0,0096	0,0030	0,0022	0,0035	0,0034	0,0034	0,0074	0,0042	0,0098
	CV	2,21	2,76	2,96	3,18	3,51	3,53	2,49	2,45	3,21
CP	m	3,689	0,841	0,622	0,935	0,759	0,801	2,598	1,469	3,145
	σ	0,1100	0,0293	0,0224	0,0329	0,0294	0,0315	0,0863	0,0532	0,0975
	s	0,0111	0,0029	0,0023	0,0033	0,0030	0,0032	0,0087	0,0053	0,0098
	CV	2,98	3,49	3,61	3,52	3,88	3,93	3,32	3,62	3,10

Tableau 2 (suite)

B. Caractères morphométriques

		Lp/lMp	lap/lMp	lmp/lMp	lbp/lmp	lap/lbp	Le/le	La/Lc
Sc	m	1,023	0,678	0,843	1,064	0,758	1,705	0,798
	σ	0,0273	0,0207	0,0206	0,0282	0,0224	0,0470	0,0187
	s	0,0027	0,0021	0,0021	0,0028	0,0023	0,0047	0,0019
	CV	2,67	3,05	2,44	2,65	2,96	2,76	2,34
Po	m	1,005	0,658	0,862	1,046	0,731	1,690	0,805
	σ	0,0248	0,0161	0,0192	0,0294	0,0250	0,0410	0,0201
	s	0,0025	0,0016	0,0019	0,0030	0,0025	0,0041	0,0020
	CV	2,47	2,44	2,23	2,81	3,42	2,42	2,50
HA	m	0,956	0,645	0,897	1,021	0,705	1,646	0,788
	σ	0,0228	0,0173	0,0150	0,0261	0,0247	0,0413	0,0208
	s	0,0023	0,0017	0,0015	0,0026	0,0025	0,0042	0,0021
	CV	2,38	2,67	1,67	2,55	3,50	2,51	2,64
Vp	m	0,982	0,669	0,877	1,048	0,728	1,620	0,753
	σ	0,0255	0,0164	0,0191	0,0238	0,0240	0,0353	0,0195
	s	0,0026	0,0017	0,0019	0,0024	0,0024	0,0035	0,0020
	CV	2,60	2,45	2,18	2,27	3,30	2,18	2,59
PP	m	0,968	0,668	0,867	1,007	0,765	1,713	0,703
	σ	0,0243	0,0168	0,0138	0,0223	0,0214	0,0322	0,0153
	s	0,0024	0,0017	0,0014	0,0022	0,0022	0,0032	0,0015
	CV	2,51	2,52	1,59	2,22	2,80	1,88	2,17
CP	m	0,900	0,665	0,812	1,053	0,777	1,769	0,853
	σ	0,0236	0,0153	0,0159	0,0281	0,0187	0,0403	0,0186
	s	0,0024	0,0015	0,0016	0,0028	0,0019	0,0041	0,0019
	CV	v2,62	2,31	1,95	2,67	2,41	2,28	2,18

Remarquons, enfin, qu'une différence de même notable entre dimensions et forme apparaît à l'égard de la manière dont les ensembles d'individus de divers rangs en sont séparés. Cet aspect est très clairement mis en évidence par la position relative que les courbes normales occupent dans le système de coordonnées. On les voit nettement groupées pour les populations appartenant à la même espèce (**Sc**, Po, **HA**) lorsqu'il s'agit de caractères dimensionnels (Fig. 5) et réparties plus ou moins irrégulièrement dans le cas des caractères morphométriques, mais une fois encore à l'exception de la longueur relative de l'antenne (Fig. 6). Par ailleurs, surtout pour les caractères dimensionnels, on observe aisément que la configuration des courbes est fort semblable pour tous les échantillons de *Ph. proserpinae*, ce qui confère à la *dispersion* des valeurs à l'intérieur d'un échantillon la signification d'un critère taxonomique, et ceci d'autant plus qu'une telle similitude se manifeste aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

La conclusion qui se détache de ces dernières remarques est que les différences entre populations et sous-espèces sont données en premier lieu par les caractères morphométriques, tandis que celles d'entre les taxons de rang supérieur (espèces et sous-genres) se traduisent surtout par des caractères dimensionnels, auxquels

Tableau 3

Paramètres statistiques des caractères quantitatifs pour les échantillons de femelles

A. Caractères dimensionnels

		Lc	Lp	1ap	1Mp	1mp	1bp	Le	le	La
Sc	m	5,022	1,193	0,813	1,199	1,031	1,092	3,529	2,105	3,498
	σ	0,1318	0,0399	0,0245	0,0438	0,0466	0,0478	0,1019	0,0680	0,1033
	s	0,0132	0,0040	0,0025	0,0044	0,0047	0,0048	0,0102	0,0068	0,0104
	CV	2,62	3,34	3,01	3,66	4,52	4,38	2,89	3,21	2,95
Po	m	5,063	1,208	0,809	1,242	1,091	1,138	3,558	2,142	3,566
	σ	0,1359	0,0389	0,0283	0,0479	0,0409	0,0448	0,1044	0,0709	0,1054
	s	0,0137	0,0039	0,0028	0,0048	0,0041	0,0045	0,0105	0,0071	0,0106
	CV	2,68	3,22	3,50	3,86	3,75	3,93	2,93	3,31	2,96
HA	m	4,929	1,190	0,823	1,274	1,159	1,191	3,440	2,132	3,382
	σ	0,1465	0,0382	0,0317	0,0428	0,0419	0,0525	0,1144	0,0718	0,1165
	s	0,0147	0,0038	0,0032	0,0043	0,0042	0,0053	0,0115	0,0072	0,0117
	CV	2,97	3,21	3,85	3,36	3,61	4,41	3,32	3,37	3,44
Vp	m	4,875	1,178	0,835	1,247	1,109	1,163	3,398	2,151	3,171
	σ	0,1142	0,0326	0,0255	0,0369	0,0357	0,0415	0,0917	0,0569	0,0891
	s	0,0115	0,0033	0,0026	0,0037	0,0036	0,0042	0,0092	0,0057	0,0090
	CV	2,34	2,77	3,06	2,96	3,22	3,57	2,70	2,64	2,81
PP	m	4,517	1,090	0,773	1,158	1,027	1,020	3,128	1,857	2,742
	σ	0,0948	0,0295	0,0229	0,0356	0,0334	0,0346	0,0739	0,0492	0,0694
	s	0,0095	0,0030	0,0023	0,0035	0,0034	0,0035	0,0074	0,0049	0,0070
	CV	2,10	2,71	2,96	3,07	3,25	3,39	2,36	2,65	2,53
CP	m	3,972	0,864	0,643	0,983	0,808	0,847	2,858	1,590	2,986
	σ	0,1063	0,0274	0,0228	0,0322	0,0287	0,0317	0,0856	0,0453	0,0890
	s	0,0107	0,0028	0,0023	0,0032	0,0029	0,0032	0,0086	0,0046	0,0089
	CV	2,68	3,17	3,54	3,28	3,56	3,74	3,00	2,85	2,98

B. Caractères morphométriques

		Lp/lMp	1ap/1Mp	lmp/lMp	lbp/lmp	lap/lbp	Le/le	La/Lc
Sc	m	0,995	0,680	0,860	1,060	0,746	1,677	0,697
	σ	0,0284	0,0258	0,0213	0,0314	0,0237	0,0412	0,0171
	s	0,0029	0,0026	0,0021	0,032	0,0024	0,0041	0,0017
	CV	2,85	3,79	2,48	2,96	3,17	2,46	2,45
Po	m	0,974	0,652	0,879	1,045	0,711	1,660	0,704
	σ	0,0229	0,0189	0,0161	0,0291	0,0235	0,0367	0,0150
	s	0,0023	0,0019	0,0016	0,0029	0,0024	0,0037	0,0015
	CV	2,36	2,90	1,83	2,78	3,31	2,21	2,14
HA	m	0,934	0,646	0,910	1,027	0,692	1,614	0,686
	σ	0,0214	0,0172	0,0139	0,0253	0,0202	0,0363	0,0176
	s	0,0021	0,0017	0,0014	0,0025	0,0020	0,0036	0,0018
	CV	2,29	2,67	1,53	2,47	2,92	2,25	2,56
Vp	m	0,945	0,670	0,890	1,049	0,719	1,580	0,650
	σ	0,0231	0,0185	0,0164	0,0254	0,0216	0,0340	0,0150
	s	0,0023	0,0019	0,0016	0,0026	0,0022	0,0034	0,0015
	CV	2,44	2,76	1,84	2,42	3,01	2,15	2,31
PP	m	0,940	0,667	0,887	0,993	0,759	1,684	0,607
	σ	0,0175	0,0154	0,0145	0,0205	0,0200	0,0284	0,0108
	s	0,0016	0,0015	0,0015	0,0021	0,0020	0,0029	0,0011
	CV	1,86	2,30	1,64	2,06	2,64	1,69	1,77
CP	m	0,880	0,654	0,822	1,048	0,759	1,798	0,752
	σ	0,0187	0,0151	0,0156	0,0181	0,0184	0,0387	0,0205
	s	0,0019	0,0015	0,0016	0,0018	0,0019	0,0039	0,0021
	CV	2,12	2,31	1,90	1,72	2,43	2,15	2,72

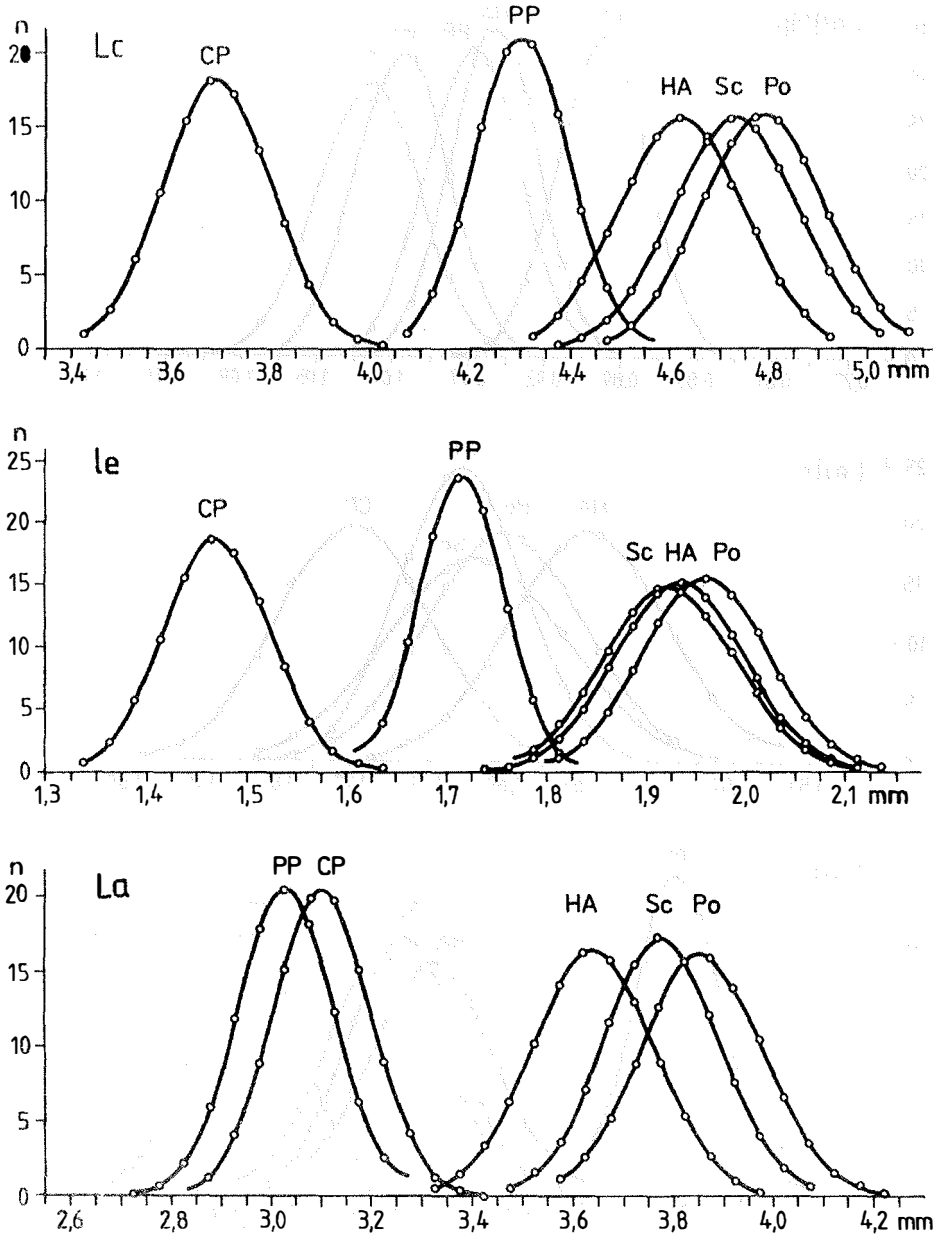

Fig. 5. – Courbes normales de la distribution de fréquences pour trois caractères dimensionnels des mâles (afin de ne pas surcharger la figure, l'échantillon de la grotte de Vârtop n'est pas représenté) (explications dans le texte).

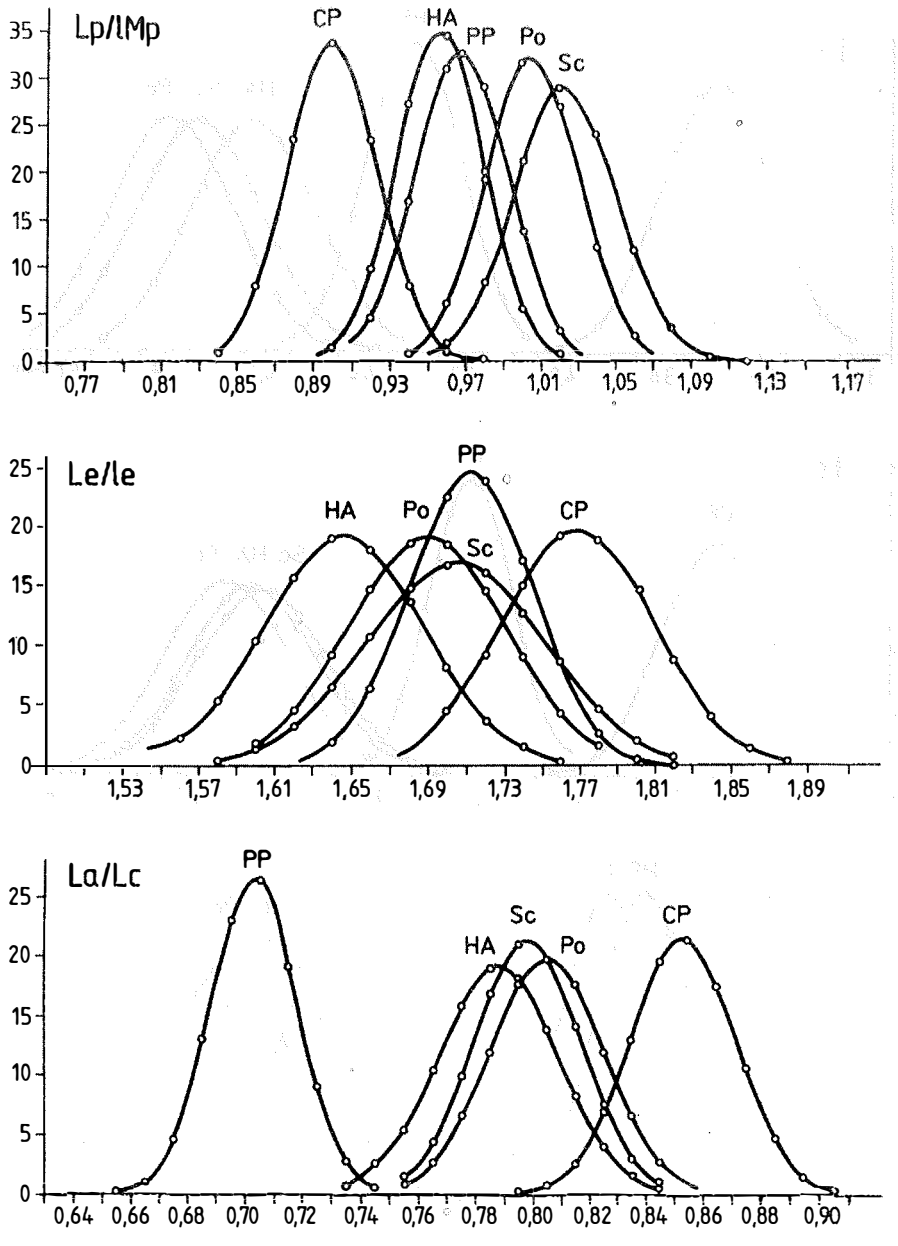

Fig. 6. – Courbes normales de la distribution de fréquences pour trois caractères morphométriques des mâles.

s'ajoutent, évidemment, ceux qu'on peut qualifier de discrets (comme, par exemple, les particularités de la ponctuation, la longueur de la pubescence ou l'atrophie de la

carène mésosternale). En d'autres termes, il apparaît que les sous-espèces appartenant à des espèces différentes peuvent se distinguer par les mêmes traits liés à la conformation du pronotum ou des élytres. Ceci nous conduit à l'idée d'une *convergence morphologique* au niveau infraspécifique, que l'étude biométrique met en évidence de manière beaucoup plus synthétique que les formules inscrites dans les tableaux de détermination et qui se trouve en accord avec l'observation que les caractères morphométriques sont plus constants que ceux dimensionnels (la variation individuelle à l'intérieur des échantillons en est plus faible). En effet, à partir des données comprises dans les tableaux 2 et 3, on calcule un *coefficient de variation* moyen de 2,494 pour les mâles et de 2,363 pour les femelles dans le cas des caractères morphométriques, contre 3,276 pour les mâles et 3,246 pour les femelles dans celui des caractères dimensionnels, les différences étant statistiquement très significatives pour les deux sexes (le paramètre **t** est egal à 8,64, respectivement à 7,47).

Tableau 4

Valeurs du paramètre **u** dans la comparaison des sexes

A. Carcatères dimensionnels

Echan.	Lc	Lp	1ap	1Mp	1mp	1bp	Le	le	La
Sc	15,45	6,68	13,10	10,97	12,67	12,42	17,17	18,79	17,96
Po	14,61	5,16	9,70	11,13	14,35	12,83	17,33	18,91	18,01
HA	15,52	8,82	12,54	12,97	14,83	13,71	16,87	20,28	15,40
Vp	18,28	8,13	16,90	16,38	16,56	16,10	20,09	24,79	19,38
PP	15,78	5,97	12,27	11,37	15,13	12,12	18,08	21,67	23,76
CP	18,41	5,70	6,52	10,38	11,86	10,25	21,27	17,23	11,98
Moy.[1]	15,93	6,95	12,90	12,56	14,71	13,44	17,91	20,89	18,90

B. Caractères morphométriques

	Lp/1Mp	1ap/1Mp	1mp/1Mp	1bp/1mp	1ap/1bp	Le/Le	La/Lc
Sc	7,08	0,60	5,70	0,94	3,66	4,46	39,75
Po	9,14	2,41	6,76	0,24	5,80	5,43	40,01
HA	7,01	0,41	6,31	1,64	4,06	5,79	37,33
Vp	10,70	0,40	5,14	0,29	2,77	8,12	41,66
PP	9,31	0,44	9,94	4,60	2,04	6,72	51,06
CP	6,61	5,09	4,47	1,49	6,82	5,16	36,31
Moy.[1]	8,65	0,85	6,77	1,54	3,67	6,10	41,96

[1] La population de la grotte de Ciur-Ponor exceptée.

DIFFÉRENCIATION DES UNITÉS INFRASPÉCIFIQUES

Dans les études antérieures qui ont abordé la systématique des Bathysciinae cavernicoles des Monts Apuseni par des méthodes quantitatives (R a c o v i ţ ă, 1985, M o l d o v a n, 1989), on a considéré que deux échantillons se distinguent

par un certain caractère à variation continue si la différence d'entre les moyennes arithmétiques des valeurs que ce caractère prend dans chacun d'eux est statistiquement significative pour un seuil de confiance de 1%. Mais en appliquant comme tel le test **t**, on se borne à constater l'existence d'une différence, sans estimer en plus combien est-elle grande et, par conséquent, quelle est la valeur taxonomique qu'il convient de lui accorder. En d'autre termes, on n'exploite pas l'information qui peut être détachée des valeurs du paramètre **t** supérieures à celle qui correspond au seuil de signification en fonction du nombre des degrés de liberté.

On revient ainsi au problème longuement discuté de la mesure dont deux populations doivent différer entre elles pour qu'on puisse les encadrer dans des sous-espèces distinctes. Tel qu'il est connu, la solution en réside dans la «règle des 75%», dont A m a d o n (1949) a donné une première interprétation, en affirmant qu'on est en droit de séparer dans une sous-espèce indépendante une population **A** si 75% des individus qui la composent se distinguent d'un «échantillon standard» de 1000 individus (qui couvre 99,94% de l'amplitude théorique de la variabilité) appartenant à une population **B**. Pour des écarts carrés moyens (σ) à peu près égaux dans les deux populations, ceci signifie que 97% des individus de la population **A** diffèrent de 97% des individus de la population **B**, la distance d'entre les valeurs centrales des deux courbes normales de distribution des fréquences étant de 3,76 σ. En estimant qu'un tel critère est trop sévère par rapport aux dimensions généralement admises de la transgression entre sous-espèces, M a y r et al. (1953) ont proposé à juste raison une acception moins rigoureuse pour la «règle des 75%», selon laquelle il suffit que 75% des individus de la population **A** diffèrent de 97% des individus de la population **B**; dans cette alternative, la différence d'entre les deux moyennes s'abaisse à 2,56 σ. C'est donc dans cette dernière acception que nous avons essayé d'appliquer dans notre analyse la «règle de 75%». Mais, du fait que les écarts carrés moyens ont des valeurs sensiblement proches pour les deux catégories de caractères dans tous les échantillons (Tab. 2 et 3), nous avons pensé qu'il n'est pas indispensable d'user du «coefficient de différence» que les auteurs cités ont imaginé pour résoudre les problèmes d'asymétrie sur lesquels ils ont pris soin d'attirer l'attention.

En conséquence, nous avons commencé par calculer l'écart réduit **u**, en comparant successivement un échantillon avec tous les autres pour chaque caractère à part (Tab. 5 et 6). Cette opération une fois faite, le pas suivant est d'établir les valeurs du paramètre **u** qu'il convient d'adopter comme seuils dans la hiérarchisation des niveaux de différenciation.

De façon obligatoire, une première telle valeur est celle de 2,58, au-dessous de laquelle les différences d'entre les moyennes arithmétiques restent statistiquement non significatives à un seuil de confiance de 1% et pour un nombre infini de degrés de libertés. La seconde valeur doit être celle à partir de laquelle il est justifié d'admettre que ces différences sont suffisamment grandes pour qu'il s'agisse de sous-espèces distinctes. On peut facilement la déduire si – tel qu'il a été montré ci-dessus – la distance d'entre les moyennes arithmétiques s'exprime non pas par l'unité de mesure du paramètre biométrique en question, mais par des valeurs de l'écart moyen carré. En effet, il est démontré que, dans ce cas, la grandeur du

Tableau 5

Valeurs du paramètre u pour les caractères dimensionnels dans la comparaison succesive des échantillons

A. Mâles

Echant.	Lc	Lp	lap	lMp	lmp	lbp	Le	le	La
Sc – Po	3,04	4,47	1,71	7,81	10,88	7,72	3,10	3,84	4,82
– HA	6,07	2,45	1,10	10,73	21,24	13,23	6,81	1,06	8,08
–Vp	8,72	3,28	2,61	5,32	11,26	9,03	9,80	2,55	19,21
– PP	26,86	18,85	9,92	5,08	0,38	10,03	26,98	25,99	49,47
– CP	61,56	65,32	43,08	34,96	39,01	41,50	50,73	52,63	44,59
Po – HA	9,18	7,02	0,55	3,79	11,27	5,78	9,35	2,82	12,55
–Vp	12,18	7,96	0,88	2,70	1,08	1,34	12,79	1,48	23,35
– PP	30,71	24,01	11,83	14,69	11,46	18,12	30,89	31,55	52,76
– CP	65,61	70,88	45,26	49,04	53,80	49,05	55,29	58,49	48,06
HA –Vp	2,04	0,79	1,40	6,24	9,54	4,46	2,32	1,47	10,77
– PP	19,96	16,50	10,75	17,34	22,60	23,40	19,45	27,89	39,44
– CP	55,03	63,99	42,82	48,82	63,24	52,63	43,89	54,88	34,70
Vp – PP	20,23	16,14	13,01	11,72	11,77	19,43	19,51	31,75	28,13
– CP	59,23	65,07	47,09	45,42	50,75	50,11	46,79	59,92	23,34
PP – CP	42,06	53,70	35,65	34,38	50,75	34,40	29,97	36,23	5,28

B. Femelles

	Lc	Lp	lap	lMp	lmp	lbp	Le	le	La
Sc – Po	2,15	2,68	1,06	6,59	9,63	6,99	1,98	3,75	4,58
– HA	4,70	0,54	2,48	12,19	20,32	13,87	5,78	2,72	7,41
–Vp	8,39	2,90	6,19	8,34	13,22	11,16	9,51	5,16	23,85
– PP	30,95	20,65	11,87	7,23	0,69	12,14	31,70	29,40	60,44
– CP	61,70	67,73	50,54	39,53	40,54	42,50	50,17	62,71	37,36
Po – HA	6,67	3,28	3,28	4,96	11,56	7,64	7,58	0,99	11,65
–Vp	10,54	5,88	6,79	0,83	3,30	4,07	11,46	0,99	28,48
– PP	32,79	24,05	9,84	14,00	12,06	20,74	33,45	32,86	64,97
– CP	62,92	71,94	45,44	44,65	56,36	52,76	51,59	62,28	41,83
HA –Vp	2,89	2,38	2,93	4,75	9,04	4,16	2,85	2,06	14,31
– PP	23,49	20,62	12,72	20,73	24,51	27,06	22,79	31,44	46,96
– CP	52,61	69,00	45,87	54,06	68,77	55,81	40,53	63,52	26,88
Vp – PP	24,00	19,92	18,00	17,27	16,69	26,33	22,81	38,89	37,79
– CP	57,59	73,36	55,85	53,64	65,38	60,21	42,83	76,75	14,62
PP – CP	38,07	55,85	40,03	36,27	49,48	36,68	23,76	39,72	21,51

paramètre **u** ne dépend plus que de l'effectif des échantillons. Si on considère $\Delta m = \sigma$, $\sigma_1 = \sigma_2$ (ce que représente une approximation tout à fait acceptable dans nos conditions) et $n_1 = n_2$, l'expression de l'écart réduit

$$u = \frac{m_1 - m_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1 - 1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2 - 1}}}$$

devient

$$u = \sqrt{\frac{n-1}{2}}$$

et, pour n = 100, u = 7,036. Par conséquent, la deuxième valeur critique que nous cherchons, correspondant à un $\Delta m = 2{,}56\sigma$, est u = 18,01. La troisième valeur doit être celle à partir de laquelle la différenciation s'élève au niveau d'espèce. A notre avis, la condition en est que les courbes normales soient juxtaposées, donc que la zone de transgression en soit pratiquement négligeable. Cette condition est remplie justement dans la situation définie par le critère rejeté par Mayr et al. (1953), dans laquelle 97% des individus de la population **A** diffèrent de 97% des individus de la population **B** et $\Delta m = 3{,}76\sigma$; pour cet écart, u = 26,47. Enfin, la quatrième et la dernière valeur est celle au-dessus de laquelle les courbes normales sont totalement séparées. On peut admettre que ceci se réalise lorsque 99,98% des individus de chaque population en sont différents, ce qui revient à un $\Delta m = 7\sigma$ et à un u = 49,25, pour lesquels la différenciation des échantillons se place au niveau supraspécifique.

Nous arrivons à délimiter ainsi cinq classes de valeurs du paramètre **u**, représentant autant d'unités distinctes dans le système de codification qu'implique l'analyse numérique. Du fait qu'on travaille uniquement avec des caractères quantitatifs à variation continue, ce système ne comporte que de concordances positives, parce que les différences significatives correspondent non pas à des concordances négatives, mais à des discordances. Par conséquent, nous avons noté avec **+** les concordances positives et avec **0** les discordances. Comme il nous faut au moins quatre tels *caractères élémentaires* pour distinguer les cinq classes, les codes de celles-ci seront: **++++**, **+++0**, **++00**, **+000** et **0000**. Dans cette situation, le degré de similarité peut être exprimé par le coefficient de Jaccard, donné par le rapport d'entre la somme des concordances positives et le nombre total des caractères élémentaires ou conventionnels (somme des concordances positives + some des discordances): S = m/n (Sneath, 1957a, Şerban et al., 1979, Racoviță, 1985).

L'application de ce système de codification aux données des tableaux 5 et 6 mène à des résultats insatisfaisants. Il apparaît, en effet, que l'échantillon de mâles de la grotte de Hoanca Apei se différencie en tant que sous-espèce à part de celui de la grotte Gheţarul de la Scărişoara par deux caractères morphométriques intéressant le pronotum, à savoir les rapports Lp/lMp et lmp/lMp, tandis que les échantillons de femelles n'en diffèrent que par le dernier de ces deux paramètres. En outre – et ceci est encore plus important –, il n'y a aucune différence au niveau de sous-espèce entre l'échantillon de la grotte de Hoanca Apei et celui de la grotte de Pojarul Poliţei, qu'il s'agisse de mâles ou de femelles, alors que les ensembles d'individus cantonnés dans les grottes de Scărişoara et de Pojarul Poliţei s'avèrent ne constituer – tel qu'on pouvait s'y attendre – que deux population distinctes appartenant à la même sous-espèce. Or, il est évident que de telles contradictions rendent pratiquement impossible une décision nette à l'égard du statut taxonomique qui peut être accordé à l'échantillon provenant de la grotte de Hoanca Apei, de sorte que la question si cet échantillon représente ou non une sous-espèce distincte reste sans réponse.

Tableau 6

Valeurs du paramètre u pour les caractères morphométriques dans la comparaison successive des échantillons

A. Mâles

Echant.	Lp/1Mp	1ap/1Mp	1mp/1Mp	1bp/1mp	1ap/1bp	Le/le	La/Lc
Sc – Po	4,86	7,59	6,71	4,40	8,00	2,39	2,54
– HA	18,74	12,17	21,08	11,13	15,82	9,38	3,56
– Vp	10,92	3,39	12,04	4,31	9,09	14,39	16,57
– PP	14,97	3,73	9,63	15,78	2,25	1,40	39,12
– CP	33,91	5,03	11,85	2,75	6,48	10,29	20,75
Po – HA	14,47	5,47	14,29	6,33	7,36	7,52	5,85
– Vp	6,83	4,76	5,51	0,53	0,86	12,87	18,48
– PP	10,60	4,28	2,10	10,52	10,28	4,39	40,18
– CP	30,52	3,14	19,96	1,71	14,66	13,67	17,44
HA – Vp	8,08	10,02	8,19	7,61	6,64	4,76	12,21
– PP	3,58	9,49	14,64	4,06	18,27	12,73	32,75
– CP	16,98	8,62	38,69	8,30	23,12	21,21	23,18
Vp – PP	4,21	0,42	4,22	12,51	11,45	19,37	20,07
– CP	25,02	1,77	26,02	1,35	16,02	27,67	36,92
PP – CP	19,97	1,31	25,99	12,76	4,20	10,80	61,97

B. Femelles

Echant.	Lp/1Mp	1ap/1Mp	1mp/1Mp	1bp/1mp	1ap/1bp	Le/le	La/Lc
Sc – Po	5,73	8,71	7,08	3,49	10,43	3,07	3,06
– HA	17,07	10,91	19,56	8,14	17,25	11,42	4,46
– Vp	13,59	3,13	11,10	2,71	8,38	18,06	20,56
– PP	16,40	4,30	10,43	17,78	4,17	1,39	44,28
– CP	33,65	8,65	14,32	3,29	4,31	21,30	20,50
Po – HA	12,70	2,34	14,50	4,64	6,10	8,87	7,74
– Vp	8,87	6,77	4,76	1,03	2,49	15,91	25,33
– PP	11,74	6,12	3,67	14,54	15,48	5,15	52,22
– CP	31,63	0,82	25,30	0,87	16,00	25,74	18,80
HA – Vp	3,46	9,45	9,26	6,11	9,08	6,80	15,49
– PP	2,16	9,05	11,39	10,39	23,45	15,11	38,07
– CP	18,91	3,48	41,91	6,72	24,40	34,50	24,31
Vp – PP	1,72	1,24	1,36	17,07	13,52	23,36	23,15
– CP	21,76	6,67	29,89	0,32	14,03	42,11	39,95
PP – CP	23,31	6,00	30,37	20,01	0,00	23,63	62,26

D'autre côté, la comparaison des échantillons (de mâles et de femelles) provenant des grottes des Scărişoara et de Pojarul Poliţei cette fois-ci avec ceux de la grotte Ghcţarul de la Vârtop fait ressortir deux autres anomalies analogues: une seule différence significative au niveau de sous-espèce (et celle-ci à la limite) pour le rapport Le/le, celle d'entre les femelles de Scărişoara et de Vârtop, et une seule différence non significative au même niveau pour le rapport La/Lc, celle d'entre les mâles de ces deux grottes.

La solution du problème se déduit simplement de l'examen des valeurs de l'écart réduit **u**: pour supprimer ou, au moins, pour diminuer les contradictions, il faut abaisser le seuil de signification statistique au-dessus duquel nous avons admis que les différences dépassent le niveau des populations. Si on considère qu'un échantillon A peut être encadré dans une sous-espèce à part si 75% des individus diffèrent non pas de 97%, mais de 90% des individus d'une population B, la différence entre les moyennes arithmétiques du caractère envisagé se réduit à 2 σ et la valeur correspondante du paramètre **u** à 14,08.

Il y a deux raisons fondamentales pour lesquelles nous sommes d'avis que cette modification est tout à fait justifiée. D'abord, parce que, somme toute, il n'est question que d'un critère purement conventionnel, établi en dehors de toute considération vraiment objective. Ensuite, parce qu'un tel critère ne doit pas être forcément unique. Emil Racoviță compte parmi les premiers à avoir attirer l'attention sur le fait que la notion d'«espèce» renferme en rèalite une multitude d'entités extrêmement hétérogènes, en affirmant dès 1927 que «*les espèces* [qui composent les groupes taxonomiques d'ordre supérieur] *diffèrent complètement par la valeur de leurs caractères spécifiques, par l'ancienté de leur histoire géologique, par la largeur de leur limite de variation, par le nombre de colonies sous-spécifiques qui y ont essaimé, par l'éloignement de leur parenté avec les espèces voisines, et bien d'autres*» (Racoviță, 1993, p. 46). Reconnue actuellement par la plupart de biologistes, cette non équivalence est manifestement la cause majeure pour laquelle il s'est avéré si difficile de définir la notion même d'«espèce». Et on est en droit de penser qu'elle est d'autant plus importante au niveau infraspécifique. Par conséquent, au lieu de discuter sur un critère rigoureux et plus ou moins théorique de différenciation des sous-espèces, il nous paraît bien plus correct d'ajuster ce critère – évidemment, dans des limites raisonnables – aux particularités que présente chaque situation concrète. C'est d'ailleurs justement ce que nous nous sommes proposé de réaliser dans ce travail.

En tentant donc compte de la nouvelle valeur critique du paramètre **u** que nous venons de préciser, la position relative que les courbes normales entre lesquelles il y a des différences significatives occupent dans un système de coordonnées est celle illustrée dans la figure 7 et les cinq classes de valeurs de ce paramètre sont délimitées et codifiées de la façon suivante:

1. **u < 2,58 (++++)** – différences non significatives;
2. **2,58 < u < 14,08 (+++0)** – différences significatives au niveau de population;
3. **14,08 < u < 26,47 (++00)** – différences significatives au niveau de sous-espèce;
4. **26,47 < u < 49,25 (+000)** – différences significatives au niveau d'espèce;
5. **u > 49,25 (0000)** – différences significatives au niveau supraspécifique.

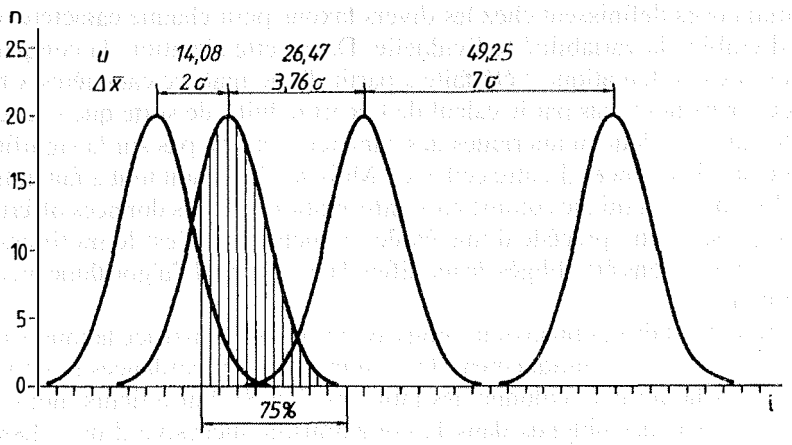

Fig. 7. – Position relative des courbes normales correspondant à la succession des valeurs critiques de l'écart réduit **u** (explications dans le texte).

Quoiqu'il annule en grande mesure les disparités dont il a été question ci-dessus, le résultat auquel on abouti en soumettant à ce système de codification les valeurs du paramètre **u** (Tab. 7 et 8) n'est pas parfait, car il maintient en tant qu'anomalies des différences non significatives au niveau de sous-espèce pour le rapport Lp/lMp entre les échantillons de femelles des grottes de Pojarul Poliţei et de Hoanca Apei, de même que pour le rapport Le/le entre les échantillons de mâles des grottes de Pojarul Poliţei et de Vârtop. Mais le gain de netteté dans la comparaison des échantillons reste néanmoins considérable.

ANALYSE DES GROUPEMENTS

La division en classes de signification des valeurs de l'écart réduit supérieures à celle qui correspond au seuil de confiance statistique de 1% ne représente point la solution finale du problème, car elle ne fournit que des informations ponctuelles sur le niveau de différenciation des échantillons. Pour disposer d'une image globale sur les rapports de similitude donnés par l'ensemble des caractères considérés, il s'impose de recourir aux méthodes d'analyse de la taxonomie numérique.

Rappelons d'abord qu'un essai de valoriser par ces méthodes des caractères quantitatifs à variation continue a été préalablement fait par Ş e r b a n et al. (1983). Ayant pour objet dix caractères morphométriques de la première paire de pattes des Copépodes Harpacticoïdes, ce travail établie d'une manière très approfondie les séquence de l'algorithme qui abouti à la construction du dendrogramme en tant que représentation synthétique des rapports de similitude, y compris une formule originale de codification des caractères, qui n'est pas dépourvue d'analogies avec celle que nous venons de présenter. Cette formule implique elle aussi une division en classes d'un intervalle de variation, mais celui-ci concerne les valeurs moyennes

que les diagnoses définissent chez les divers taxons pour chaque caractère, ce qui élimine d'emblée la variabilité individuelle. Dans cette situation, la comparaison entre les unités systématique a été faite à partir d'une matrice caractères x taxons (remplacée dans notre cas par le calcul de l'écart réduit), de sorte que la codification porte sur les valeurs numériques des caractères et non pas sur la signification statistique des différences d'entre celles-ci. Mais son but étant tout à fait autre que le nôtre, l'essai cité a utilisé comme base informationnelle les données offertes par la littérature, sans être précédé d'une étude biométrique. C'est le motif essentiel pour lequel nous avons été obligés de modifier dans ce travail l'algorithme préconisé par ses auteurs.

Compte tenu de ces précisions, nous avons dressé la matrice taxons × taxons (Tab. 9) en nous servant uniquement des sommes des concordances positives (+) (inscrites dans la dernière colonne des tableaux 7 et 8). Par ailleurs, nous avons additionné les valeurs obtenus dans la comparaison succesive d'un échantillon avec tous les autres, d'une part pour les mâles et d'autre part pour les femelles. La raison en est que les dendrogrammes élaborés pour chaque sexe à part ont pratiquement la même configuration, fait qui montre que les rapports de similitude ne dépendent pas du sexe et qui se trouve en accord avec une constatation faite antérieurement, à savoir que les courbes normales de distribution des fréquences construites pour les mâles et pour les femelles occupent dans le système de coordonnées des positions analogues. En procédant de cette manière, le nombre total des caractères élémentaires (le terme m de la formule du coefficient de Jaccard), auquel on doit rapporter les valeurs numériques des sommes des concordances afin d'exprimer en pourcents les coefficients de similitude, monte à 128.

La structure de cette matrice comporte quelques éléments importants pour la construction du dendrogramme et, implicitement, pour le résultat final de notre analyse. Le premier à remarquer est la nette différence qui apparaît entre le degré de similitude qui existe d'une part entre les échantillons groupés dans la même espèce (Sc, Po, HA et Vp), pour lesquels on calcule une moyenne triangulaire (S n e a t h, 1957 b) de 75,78%, et d'autre part entre ceux-ci et les échantillons appartenant au moins à une espèce différente (PP et CP), les coefficients de similitude restant dans ce cas inférieurs à 60%. Il se vérifie ainsi que la séparation des unités taxonomiques de rang supérieur aux sous-espèces peut être faite en utilisant non seulement des caractères discrets, mais des caractères quantitatifs à variation continue aussi.

Notons ensuite que, malgré la distance qui sépare les cavités, la population de la grotte de Vârtop présente en égale mesure une similitude particulièrement élevée avec celles des grottes de Pojarul Poliței et de Hoanca Apei, très proche de celle d'entre les échantillons des grottes de Pojarul Poliței et de Scărișoara, pour laquelle la valeur du coefficient de Jaccard est maximale. Cependant, cette haute ressemblence ne doit pas être prise dans un sens absolu, car elle résulte d'une addition qui, fatalement, annule par compensation les différences existant entre les termes primaires, c'est-à-dire entre le nombre de concordances positives (+) comprises dans les formules de codification. En fait, la comparaison de la population de la grotte de Vârtop avec celle de la grotte de Pojarul Poliței comporte cinq

Tableau 7

Codification des différences entre les valeurs moyennes des caractères dimensionnels (ΣC = somme des concordances)

A. Mâles

Echant.	Lc	Lp	lap	lMp	lmp	lbp	Le	le	La	ΣC
Sc – Po	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	28
– HA	+++0	++++	++++	+++0	++00	+++0	+++0	++++	+++0	29
– Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++++	++00	27
– PP	+000	++00	+++0	+++0	++++	+++0	+000	++00	0000	19
– CP	0000	0000	+000	+000	+000	+000	0000	0000	+000	5
Po – HA	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	28
– Vp	+++0	+++0	++++	+++0	++++	++++	+++0	++++	++00	30
– PP	+000	+++0	+++0	++00	+++0	++00	+000	+000	0000	16
– CP	0000	0000	+000	+000	0000	+000	0000	0000	+000	4
HA – Vp	++++	++++	++++	+++0	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	31
– PP	++00	++00	+++0	++00	++00	++00	++00	+000	+000	17
– CP	0000	0000	+000	+000	0000	+000	+000	0000	+000	4
Vp – PP	++00	++00	+++0	+++0	+++0	++00	++00	+000	+000	19
– CP	0000	0000	+000	+000	0000	0000	+000	0000	++00	5
PP – CP	+000	0000	+000	+000	0000	+000	+000	+000	+++0	9

B. Femelles

Tableau 7 (suite)

Echant.	Lc	Lp	lap	lMp	lmp	lbp	Le	le	La	ΣC
Sc – Po	++++	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	30
– HA	+++0	++++	+++0	+++0	++00	+++0	+++0	+++0	+++0	28
– Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++00	26
– PP	+000	++00	+++0	+++0	++++	+++0	+000	+000	0000	18
– CP	0000	0000	+000	+000	+000	+000	0000	0000	+000	4
Po – HA	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++++	+++0	28
– Vp	+++0	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	++++	+000	27
– PP	+000	++00	+++0	+++0	+++0	++00	+000	+000	0000	16
– CP	0000	0000	+000	+000	0000	0000	0000	0000	+000	3
HA – Vp	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++++	++00	28
– PP	++00	++00	+++0	++00	++00	+000	++00	+000	+000	16
– CP	0000	0000	+000	0000	0000	0000	+000	0000	+000	3
Vp – PP	++00	++00	++00	++00	++00	++00	++00	+000	+000	16
– CP	0000	0000	0000	0000	0000	0000	+000	0000	++00	3
PP – CP	+000	0000	+000	+000	0000	+000	++00	+000	++00	9

formules indiquant des différences significatives au moins au niveau de sous-espèce, tandis que dans la comparaison de cette même population avec celle de la grotte de Hoanca Apei il n'y a que deux telles formules pour les échantillons de femelles et aucune pour les échantillons de mâles; en révanche, le nombre de formules significatives au plus au niveau de population est dans ce dernier cas plus grand (Tab. 7 et 8). En d'autres termes, si on fait abstraction des éléments de ressemblance, la population de la grotte de Vârtop s'avère plus différente de celle de la grotte de Pojarul Poliţei que de celle de la grotte de Hoanca Apei.

Tableau 8

Codification des différences entre les valeurs moyennes des caractères morphométriques

A. Mâles

Echant.	Lp/1Mp	1ap/1Mp	1mp/1Mp	1bp/1mp	1ap/1bp	Le/le	La/Le	ΣC
Sc – Po	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++++	++++	23
– HA	++00	+++0	++00	+++0	++00	+++0	+++0	18
– Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++00	++00	19
– PP	++00	+++0	+++0	++00	++++	++++	+000	19
– CP	+000	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++00	18
Po – HA	++00	+++0	++00	+++0	+++0	+++0	+++0	19
– Vp	+++0	+++0	+++0	++++	++++	+++0	++00	22
– PP	+++0	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	+000	20
– CP	+000	+++0	++00	++++	++00	+++0	++00	17
HA – Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	21
– PP	+++0	+++●	+++0	+++0	++00	+++0	+000	17
– CP	++00	+++0	+000	+++0	++00	++00	++00	15
Vp – PP	+++0	++++	+++0	+++0	+++0	++00	++00	20
– CP	++00	++++	+++0	++++	++00	+000	+000	17
PP – CP	++00	++++	++00	+++0	+++0	+++0	●000	15

B. Femelles

Echant.	Lp/1Mp	1ap/1Mp	1mp/1Mp	1bp/1mp	1ap/1bp	Le/le	La/Le	ΣC
Sc – Po	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	21
– HA	++00	+++0	++00	+++0	++00	+++0	+++0	18
– Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	++00	++00	19
– PP	++00	+++0	+++0	++00	+++0	++++	+000	18
– CP	+000	+++0	++00	+++0	+++0	++00	++00	16
Po – HA	+++0	++++	++00	+++0	+++0	+++0	+++0	21
– Vp	+++0	+++0	+++0	++++	++++	++00	++00	21
– PP	+++0	+++0	+++0	++00	++00	+++0	0000	16
– CP	+000	++++	++00	++++	++00	++00	++00	17
HA – Vp	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	+++0	20
– PP	++++	+++0	+++0	+++0	++00	++00	+000	18
– CP	++00	+++0	+000	+++0	++00	+000	++00	14
Vp – PP	++++	++++	+++0	++00	+++0	++00	++00	21
– CP	++00	+++0	+000	++++	+++0	++00	++00	17
PP – CP	++00	+++0	+000	++00	++++	++00	0000	14

L'incertitude que la matrice taxons × taxons fait apparaître à l'égard de la population de la grotte de Vârtop est définitivement supprimée lorsqu'on procède à l'analyse proprement dite des groupements. En effet, le dendrogramme (Fig. 8) réunit aux niveaux de similitude les plus élevés (de 79,69% et de 78,13%) deux paires d'échantillons, chacun d'eux représentant une population à part. D'un côté, ceux des grottes de Scărișoara et de Pojarul Poliței, qui appartiennent sans aucune doute à la sous-espèce *glaciale*; d'autre côté, ceux des grottes de Hoanca Apei et de Vârtop, qu'on doit encadrer dans une sous-espèce distincte, très vraisemblablement *Ph. p. brachynotos* [2]. Ces deux paires d'échantillons, qui composent ensemble l'espèce *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae*, sont liés à un niveau de similitude de 74,22%, de très peu inférieur à ceux qui séparent les populations dans le cadre des sous-espèces. En révanche, l'isolement des échantillons appartenant à une autre espèce (celui de la grotte de Piatra Ponorului) et d'autant plus à un autre sous-genre (celui de la grotte de Ciur-Ponor) est sensiblement plus net, le niveaux de similitude s'abaissant dans ces cas à 55,86% et, respectivement, à 32,99%.

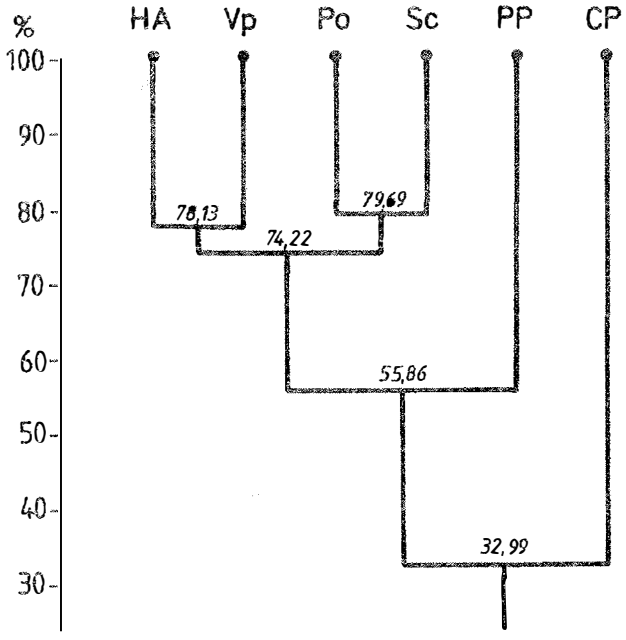

Fig. 8 – Dendrogramme global (mâles + femelles).

Ainsi configuré, le dendrogramme comprend deux éléments à remarquer.

D'abord, la très faible différence d'entre les niveaux auxquels se placent les ramifications dichotomiques séparant les sous-espèces d'une part et les popula-

[2] Pour donner à cet égard une réponse certaine, il est indispensable de disposer d'un échantillons représentatif de la grotte de Coteţul Dobreştilor, d'où provient l'holotype de cette sous-espèce; nous espérons le pouvoir faire prochainement.

tions d'une autre. Quoiqu'il ne se rattache qu'à une situation particulière, cet aspect constitue une nouvelle et convaincante preuve du fait que la différenciation des sous-espèces peut être souvent très délicate. À ce même égard, on doit noter qu'il n'est pas possible d'établir dans la structure d'un dendrogramme un niveau de similitude en tant que repère conventionnel de différenciation des sous-espèces (dans le genre de la «règle des 75%»), parce qu'un tel niveau sera toujours fonction du nombre des caractères élémentaires pris en considération. Si, par exemple, on aurait ajouté dans notre analyse les caractères discrets, ce niveau aurait été évidemment bien plus élevé.

Le second élément se rapporte à l'association dans la même sous-espèce des populations des grottes de Vârtop et de Hoanca Apei. À l'encontre de ce qu'il se passe dans le cas des populations des grottes de Scărişoara et de Pojarul Poliţei, entre lesquelles il n'y a aucune différence significative au niveau de sous-espèce (Tab. 7 et 8), cette asociation n'est pas entièrement conforme à pareille condition idéale. L'exception en est cependant unique et partielle, car elle ne concerne que la longueur (autant absolue que relative) de l'antenne et n'apparaît que dans les échantillons de femelles. Et, si on admet qu'un seul caractère n'est généralement pas suffisant pour différencier deux espèces (G é n e r m o n t, 1979), on peut accepter que ceci est vrai pour les sous-espèces aussi. En outre, le fait que les populations des grottes de Vârtop et de Hoanca Apei sont plus différentes entre elles que celles des grottes de Scărişoara et de Pojarul Poliţei est plutôt normal, puisque les deux premières cavités sont distancées d'environ 7 km, tandis que – tel que nous l'avons précisé au début – les deux autres sont intégrées génétiquement dans le même réseau spéléique. En conséquence, si l'isolement des populations est au moins plausible dans le premier cas, il fait certainement défaut dans le second, où aucune barrière n'intervient pour diminuer le flux génétique.

Tableau 9

Matrice taxons × taxons pour l'ensemble des échantillons (mâles + femelles) (**Mr** = moyennes réciproques; • = population centrale)

							Mr
Sc	–						62,97%
Po	79,69	–					63,59%
HA	72,66	75,00	–				61,40%
Vp	71,09	78,13	78,13	–			63,91%•
PP	57,81	53,13	53,13	59,38	–		52,34%
CP	33,59	32,03	28,13	32,81	38,28	–	32,99%
	Sc	Po	HA	Vp	PP	CP	

La constatation – objectivée par analyse statistique et numérique – de la différenciation en deux sous-espèces des populations appartenant à *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae* est le principal résultat final qui nous intéresse. Mais, puisque ce résultat découle essentiellement de la structure d'un dendrogramme, il nous reste à effectuer une dernière opération: vérifier en quelle mesure la même distinction peut être faite par comparaison morphologique directe, donc retourner sous ce

nouvel aspect aux données biométriques qui ont constitue l'information primaire de l'analyse. Pour cela, nous avons dessiné pour tous les échantillons de *Ph. proserpinae* le contour du pronotum tel que celui-ci est défini par les valeurs moyennes des caractères dimensionnels, c'est-à-dire de ce qu'on pourrait nommer un «pronotum type» (Fig. 9). Quoique moins pregnantes que celles liées à la

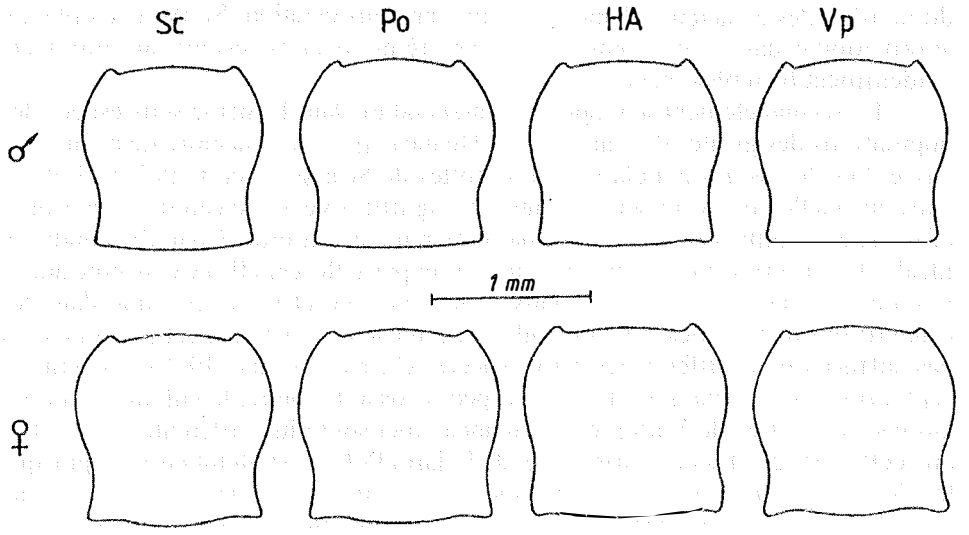

Fig. 9. – Contour du «pronotum type» chez les quatre populations de *Pholeuon proserpinae.*

variabilité individuelle (Fig. 1), les différences en sont visibles et tout à fait similaires à celles qui correspondent aux diagnoses originales des deux sous-espèces (Fig. 2). On peut les préciser encore mieux en rappelant ces diagnoses (J e a n n e l, 1923, p. 466):

> «Pronotum étroit, plus long que large, les côtés largement arrondis dans la moitié antérieure, très profondément sinués et rétrécis à la base, le tiers basal des côtés fortement divergent en arrière, les angles postérieurs saillants [...] ..... *glaciale*, nov.
> Pronotum grand, aussi large que long, les côtés bien moins rétrécis en arrière, peu divergents dans le tiers basal, les angles postérieurs non saillants [...] .....*brachynotos*, nov.»

REMERCIEMENTS. Nous remercions l'Association Spéléologique «SFINX» de Gârda et tout particulièrement M. Cristian Ciubotărescu, de même que M. Mihai Gligan, président du Club Spéléologique «POLITEHNICA» de Cluj-Napoca, qui nous ont très aimablement aidé à obtenir des échantillons représentatifs des grottes se trouvant dans leur zone d'activité.

BIBLIOGRAPHIE

1949 AMADON D., *The seventy-five per cent rule for subspecies.* Condor, **51,** 250–258.
1964 DECU V., *Le catalogue des Coléoptères cavernicoles de Roumanie.* Acta Zool. Cracov., **IX,** 7, 441–467.

1978 DELAY B., *Milieu souterrain et écophysiologie de la reproduction et du développement des Coléoptères Bathysciinae hypogés*. Mém. Biospéol. **V**, 1–349.
1979 GÉNERMONT J., *Les mécanismes de l'évolution*. Dunod, Paris, 236 p.
1955 IENIȘTEA M. A., *Contribuții la cunoașterea faunei de coleoptere cavernicole din R.P.R.* Bul. Șt., Secț. Șt. Biol. Agr. Geol. Geogr., **VII**, *2*, 409–426.
1923 JEANNEL R., *Étude préliminaire des Coléoptères aveugles du Bihor*. Bull. Soc. Sc. Cluj, **I**, 411–472.
1924 – *Monographie des Bathysciinae*. Arch. Zool. exp. gén., **63**, *1*, 1–436.
1930 – *Coléoptères cavernicoles nouveaux des Monts Bihar*. Bull. Soc. Sc. Cluj, **V**, 48–61.
1929 JEANNEL R., RACOVITZA E., *Énumération des grottes visitées, 1918–1927 (7e série)*. Arch. Zool. exp. gén., **68**, *2*, 293–608.
1953 MAYR E., LINSLEY E.G., USINGER R., *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Comp. Inc., New York, Toronto, London, 336 p.
1989 MOLDOVAN O., *Révision systématique de l'espèce* Pholeuon (*s. str.*) angusticolle *(Coleoptera, Catopidae, Bathysciinae)*. Trav. Inst. Spéol. «E. Racovitza», **XXVIII**, 29–41.
1993 RACOVIȚĂ E., *Cugetări evoluționiste* (ed. Gh. Racoviță). Ed. Acad. Rom., București, 320 p.
1985 RACOVIȚĂ G., *Taxonomie quantitative des Bathysciinae (Coleoptera, Catopidae) du bassin de la Valea Iadului (Monts Apuseni)*. Trav. Inst. Spéol. «E. Racovitza», **XXIV**, 69–83.
1970 RUSU T., RACOVIȚĂ G., COMAN D., *Contributions à l'étude du complexe karstique de Scărișoara*. Ann. Spéléol., 25, *2*, 383–408.
1957a SNEATH P. H. A., *Some thoughts on bacterial classification*. J. Gen. Microbiol., **17**, 184–200.
1957b – *The application of computers to taxonomy*. J. Gen. Microbiol., **17**, 201–226.
1979 ȘERBAN M., NEAGU L., ALB M., RACOVIȚĂ G., *Application des méthodes numériques à la systématique des Harpacticoïdes. I. Analyse des formules d'armature des pattes natatoires en tant que critère taxonomique*. Trav. Inst. Spéol. «E. Racovitza», **XVIII**, 33–52.
1983 – *Application des méthodes numériques à la systématique des Harpacticoïdes. Note 3. Les caractères quantitatifs à variation continue des pattes P1*. Trav. Inst. Spéol. «E. Racovitza», **XXII**, 21–31.

Institut de Spéologie «Émile Racovitza»
Section de Cluj-Napoca

Reçu le 5 août 1995