Existence chez *Aedes (Ochlerotatus) detritus*
(Haliday, 1833)
(Diptera-Culicidae) de Camargue
de deux formes sympatriques
et sexuellement isolées (espèces jumelles)

par N. PASTEUR, J.-A. RIOUX, E. GUILVARD, M.-J. PECH-PERIERES
et J.-M. VERDIER

(Collaboration technique : A. BELMONTE et T. GONZALES)

Laboratoire d'Ecologie médicale et de Pathologie parasitaire (P^r J.-A. RIOUX),
Faculté de Médecine, F 34000 Montpellier.

Laboratoire d'Electrophorèse du C.E.R.E.M. (P^r L. THALER),
Université II, U.S.T.L., F 34060 Montpellier.

Résumé.

L'analyse par électrophorèse de la variabilité de quatre locus codant les enzymes *Est-2*, α -*Gpd*, *Got-1* et *Got-2* chez *Aedes detritus* permet de conclure à l'existence en Camargue de deux types de populations (A et B) sexuellement isolées (espèces jumelles). Dans les 27 gîtes larvaires étudiés, l'étude des phénotypes correspondant aux locus α -*Gpd* et *Got-2* permet de rapporter chaque individu à l'un ou l'autre type. Par ailleurs, les populations diffèrent par leur polymorphisme pour les locus *Est-2* et *Got-1*.

Summary.

Presence in Camargue of two sympatric, sexually isolated forms of *Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Haliday, 1833) [Diptera-Culicidae].

The study of allozymic variations at four enzymatic loci (*Est-2*, α -*Gpd*, *Got-1* and *Got-2*) in populations of *Aedes detritus* (Hal.) from 27 localities in Southern France has

Reçu le 28 septembre 1976.

shown that this species is composed of two kinds of sympatric populations which do not interbreed in nature.

Single specimens of *Aedes detritus* can be attributed to one or other type of population (sibling species) by the genotype at the α -Gpd or Got-2 loci (type A populations are homozygous for Got-2^R allele and the frequency of the α -Gpd^C allele is higher than 98 % ; type B populations are homozygous for Got-2^L allele and the frequency of the α -Gpd^B allele is higher than 98 %). Moreover, allelic frequencies at the Est-2 and Got-1 loci are different in both types of populations.

The fact that both kinds of populations coexist in the same pond shows that the isolating mechanism is not an adaptation to the larval environment, but rather involves mechanisms peculiar to adults (precopulatory mechanisms or interpopulation sterility).

A l'ancienne conception typologique de l'Espèce, se substitue peu à peu une approche synthétique, de tendance évolutive, où le critère déterminant est constitué par l'isolement reproductif (E. Mayr, 1948). Dans cet esprit, qui implique une vision populationnelle et génétique des problèmes, les caractères écophysiologiques et éthologiques occupent une place de choix non seulement pour exprimer la diversité taxonomique, mais aussi pour expliquer la divergence évolutive, c'est-à-dire la spéciation. A ce titre, l'espèce jumelle, caractérisée par la précellence des fonctions et des comportements sur les formes et les structures, constitue un concept d'un grand intérêt, à la fois doctrinal et pratique.

Dans le groupe des Vecteurs hématophages, le dépistage des espèces jumelles apparaît d'une importance majeure dans la mesure où se trouvent impliqués les grands processus épidémiologiques tels que les liaisons « Vecteurs-Hôte vertébré », les stratégies démographiques et les types de niches écologiques.

Le but du présent mémoire est précisément de présenter un procédé simple de dépistage de telles espèces, procédé basé sur l'étude des allozymes par l'analyse électrophorétique. *Aedes (O.) detritus* (Hal.), Culicide largement répandu dans les biocoenoses halophiles des côtes basses du Sud de la France (J.-A. Rioux, 1958 ; A. Gabinaud, 1975), est pris comme matériel d'étude.

Matériel et méthodes

Les populations d'*Aedes detritus* proviennent de 17 gîtes de Grande-Camargue et 10 gîtes de Petite-Camargue échantillonnés de février 1975 à juin 1976.

Les imagos obtenus à partir de nymphes prélevées directement sur le terrain sont soumis à l'analyse électrophorétique selon la technique de J. Moretti et coll. (1975), en utilisant les systèmes tampon « Tris-citrate II » de R. K. Selander et coll. (1971). Les Estérases sont mises en évidence selon la technique de E. de Stor-deur (1976), l' α -Glycérophosphate-déshydrogénase selon la technique de N. Pasteur et E. de Stor-deur (1976). Les Glutamate-oxaloacétate transaminases sont obtenues

en incubant les gels d'amidon dans 50 ml de solution tampon Tris-HCl (pH 8.0) contenant 200 mg d' α -cétooglutarate (Boehringer), 100 mg d'acide aspartique (Boehringer), et 0,5 mg de pyridoxal-phosphate (Sigma) pendant 30 mn. Les enzymes sont ensuite révélées par ajout de 150 mg de Fast Blue BB (Sigma). Elles apparaissent sous forme de taches bleues.

Dans chaque gel plusieurs « témoins » dont on connaît la mobilité électrophorétique des enzymes sont analysés avec *Aedes detritus*. Dans la présente étude, il s'agit d'*Aedes caspius* (Pall.) [souche Caire, autogène] (1) rendu homozygote pour les systèmes étudiés.

Résultats

Quatre systèmes enzymatiques ont été étudiés : une Estérase, l' α -Glycérophosphate-déshydrogénase et deux Glutamate-oxaloacétate transaminases.

Les Estérases.

Chez *Aedes detritus*, l'imago possède plusieurs systèmes à activité estérasique. L'un d'entre eux, le système Estérase-2, est constitué par une aliéstérase inhibée *in vitro* par les composés organophosphorés. Cette estérase se colore en rouge en présence d' α - et de β -naphthylacétate. Elle est donc spécifique du β -naphthylacétate. Ce système est codé par un locus (*Est-2*) possédant cinq allèles codominants : *Est-2^A*, *Est-2^B*, *Est-2^C*, *Est-2^D*, *Est-2^E* (2). Ces enzymes sont monocaténaïres et les hétérozygotes ont deux isozymes.

L' α -Glycérophosphate déshydrogénase.

Chez les espèces de Culicides étudiées jusqu'à présent, il existe une seule enzyme à activité d' α -Glycérophosphate déshydrogénase. Elle est codée par le locus α -Gpd et comprend quatre allèles codominants : α -Gpd^A, α -Gpd^B, α -Gpd^C, α -Gpd^D (3). L' α -Glycérophosphate déshydrogénase d'*Aedes detritus* est une enzyme bicaténaire comme chez *Culex pipiens* (N. Pasteur et E. de Stordeur, 1976) : les hétérozygotes ont trois isozymes.

Les Glutamate-oxaloacétate transaminases.

Chez les eucaryotes, il existe toujours deux Glutamate-oxaloacétate transaminases codées par des locus distincts : l'une est spécifique des mitochondries, l'autre du cytoplasme. Chez *Aedes detritus*, ces enzymes ont une mobilité électrophorétique positive

(1) Due à l'obligeance du Pr A.-A. Abdel-Malek, que nous tenons à remercier.

(2) Les allozymes ont une mobilité électrophorétique de : 1,00 ; 0,93 ; 0,86 ; 0,82 ; et 0,72. La mobilité de référence correspond à celle de l'Estérase-2 chez *Aedes caspius* (Pall.), souche Caire.

(3) La mobilité électrophorétique de chaque allozyme est respectivement de : 1,80 ; 1,40 ; 1,00 et 0,70. La mobilité de référence correspondant approximativement à la mobilité de l' α -Glycérophosphate déshydrogénase d'*Aedes caspius* (Pall.), souche Caire.

dans nos conditions expérimentales. L'enzyme dont la mobilité électrophorétique est la plus grande se colore fortement. Elle est codée par le locus *Got-1* qui possède quatre allèles codominants : *Got-1^A*, *Got-1^B*, *Got-1^C* et *Got-1^D* (4). Cette enzyme est bicaténaires : les hétérozygotes ont trois isozymes.

L'enzyme, à mobilité faible, se colore difficilement dans les conditions expérimentales. Elle est codée par le locus *Got-2*. Dans les populations étudiées, deux phénotypes sont détectés : l'un rapide (*Got-2^R*), l'autre lent (*Got-2^L*); aucun phénotype mixte (*Got-2^{RL}*) n'est observé (5). Le locus *Got-2* est donc vraisemblablement monomorphe pour l'allèle *Got-2^R* ou l'allèle *Got-2^L*.

La localisation cellulaire de l'enzyme codée par le locus *Got-1* est inconnue de même que celle codée par le locus *Got-2*.

1° Polymorphisme des locus α -Gpd et *Got-2*.

Dans les populations d'*Aedes detritus* de Grande et de Petite-Camargue (tableau I), cinq phénotypes sont observés pour le locus α -Gpd, deux d'entre eux comportent une isozyme unique correspondant aux homozygotes α -Gpd^{BB} ou α -Gpd^{CC}. Les trois autres comportent trois isozymes et correspondent à des hétérozygotes α -Gpd^{BC}, α -Gpd^{BD} et α -Gpd^{AB}.

Sur 4 441 imagos analysés, 3 366 (soit 76 %) sont homozygotes pour l'allèle α -Gpd^C, 1 061 homozygotes pour l'allèle α -Gpd^B (24 %). Six hétérozygotes (α -Gpd^{BC}) seulement sont observés. Ce résultat montre que l'espèce nominale *Aedes detritus* est en réalité constituée de deux populations indépendantes. Si, en effet, les populations étaient panmictiques, elles auraient dû renfermer environ un millier d'hétérozygotes α -Gpd^{BC} conformément à l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Tous les individus α -Gpd^{BB} testés possèdent le phénotype *Got-2^L* (lent) alors que tous les individus α -Gpd^{CC} ont le phénotype *Got-2^R* (rapide). Les hétérozygotes α -Gpd^{BC} sont soit *Got-2^R* soit *Got-2^L*; les hétérozygotes α -Gpd^{CD} et l'individu α -Gpd^{AB} sont *Got-2^L*. Le fait qu'aucun hétérozygote (*Got-2^{RL}*) n'ait été trouvé, indique que les deux populations d'*Aedes detritus* ne s'hybrident pas dans les conditions observées en Camargue. L'existence d'hétérozygotes pour le locus α -Gpd, dénote un polymorphisme pour ce locus dans les deux types de populations, polymorphisme d'ailleurs très faible puisque la fréquence de l'allèle rare est de l'ordre de 1 % (tableau IV).

En définitive, grâce à l'étude du locus *Got-2*, il est possible de classer les populations camarguaises d'*Aedes detritus* en deux ensembles : l'ensemble A correspondant au phénotype *Got-2^R* (rapide) et l'ensemble B correspondant au phénotype *Got-2^L*.

(4) Les mobilités électrophorétiques des allozymes codées par ces allèles sont respectivement de 1,50, 1,25, 1,00 et 0,70. La mobilité électrophorétique de référence étant celle des *Aedes caspius* (Pall.), souche Caire.

(5) L'enzyme codée par le locus *Got-2* chez *Aedes caspius* (Pall.), souche Caire, présente une mobilité électrophorétique plus faible que celle codée par *Got-2^L*.

Tableau I — Fréquences des génotypes pour le locus α -Gpd

	Gîte larvaire n°	Dates des prélèvements	Fréquences absolues des génotypes α -Gpd					Total de l'échantillon	% α -Gpd ^{BB}
			CC	BC	BB	CD	AB		
PETITE CAMARGUE	007	05.76	21	—	52	—	—	73	71
	010	03.76	98	—	40	—	—	138	29
	011	04.76	155	—	10	1	—	166	6
	012	04.76	166	—	37	—	—	203	18
	016	04.76	123	—	149	1	—	273	55
	026	04.76	144	1	55	1	—	201	27
	045	02.75	1	—	22	—	—	23	95
	045	03.76	—	—	64	—	—	64	100
	046	04.76	43	—	141	—	—	184	77
	046	05.76	49	—	39	—	1	89	44
	053	04.76	—	—	147	—	—	147	100
	054	04.76	—	—	97	—	—	97	100
GRANDE CAMARGUE	002	02.76	22	—	3	—	—	25	12
	002	04.76	81	—	—	—	—	81	0
	004	02.76	24	—	1	—	—	25	4
	004	05.76	47	—	—	—	—	47	0
	005	03.76	120	—	—	—	—	120	0
	006	03.76	173	—	—	1	—	174	0
	008	03.76	134	—	—	—	—	134	0
	014	02.76	104	—	—	—	—	104	0
	017	02.76	68	—	—	—	—	68	0
	021	03.76	121	—	—	—	—	121	0
	021	05.76	104	—	—	—	—	105	0
	022	02.76	114	1	101	1	—	217	47
	022	04.76	64	—	3	—	—	67	4
	023	03.76	73	1	—	—	—	74	0
	023	05.05.76	89	—	—	—	—	89	0
	023	26.05.76	113	—	—	—	—	113	0
	025	03.76	94	—	2	—	—	96	2
	027	05.76	171	—	—	2	—	173	0
	028	02.76	163	—	—	—	—	163	0
	033	02.75	82	—	1	—	—	83	1
	033	09.75	54	—	—	—	—	54	0
	033	10.75	82	—	—	—	—	82	0
	033	11.76	112	—	—	—	—	112	0
	036	03.76	97	—	1	—	—	98	0
	038	09.75	102	—	—	—	—	102	0
	038	03.76	148	—	—	—	—	148	0
	041	03.76	10	2	96	—	—	108	89
CAMARGUE S.L	Données de terrain	Valeurs absolues observées	3366	6	1061	7	1		
		% observés	76 %	0,1 %	24 %	0,2 %	0,02 %		
	Hypothèse de la panmixie	Valeurs absolues théoriques	2561	1616	255	3	0,2		
		% théoriques	58 %	36 %	6 %	0,06 %	0,04 %

FIG. 1. — Répartition des deux espèces jumelles (A et B) d'*Aedes* (*O.*) *detritus* (Hal.) en Camargue. En hachuré, espèce A (*Gor.-2R*) fréquente en Basse-Camargue et dans la zone juxta-côtière de Petite-Camargue. En pointillé, espèce B (*Gor.-2L*) présente vers l'intérieur, en Petite et Moyenne-Camargue.

(lent). Toutefois, en pratique courante, il est préférable d'utiliser le locus α -Gpd. Le locus *Got-2* produit en effet une enzyme de faible activité rendant parfois difficile

Tableau II — Répartition des phénotypes et fréquences alléliques pour le locus *Est-2* dans un échantillon considéré globalement ou subdivisé en ensembles A et B sur la base du génotype α -Gpd (gîte n°16)

Locus <i>Est-2</i>	Population totale		Ensemble A (homozygotes α -Gpd ^{CC})		Ensemble B (homozygotes α -Gpd ^{BB})	
Phénotypes	Fréquences phénotypiques		Fréquences phénotypiques		Fréquences phénotypiques	
	Obs.	Calc.	Obs.	Calc.	Obs.	Calc.
BB	40	(25,9)	38	(37,3)	2	(11,7)
CC	106	(88,0)	12	(10,5)	94	(95,0)
DD	6	(3,3)	6	(3,2)	0	(0,7)
AC	7	(4,0)	0	0	7	(5,6)
BC	65	(95,4)	40	(39,5)	25	(25,6)
BD	23	(18,5)	20	(21,9)	3	(2,2)
CD	25	(30,5)	8	(11,6)	17	(16,0)
CE	1	(0,6)	0	0	1	(0,1)
Total	273		124		149	
Allèles	Fréquences alléliques		Fréquences alléliques		Fréquences alléliques	
A	0,0128		0		0,0235	
B	0,3077		0,5484		0,1074	
C	0,5678		0,2903		0,7987	
D	0,1099		0,1613		0,0671	
E	0,0018		0		0,0034	
χ^2 testant la panmixie (3 ddl)	27,73 (sign.)		2,04 (non sign.)		0,37 (non sign.)	

l'interprétation des gels. Les allozymes codées par le locus α -Gpd sont, par contre, très fortement colorées, évitant ainsi tout risque d'erreur d'interprétation; d'autre part, l'extrême rareté des hétérozygotes permet de rapporter à l'un ou l'autre groupe 998 individus sur 1 000. Ainsi, en utilisant comme moyen d'analyse le locus α -Gpd,

Tableau III — Fréquences alléliques pour le locus Est-2 chez *Aedes detritus* groupe A (α -Gpd^{CC})

	Gîte parvaire n°	Dates des prélèvements	Fréquences alléliques					Nombre d'indi- vidus
			A	B	C	D	E	
PETITE CAMARGUE	007	05.76	—	0,4524	0,4286	0,1190	—	21
	010	03.76	—	0,5408	0,3112	0,1378	0,0102	98
	011	04.76	—	0,6186	0,2244	0,1570	—	156
	012	04.76	0,0103	0,4829	0,3425	0,1644	—	146
	016	04.76	—	0,5484	0,2903	0,1613	—	124
	026	04.76	0,0138	0,4966	0,3586	0,1310	—	145
	046	04.76	—	0,6098	0,2683	0,1220	—	41
	046	05.76	—	0,5306	0,3673	0,0510	—	49
GRANDE CAMARGUE	004	02.76	—	0,5208	0,2917	0,1875	—	24
	004	05.76	0,0200	0,6000	0,2700	0,1100	—	50
	005	03.76	0,0042	0,5750	0,2708	0,1500	—	120
	006	03.76	0,0115	0,5057	0,3448	0,1379	—	174
	008	03.76	—	0,5038	0,3130	0,1832	—	131
	014	02.76	0,0194	0,5583	0,2961	0,1262	—	103
	017	02.76	—	0,5515	0,2794	0,1691	—	68
	021	03.76	0,0171	0,4915	0,2906	0,2009	—	117
	021	05.76	0,0144	0,5192	0,3029	0,1635	—	105
	022	03.76	—	0,5421	0,3271	0,1808	—	107
	022	04.76	—	0,6328	0,1953	0,1719	—	64
	023	03.76	0,0270	0,4460	0,3311	0,1960	—	74
	023	05.05.76	0,0176	0,5471	0,2471	0,1824	0,0059	85
	023	26.05.76	0,0133	0,5266	0,3274	0,1327	—	113
	025	03.76	0,0106	0,4681	0,3245	0,1968	—	74
	027	05.76	—	0,5202	0,3266	0,1474	0,0058	173
	028	03.76	0,0095	0,5032	0,2943	0,1804	—	158
	033	02.75	—	0,5613	0,3113	0,1274	—	106
	033	09.75	—	0,5648	0,2685	0,1574	0,0093	54
	033	10.75	0,0116	0,5000	0,3023	0,1860	—	86
	033	05.76	0,0045	0,5045	0,3080	0,1830	—	112
	036	03.75	—	0,5103	0,3247	0,1650	—	97
	038	03.75	0,0165	0,5000	0,2912	0,1923	—	91
	038	09.75	0,0147	0,4363	0,3922	0,1569	—	102
	038	03.76	0,0034	0,5548	0,3082	0,1336	—	146
	041	03.76	—	0,60	0,25	0,15	—	10

on peut distinguer deux types de populations : un type A où domine l'allèle α -Gpd^C, un type B où l'allèle précédent est remplacé par α -Gpd^B.

2° Polymorphisme des locus Est-2 et Got-1.

Si l'on considère les populations d'*Aedes detritus* sans tenir compte du génotype α -Gpd (ou Got-2), on s'aperçoit que plusieurs d'entre elles ne sont pas en équilibre

Tableau IV — Fréquences alléliques pour le locus Est-2 chez *Aedes detritus* groupe B (α -Gpd^{BB})

	Gîtes larvaires n°	Dates des prélèvements	Fréquences alléliques					Nombres d'individus
			A	B	C	D	E	
PETITE CAMARGUE	007	05.76	—	0,1042	0,8438	0,0521	—	48
	010	03.76	0,0625	0,0500	0,8375	0,0500	—	40
	011	04.76	0,05	0,05	0,85	0,05	—	10
	012	04.76	—	0,1471	0,8382	0,0147	—	34
	016	04.76	0,0233	0,1074	0,7987	0,0671	0,0034	149
	026	04.76	0,0283	0,0755	0,8302	0,0472	—	53
	045	02.76	0,0221	0,0841	0,8540	0,0398	—	113
	045	03.76	—	0,1016	0,7891	0,1094	—	64
	046	04.76	0,0119	0,0913	0,8412	0,0555	—	126
	046	05.76	—	0,1625	0,7750	0,0625	—	40
	053	04.76	0,0102	0,1191	0,8129	0,0544	0,0034	147
	054	04.76	0,0330	0,1099	0,8077	0,0385	0,0055	91
GRANDE CAMARGUE	022	02.76	0,0053	0,0638	0,8351	0,0851	0,0053	94
	041	03.76	0,0408	0,1020	0,8367	0,0255	0,0051	98

de Hardy-Weinberg pour le locus Est-2, donc non panmictiques. C'est le cas, en particulier, de la plupart des populations de Petite-Camargue et de la population du gîte 022 de Grande-Camargue. Par contre, si l'on classe les phénotypes Est-2 en tenant compte du génotype α -Gpd, les deux groupes obtenus sont chacun en équilibre. Le tableau II donne un exemple d'un tel équilibre pour la population du gîte 016.

Bien que possédant les mêmes allèles pour le locus Est-2, les deux « types » d'*Aedes detritus* sont donc caractérisés par des fréquences alléliques différentes. Dans le groupe A, la fréquence de l'allèle Est-2^B oscille autour de 50 % tant en Grande

qu'en Petite-Camargue. Dans le groupe B, c'est l'allèle *Est-2^C* qui domine (environ 80 %, tableaux III et IV).

Tableau V — Fréquences alléliques pour les locus α -Gpd et Got-1 chez *Aedes detritus*, groupe A

	Gîte larvaire n°	Dates des prélèvements	Fréquences alléliques pour le locus de α -Gpd				Nombre d'individus	Fréquences alléliques pour le locus Got-1				Nombre d'individus
			A	B	C	D		A	B	C	D	
PETITE CAMARGUE	007	05.76	—	—	1,0000	—	21	—	—	—	—	—
	010	03.76	—	—	1,0000	—	98	—	0,9722	0,0185	0,0093	98
	011	05.76	—	—	0,9968	0,0032	156	0,0192	0,9680	0,0128	—	156
	012	04.76	—	—	1,0000	—	166	0,0034	0,9762	0,0136	0,0068	147
	016	04.76	—	—	0,9960	0,0040	124	0,0242	0,9556	0,0121	0,0081	124
	026	04.76	—	0,0034	0,9932	0,0034	146	0,0069	0,9726	0,0206	—	146
	046	04.76	—	—	1,0000	—	43	—	0,9884	0,0116	—	43
	046	05.76	—	—	1,0000	—	49	0,0652	0,9131	0,0109	0,0109	49
GRANDE CAMARGUE	002	02.76	—	—	1,0000	—	22	—	1,0000	—	—	22
	002	04.76	—	—	1,0000	—	81	—	0,9750	0,0083	0,0083	60
	004	02.76	—	—	1,0000	—	24	—	1,0000	—	—	24
	004	05.76	—	—	1,0000	—	50	—	1,0000	—	—	50
	005	03.76	—	—	1,0000	—	120	0,0292	0,9458	0,0125	0,0125	120
	006	03.76	—	—	0,9971	0,0029	174	0,0029	0,9914	0,0057	—	174
	008	03.76	—	—	1,0000	—	134	—	0,9643	0,0238	0,0119	84
	014	02.76	—	—	1,0000	—	104	0,0048	0,9908	—	0,0048	104
	017	02.76	—	—	1,0000	—	68	0,0075	0,9776	0,0075	0,0075	67
	021	03.76	—	—	1,0000	—	121	0,0083	0,9750	0,0083	0,0083	120
	021	05.76	—	—	1,0000	—	105	—	—	—	—	—
	022	03.76	—	—	0,9957	0,0043	115	—	0,9765	0,0236	—	85
	022	04.76	—	—	1,0000	—	64	0,0234	0,9609	0,0156	—	64
	022	03.76	—	0,0068	0,9932	—	74	0,0608	0,8243	0,0135	0,0135	74
	023	05.05.76	—	—	1,0000	—	85	0,0235	0,9647	0,0059	0,0059	85
	023	26.05.76	—	—	1,0000	—	113	—	0,9690	0,0221	0,0089	113
	025	03.76	—	—	1,0000	—	94	0,0638	0,9253	0,0106	—	94
	027	05.76	—	—	0,9942	0,0058	173	0,0188	0,9656	0,0094	0,0063	160
	028	03.76	—	—	1,0000	—	163	0,0368	0,9632	—	—	163
	033	09.75	—	—	1,0000	—	54	0,0093	0,9722	0,0093	0,0093	54
	033	10.75	—	—	1,0000	—	82	—	1,0000	—	—	82
	033	05.76	—	—	1,0000	—	112	0,0179	0,9643	0,0089	0,0089	112
	036	03.76	—	—	1,0000	—	97	0,0258	0,9536	0,0206	—	97
	038	09.75	—	—	1,0000	—	102	0,0196	0,9755	—	0,0049	102
	038	03.76	—	—	1,0000	—	148	0,0169	0,9730	—	0,0101	148
	041	03.76	—	—	1,00	—	10	—	0,95	0,05	—	10

Les deux groupes A et B montrent les mêmes allèles pour le locus *Got-1*, l'allèle *Got-1^B* étant le plus fréquent dans les deux cas. Cependant, ces deux groupes diffèrent par la fréquence de l'allèle *Got-1^C* qui ne dépasse pas 2 % dans le groupe A et atteint généralement 10 % dans le groupe B (tableau V et VI).

Tableau VI — Fréquences alléliques pour les locus α -Gpd et Got-I chez *Aedes detritus*, groupe B

	Gîte larvaire n°	Dates des prélèvements	Fréquences alléliques pour le locus α -Gpd				Nombre d'indi- vidus	Fréquences alléliques pour le locus Got-I				Nombre d'indi- vidus
			A	B	C	D		A	B	C	D	
PETITE CAMARGUE	007	05.76	—	1,0000	—	—	52	—	—	—	—	—
	010	03.76	—	1,0000	—	—	44	—	0,9773	0,0227	—	22
	011	04.76	—	1,00	—	—	10	—	0,90	0,10	—	10
	012	04.76	—	1,0000	—	—	37	0,0139	0,9444	0,0417	—	36
	016	04.76	—	1,0000	—	—	149	—	0,8744	0,1174	0,0034	149
	026	04.76	—	1,0000	—	—	55	—	0,9327	0,0673	—	52
	045	02.75	—	1,0000	—	—	22	—	—	—	—	—
	045	03.76	—	1,0000	—	—	64	—	0,9375	0,0625	—	64
	046	04.76	—	1,0000	—	—	141	0,0035	0,8759	0,1170	0,0035	141
	046	05.76	0,0125	0,9875	—	—	40	0,0135	0,8919	0,0811	0,0135	37
	053	04.76	—	1,0000	—	—	147	0,0236	0,8740	0,0984	0,0039	147
	054	04.76	—	1,0000	—	—	97	0,0526	0,8421	0,1053	—	76
GRANDE CAMARGUE	022	02.76	—	0,9951	0,0049	—	102	0,0062	0,8889	0,1049	—	81
	041	03.76	—	0,9898	0,0102	—	98	0,0051	0,8571	0,1378	—	98

Discussion

Ainsi, la variabilité génétique d'*Aedes detritus*, appréciée au plan biochimique par l'analyse électrophorétique des allozymes, montre qu'en Camargue cette « espèce » est en réalité composée de deux ensembles ségrégés au plan mixiologique, autrement dit, de deux entités taxonomiques spécifiques. Les caractères en sont les suivants :

Ensemble A	Ensemble B
phénotype <u>Got-2R</u>	phénotype <u>Got-2L</u>
allèle α -GpdC > 98 %	allèle α -GpdB > 98 %
allèle <u>Est-2B</u> le plus fréquent, 50 %	allèle <u>Est-2C</u> le plus fréquent, 80 %
allèle <u>Got-2C</u> $\cong$ 2 %	allèle <u>Got-2C</u> $\cong$ 10 %

Au surplus, l'étude des répartitions géographiques respectives (fig. 1) montre une certaine tendance à la ségrégation spatiale. A l'Ouest (Petite-Camargue), s'observe surtout l'espèce B ; à l'Est (Basse-Camargue), domine l'espèce A. Remarquons toutefois qu'une différence mésologique marquée existe entre les deux Camargues, différence nettement exprimée au plan phyto-édaphique. La Basse-Camargue abrite des

formations chamaephytiques développées sur substrat compact (Sansouire à Salicornes), fortement influencées par les incursions marines ; la végétation arborescente est rare (*Tamarix gallica*) ou absente, la salinité globale élevée. La Petite-Camargue, est constituée par d'anciens cordons dunaires largement colonisés par la forêt mixte de Pins parasols et de Genévriers de Phœnicie. Par ailleurs, la salinité de la nappe phréatique n'atteint jamais les valeurs observées en Basse-Camargue (E. Roubaud et M. Treillard, 1943).

Remarquons toutefois que la ségrégation géographique n'interdit pas la présence des deux espèces dans un même gîte (tableau I : gîtes n°s 016, 022 et 046). Autrement dit l'une et l'autre tolèrent, à première vue, les mêmes conditions mésologiques. Pour expliquer leur coexistence en conditions sympatriques, nous devons admettre, outre de légères différences dans les niches écologiques, soit la léthalité des hybrides, soit l'intervention de mécanismes d'isolement pré-copulatoire. Notons que ce dernier processus a été mis en évidence par M. Coluzzi et L. Bullini (1971) dans le complexe *Aedes mariaae* (Sergent, 1903). A la suite de transfert de populations, ces auteurs ont pu en effet, montrer que les deux sous-espèces géographiques *Aedes mariaae mariaae* et *Aedes mariaae zammitii* Theo, 1903, capables de donner en laboratoires des hybrides vigoureux, ne se croisaient pas dans des conditions naturelles et constituaient en fait deux espèces authentiques. Les résultats auxquels nous sommes parvenus dans les populations naturelles d'*Aedes detritus* en utilisant le locus α -Gpd sont en tout point comparables à ceux qu'ont obtenu M. Coluzzi et L. Bullini dans des conditions expérimentales avec le locus Pgm (Phosphoglucomutase). **En définitive, nous sommes amenés à conclure que l'espèce nominale *Aedes detritus* est composée, dans le « Midi » méditerranéen tout au moins, de deux groupes de populations sympatriques sexuellement isolées, c'est-à-dire de deux espèces jumelles.** Reste à préciser les rapports de ces deux espèces au plan des répartitions géographiques, des relations mixiologiques et des caractères systématiques, morphologiques et écologiques. Recherches difficiles, qui nécessitent l'intégration des techniques biochimiques, biométriques et éthologiques.

Quoi qu'il en soit, à l'avenir, aucune étude de dynamique de population (densités, tables de mortalité, sex-ratio, taux intrinsèques d'accroissement, stratégies démographiques) ne saurait être entreprise sur *Aedes detritus* sans tenir compte de la co-existence de ces deux taxons.

*
**

Au demeurant, l'existence d'espèces jumelles chez les Diptères Culicides n'est pas nouvelle ; le complexe *Anopheles gambiae* Giles, 1902, en particulier, est constitué de six espèces (G. Davidson et G. B. White, 1972) dont certaines ne sont identifiables que par leurs chromosomes. Toutefois, c'est la première fois que dans cette famille on démontre l'existence de telles entités, par la seule étude des allozymes. Ce résultat devrait encourager les chercheurs à utiliser la méthode électrophorétique, connue par ailleurs par son extrême sensibilité (C.-P. Guillaume et coll., 1976 ; J. Britton et coll., 1976 ; J. P. Grassle, et J. F. Grassle, 1976 ; F.-J. Ayala, 1976).

Bibliographie

- AYALA (F.-J.), 1975. — La théorie de la neutralité sélective des polymorphismes de protéines. *Arch. Zool. exp. gén.*, 116, 149-172.
- BRITTON (J.), PASTEUR (N.) et THALER (L.), 1976. — Les souris du Midi de la France : distinction biochimique de deux groupes de populations sympatriques. *C.R. Acad. Sci.*, 283, 515-518.
- COLUZZI (M.) et BULLINI (L.), 1971. — Enzyme variants as markers in the study of pre-co-mulatory isolating mechanisms. *Nature*, 231, 455-456.
- DAVIDSON (G.) et WHITE (G. B.), 1972. — The crossing characteristics of a new sixth species in the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 66, 531-532.
- GABINAUD (A.), 1975. — Ecologie de deux *Aedes* halophiles du littoral méditerranéen français ; *Aedes (Ochlerotatus) caspius* (Pallas, 1771), *Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Haliday, 1833) (Nematocera-Culicidae). *Thèse Faculté des Sciences, Montpellier*, 451 p. (dactylo.).
- GRASSLE (J.-P.) et GRASSLE (J.-F.), 1976. — Sibling species in the Marine pollution indicator *Capitella* (Polychaeta). *Science*, 192, 567-569.
- GUILLAUME (C.-P.), PASTEUR (N.) et BONS (J.), 1976. — Distinction par électrophorèse sur gel d'amidon des espèces de lézards *Lacerta muralis* et *Lacerta hispanica* dans des populations sympatriques d'Espagne et du Languedoc-Roussillon. *C.R. Acad. Sci.*, 282, 285-288.
- MAYR (E.), 1948. — The bearing of the New Systematics on Genetical Problems. 205-235. *In* : *Advances in Genetics*. M. Demerec éd., *Academic Press*, édit., New York.
- MORETTI (J.), BROUSSIER (G.) et JAYLE (M.-F.), 1957. — Réalisation technique et premières applications de l'électrophorèse sur gel d'amidon. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 39, 593-605.
- PASTEUR (N.) et STORDEUR (E. de), 1976. — L' α -glycérophosphate déshydrogénase du moustique *Culex pipiens* : Génétique formelle, linkage et étude de populations. *Genetica*, 46, 319-326.
- RIOUX (J.-A.), 1958. — Les Culicides du « Midi » méditerranéen. *Paul Lechevalier*, édit. Paris, 296 p.
- ROUBAUD (E.) et TREILLARD (M.), 1943. — Observations sur les moustiques de la Crau. II. — L'*Aedes (Ochlerotatus) detritus* Hal. *Bull. Soc. Path. exot.*, 36, 94-100.
- ROUBAUD (E.) et TREILLARD (M.), 1943. — Etudes sur les moustiques de la Crau. III. — Recherches expérimentales sur les peuplements halophiles du delta du Rhône. *Bull. Soc. Path. exot.*, 36, 150-154.
- SELANDER (R. K.), SMITH (M. H.), YANG (S. Y.), JOHNSON (W. E.) et GENTRY (J. B.), 1971. — Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Stud. Genet.*, 4, 49-90.
- STORDEUR (E. de), 1976. — Esterases in the mosquito *Culex pipiens* L. : formal genetics and polymorphism of adult esterases. *Biochem. Genet.*, 14, 481-493.