

Etude chromosomique de seize espèces ou sous-espèces de Cetoniini (Coleoptera : Scarabaeidae : Cetoniinae) d'Europe

ANNE-MARIE DUTRILLAUX, JEAN MERCIER, HUA XIE & BERNARD DUTRILLAUX *

Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 5202-OSEB, CNRS/MNHN, 16 rue Buffon, F-75005 Paris, France

* Corresponding author

Abstract. Chromosome study of sixteen species or subspecies of European Cetoniini (Coleoptera: Acarabaeidae: Cetoniinae). The karyotypes of sixteen species or sub-species of Cetoniini were established using chromosome banding techniques. They are composed of 20 chromosomes, with a Xyp sex formula, except for *Tropinota (Epicometis) hirta* which carries an additional B chromosome and a neo X chromosome. Many acrocentrics exist in the karyotype of *Cetonia* species, while only meta- and sub-metacentrics are found in those of species belonging to *Protaetia*, *Tropinota* and *Oxythyrea* genera. Each species was found to possess its own karyotype. Inter-specific differences appear to be the consequence of intra-chromosomal changes, inversions principally. There is no discrepancy between chromosomal data and systematic classification.

Résumé. L'établissement du caryotype de seize espèces ou sous-espèces de Cetoniini d'Europe montre que toutes possèdent une formule chromosomique à 20, Xyp, à l'exception de *Tropinota (Epicometis) hirta* qui porte un chromosome B surnuméraire et un néo-chromosome X. Le caryotype des espèces du genre *Cetonia* se caractérise par la présence de nombreux chromosomes acrocentriques, alors que celui des espèces des genres *Protaetia*, *Oxythyrea* et *Tropinota* est constitué uniquement de méta- ou sub-métacentriques. Chaque espèce possède son propre caryotype, et les différences interspécifiques résultent principalement de la survenue d'inversions, c'est à dire, de remaniements intra-chromosomiques. Les données chromosomiques concordent bien avec la systématique actuelle.

Keywords: Karyotypes, *Tropinoma*, *Cetonia*, *Protaetia*, *Oxythyrea*.

Les Cetoniini (Coleoptera : Scarabaeidae : Cetoniinae), en Europe de l'ouest, comprennent une vingtaine d'espèces regroupées en huit genres ou sous-genres. Au sein de chaque espèce, le phénotype est assez variable, principalement du fait de variations de couleur, tandis que leur morphologie est assez homogène, même à l'échelle de la tribu. Comme pour tout insecte attrayant pour les collectionneurs, les variations interindividuelles, recoupant des distributions géographiques définies, ont donné lieu à la description d'un certain nombre de sous-espèces et de variétés dont la validité n'est pas toujours certaine, faute de paramètres biologiques établis. Ceci entraîne naturellement une tendance à fragmenter les taxons existants pour en créer de nouveaux. A notre connaissance, aucune donnée, autre que morphologique ou géographique, n'a étayé la validité des genres, sous-genres et espèces actuellement reconnus. Cette validité est pourtant mise en question par les possibilités d'hybridation de certaines espèces, sans réduction objective de la fertilité de leurs hybrides.

A l'échelle de la sous-famille entière des Cetoniinae, où l'on dénombre quelques 3200 espèces réparties sur toutes les régions chaudes et tempérées (Sakai & Nakai 1998), les études cytogénétiques restent peu développées. La littérature fait état de données sur une vingtaine d'espèces seulement, bien souvent limitées à leur seul nombre de chromosomes, qui est de généralement de 20 (Smith & Virkki 1978). Ce nombre de chromosomes étant partagé par un très grand nombre d'espèces de coléoptères, cela pourrait signifier que leur évolution ne s'est pas accompagnée de modifications chromosomiques. Cela pourrait indiquer aussi que si des modifications sont survenues, c'est au niveau intra-chromosomique surtout, donc à nombre constant. Pour mettre en évidence de tels remaniements, il importe de faire une étude minutieuse de la morphologie chromosomique, en utilisant des méthodes adaptées permettant, non seulement de repérer la position des centromères, mais aussi de mettre en évidence des bandes, comme cela se fait chez les vertébrés. En pratiquant ainsi, Wilson & Angus (2004, 2005) ont pu différencier les caryotypes d'un certain nombre d'espèces de Scarabaeidae à l'échelle infra-générique.

E-mail: bdutrill@mnhn.fr

Accepté le 20 mars 2008

Comme l'ont montré les études chez les mammifères, chaque espèce possède en général un caryotype qui lui est propre, mais des exceptions notables existent, comme chez les Papionini (Primates : Cercopithecidae) où de nombreuses espèces partagent un même caryotype (Dutrillaux 1979). Nous pouvons donc résumer ainsi la relation espèce-caryotype : la présence d'un même caryotype chez deux taxons considérés comme bonnes espèces ne démontre pas qu'il s'agit en fait d'une seule. Inversement, la présence de deux caryotypes différant par une ou plusieurs paires chromosomiques est un fort argument en faveur d'une séparation reproductive, et donc d'un phénomène de spéciation en cours ou achevé. Il faut cependant se garder de tout dogmatisme, car, si comme nous le pensons, la spéciation est un phénomène au long cours, et souvent intra-populationnel, tous les intermédiaires peuvent exister entre un polymorphisme débutant et un état de séparation reproductive achevé (Dutrillaux 1979).

Nous avons réalisé l'étude chromosomique de la plupart des Cetoniinae présents en Europe de l'Ouest,

tant sur des insectes de capture que d'élevage. Les données caryologiques décrites ici sont discutées en relation avec la systématique. A cette fin, nous avons largement utilisé les améliorations techniques que nous avons récemment apportées (Dutrillaux *et al.* 2006), et déjà appliquées à l'étude de quatre espèces de Cetoniinae (Dutrillaux & Dutrillaux 2005, Dutrillaux *et al.* 2007b, Macaisne *et al.* 2006).

Matériel et méthodes

Les animaux étudiés, ainsi que leur provenance ou la référence de l'éventuelle publication de leur caryotype, sont indiqués au tableau 1.

Les études ont porté sur deux à cinq jeunes imagos mâles, dont la gamétogenèse était inachevée, à l'exception de *C. speciosa*, chez qui des embryons ont été obtenus à partir d'oeufs pondus en élevage (Dutrillaux & Dutrillaux 2005). Chez les mâles, 20 à 24 follicules testiculaires ont été prélevés après anesthésie à l'acétate d'éthyle et section de l'abdomen. Les follicules ont été ensuite plongés dans une solution aqueuse de KCl 0,88 M, à température ambiante et pour des durées de 15 minutes à 7 heures, selon les stades cellulaires désirés. Ils ont été ensuite traités comme décrit (Dutrillaux *et al.* 2006 & 2007a & b). Les

Tableau 1. Données sur la systématique et l'origine des espèces étudiées. - *Table 1. Systematic data and origins of the species studied.*

Genre (sous-genre)	Espèce	Sous-espèce	Capture	Elevage	Origine ou référence
<i>Cetonia</i>	<i>aurata</i> (L. 1761)	<i>aurata</i> s. str.	X	X	Dutrillaux <i>et al.</i> 2005, 2006
	<i>carthami</i> Gori & Percheron 1833	<i>aurataeformis</i> Curti 1913	X	X	Coimbra 40°22'57"N, 8°21'86"W
<i>Protaetia</i> (<i>Potosia</i>)	<i>cuprea</i> (Fabricius 1775)	<i>cuprea</i> s.str.			Besançon
		<i>metallica</i> (Herbst 1782)	X		St-François-sur-Bugeon 45°25'02"N, 6°19'42"E
		<i>obscura</i> (Andersch 1797)			Besançon
		<i>bourgini</i> (Ruter 1967)	X		Bois-le-Roi 48°27'20"N, 2°42'13"E
		<i>brancoi</i> (Baraud 1992)			Besançon
	<i>fieberi</i> (Kraatz 1880)		X		Fontainebleau 48°27'26"N, 2°37'53"E
<i>opaca</i> (Fabricius 1787)				Besançon Dutrillaux <i>et al.</i> 2007	
<i>Protaetia</i> (<i>Eupotosia</i>)	<i>mirifica</i> (Mulsant 1842)			Besançon	
<i>Protaetia</i> (<i>Netocia</i>)	<i>morio</i> (Fabricius 1781)		X		St-Martin-Vesubie 44°04'04"N, 7°15'00"E
					Solignac 44°58'10"N, 3°54'80"E
	<i>oblonga</i> (Gory & Percheron 1833)		X		Porto-Vecchio 41°40'52"N, 9°12'19"E
<i>Protaetia</i> (<i>Liocola</i>)	<i>lugubris</i> (Herbst 1786)				Besançon
<i>Protaetia</i> (<i>Cetonischema</i>)	<i>speciosa</i> (Adams 1817)	<i>venusta</i> (Menetries 1836)		X	Dutrillaux & Dutrillaux 2005
	<i>aeruginosa</i> (L. 1767)				Besançon
<i>Tropinota</i> (<i>Epicometis</i>)	<i>hirta</i> (Poda 1761)		X		Moulis 42°57'42"N, 1°05'28"E
<i>Oxythyrea</i>	<i>funesta</i> (Poda 1761)		X		Solignac 44°58'10"N, 3°54'80"E

préparations microscopiques ont été conservées à -20°C , pour usage ultérieur et traitements selon nos protocoles habituels. Les préparations ont été observées avec un microscope Zeiss PHOMI 3 équipé d'un système de traitement d'images METASYSTEMS Ikaros. Pour chaque espèce ou sous-espèce, cinq caryotypes au moins ont été établis après coloration au Giemsa, puis marquage en bandes C pour mieux identifier les chromosomes. La longueur relative de chaque paire chromosomique a été établie, ainsi que l'indice centromérique (longueur du bras court/longueur totale), par mesure de cinq caryotypes. Ceci nous a permis de mieux classer les caryotypes pour les comparer entre espèces. Nous n'en donnerons pas les valeurs chiffrées pour ne pas alourdir la présentation des résultats.

Résultats

A l'exception de *Tropinota (Epicometis) hirta*, toutes les espèces étudiées ici possèdent un caryotype à 20 chromosomes, avec un X de petite taille et un Y ponctiforme, dont l'association prend une configuration en parachute lors de la diacynèse/métaphase I, comme décrit pour de nombreux coléoptères (Smith & Virkki 1978). La coloration par le nitrate d'argent montre que l'association X-Y se produit par l'intermédiaire de protéines argentaphiles, probablement d'origine nucléolaire. Aucune différence de structure ni de coloration du bivalent sexuel n'a été observée entre les espèces étudiées, à l'exception de *T. (E.) hirta*. Toutes les formules chromosomiques sont donc à 20, Xyp (p pour parachute). Nous décrivons ci-après brièvement le caryotype mitotique de chaque espèce.

Cetonia aurata (L.)

Données bibliographiques : Virkki (1951, 1954a), Dutrillaux *et al.* (2006, 2007b).

Son caryotype comprend quatre paires (n° 1–4) d'autosomes méta- ou sub-métacentriques (à centromère médian ou sub-médian) et cinq paires (n° 5–9) d'acrocentriques (à centromère distal). Le chromosome X est acrocentrique. Chaque paire peut être identifiée par sa taille, la position du centromère et le marquage de l'hétérochromatine et de l'euchromatine, après traitement approprié (Angus 1982). Ses chromosomes (Dutrillaux *et al.* 2006), très semblables à ceux de l'espèce suivante, ne sont pas montrés ici. L'organisateur nucléolaire (NOR), qui représente un ensemble de gènes codant les protéines ribosomales, est localisé sur le bras court du chromosome 6 (Dutrillaux *et al.* 2007b).

Cetonia aurataeformis Curti

Données bibliographiques : néant

Son caryotype (Fig. 1) a les mêmes caractéristiques

que celui de *C. aurata*, à un détail près. Celui-ci porte sur la localisation de la bande intercalaire du chromosome 5, plus distale (distante du centromère) chez *C. aurata*. Cette particularité peut indiquer qu'une inversion paracentrique (rotation après deux cassures d'un même bras chromosomique) s'est produite.

Protaetia (Potosia) cuprea (Fabricius)

Données bibliographiques : Virkki (1951, 1954a).

Les cinq sous-espèces étudiées (tableau 1) possèdent des caryotypes semblables, avec neuf paires d'autosomes méta- ou sub-métacentriques, de taille régulièrement décroissante. Le chromosome X est également sub-métacentrique. Bien que de morphologies assez semblables, les paires chromosomiques peuvent être

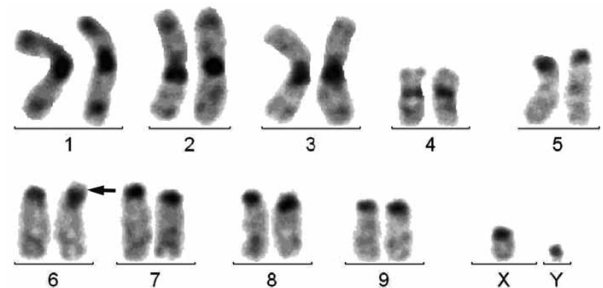


Figure 1

Caryotype de *Cetonia aurataeformis* en bandes C. Le discret marquage des chromatides, en plus de celui, plus fort, de l'hétérochromatine centromérique, permet d'identifier chaque paire chromosomique, et de différencier ici le chromosome 5 de cette espèce de celui de *Cetonia aurata*. Flèche : position du NOR. - *C-banded karyotype of Cetonia aurataeformis after C-banding. In addition to centromeric heterochromatin, faint bands are observed on chromatids, allowing the identification of each pair and the distinction between the chromosome 5 of this species and that of Cetonia aurata. Arrow: NOR location.*

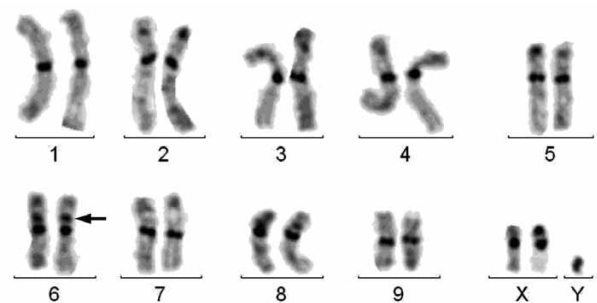


Figure 2

Caryotype de *Protaetia (Potosia) cuprea brancoi* en bandes C. Un chromosome X de *P. (P.) cuprea obscura*, porteur d'hétérochromatine à l'extrémité de son bras court est ajouté à droite de l'X de *P. (P.) cuprea brancoi*. Flèche : position du NOR. - *C-banded karyotype of Protaetia (Potosia) cuprea brancoi. An additional X chromosome from P. (P.) cuprea obscura, carrying heterochromatin on its short arm, is shown on the right of the X of P. (P.) cuprea brancoi. Arrow: NOR location.*

identifiées par leur taille, leur indice centromérique et le marquage de leur hétérochromatine (Fig. 2). Celui-ci révèle quelques différences d'intensité entre sous-espèces, dont la signification est incertaine. Il montre surtout la présence d'une hétérochromatine additionnelle sur le bras court de l'X chez *P. (P.) cuprea obscura*. Celle-ci résulte vraisemblablement de l'amplification d'une séquence d'ADN répété et ne devrait pas interférer sur les processus méiotiques. La paire n° 6 porte le NOR, dont le locus est souvent marqué par un étirement, sur la partie proximale de son bras court.

Protoetia (Potosia) fieberi (Kraatz)

Données bibliographiques : néant.

Très semblable à celui de *P. (P.) cuprea*, son caryotype montre une différence récurrente sur la paire n° 6 (Fig. 3) : le site portant le NOR est beaucoup moins étiré, et de ce fait, le bras court paraît souvent plus petit et la position du centromère moins médiane. En outre, le centromère de la paire n° 8 est plus médian.

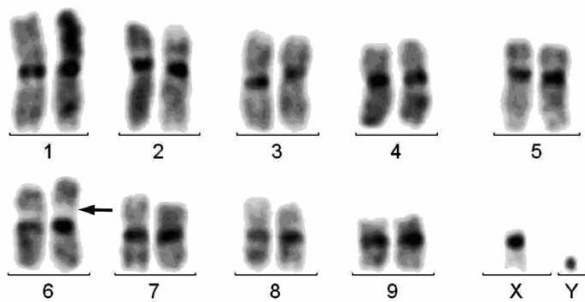


Figure 3
Caryotype de *Protoetia (Potosia) fieberi* en bandes C. Flèche : position du NOR. - *C-banded karyotype of Protoetia (Potosia) fieberi*. Arrow: NOR location.

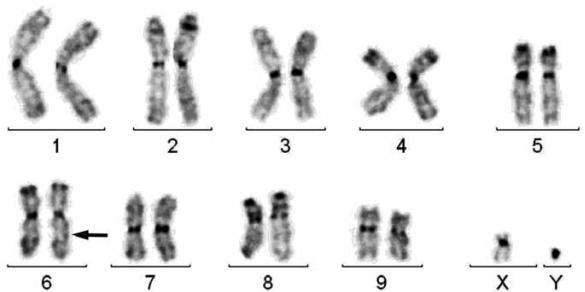


Figure 4
Caryotype de *Protoetia (Potosia) opaca* en bandes C. Flèche : position du NOR. - *C-banded karyotype of Protoetia (Potosia) opaca*. Arrow: NOR location.

chromosome X paraît plus acrocentrique, mais il n'est pas certain qu'il diffère de celui de *P. (P.) cuprea*.

Protoetia (Potosia) opaca (Fabricius)

Données bibliographiques : Dutrillaux *et al.* (2007b).

Le caryotype a les mêmes caractéristiques générales que précédemment. On note toutefois que la paire n° 6 a un centromère nettement moins médian, et que le NOR est en position sub-médiane sur son bras long. De plus, la paire n° 2 a un centromère plus médian (Fig. 4). Ces deux modifications peuvent indiquer la survenue d'inversions péricentriques (rotations après cassures de part et d'autre du centromère). Enfin, le marquage en bandes C est plus intense, en particulier à l'extrémité des bras courts des paires n° 4, 5, 6 et 8.

Protoetia (Eupotosia) mirifica (Mulsant)

Données bibliographiques : néant.

Le caryotype est très semblable aux précédents, aux détails suivants près (Fig. 5) : la paire n° 5 est

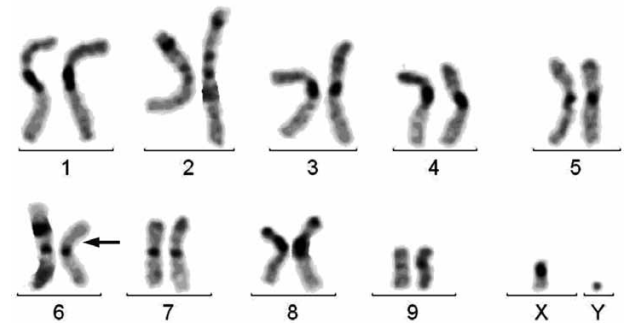


Figure 5
Caryotype de *Protoetia (Eupotosia) mirifica* en bandes C. Flèche : position du NOR. - *C-banded karyotype of Protoetia (Eupotosia) mirifica*. Arrow: NOR location.

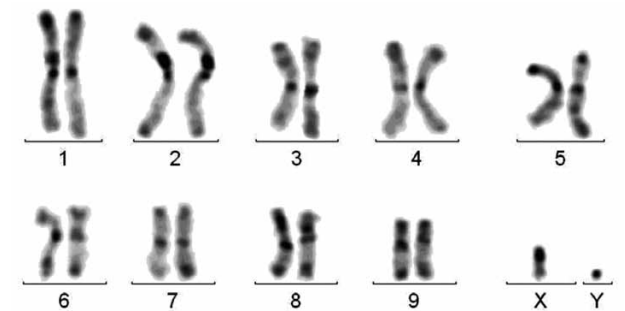


Figure 6
Caryotype de *Protoetia (Netocia) morio* en bandes C. - *C-banded karyotype of Protoetia (Netocia) morio*.

plus métacentrique et l'hétérochromatine juxta-centromérique est plus abondante, en particulier sur les paires n° 1-4, 8 et X, où elle est souvent dédoublée. Inversement, elle est très peu abondante sur la paire n° 9. Le NOR est localisé sur le bras court de la paire n° 6.

Protaetia (Netocia) morio (Fabricius)

Données bibliographiques : Virkki (1954a)

Le caryotype est aussi très semblable à celui des *Potosia*. (Fig. 6). La différence la plus marquante porte sur l'aspect plus métacentrique de la paire n° 2. Ceci est associé à la présence d'hétérochromatine juxta-centromérique sur le bras court exclusivement, et non de part et d'autre du centromère, comme chez les autres espèces, suggérant qu'une inversion péracentrique s'est produite. D'autre part, l'écart de longueurs entre les paires n° 5 et 6 est plus grand que chez toutes les autres espèces, et la paire n° 9 est plus grande. Ceci évoque la survenue d'une translocation réciproque entre les chromosomes 6 et 9. Le NOR est sur la paire 8 ou 9.

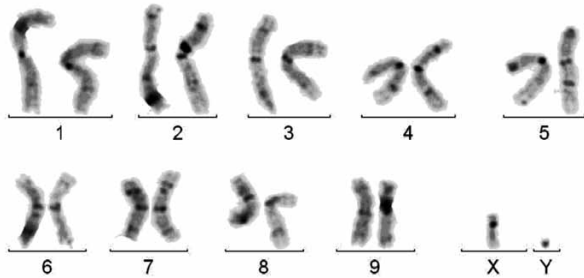


Figure 7
Caryotype de *Protaetia (Netocia) oblonga* en bandes C. Notez l'hétérozygotie de la paire n° 2, avec une forte bande C juxta-centromérique sur un seul chromosome. - C-banded karyotype of *Protaetia (Netocia) oblonga*. Pair N° 2 is heterozygote for a large juxta-centromeric C-band.

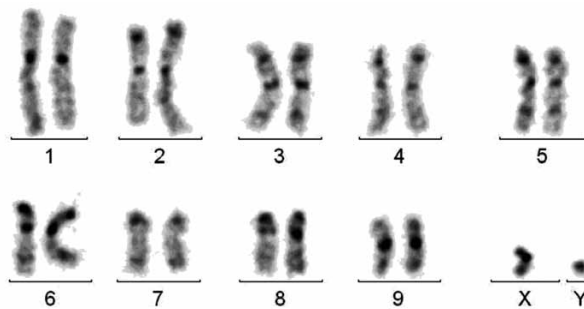


Figure 8
Caryotype de *Protaetia (Liocola) lugubris* en bandes C. - C-banded karyotype of *Protaetia (Liocola) lugubris*.

Protaetia (Netocia) oblonga (Gory & Percheron)

Données bibliographiques : néant

Le caryotype est très semblable à celui de l'espèce précédente. Les seules différences concernent l'hétérochromatine. Leur signification est incertaine, comme le montre la paire n° 2, qui porte le même marquage du bras court que chez *P. (N.) morio*, mais sur un seul chromosome (Fig. 7). Ceci correspond donc à un polymorphisme, fréquent pour l'hétérochromatine, et qui n'entraîne généralement pas d'effet de barrière gamétique. Le chromosome X, sub-métacentrique, porte très peu d'hétérochromatine.

Protaetia (Liocola) lugubris (Herbst)

Données bibliographiques : néant.

Ce caryotype se distingue immédiatement par la position non médiane du centromère de la paire n° 1 (Fig. 8). La coloration de l'hétérochromatine est forte. Le NOR est localisé sur la paire n° 6, qui, comme chez les *Netocia*, est sensiblement plus petite que chez les *Potosia*.

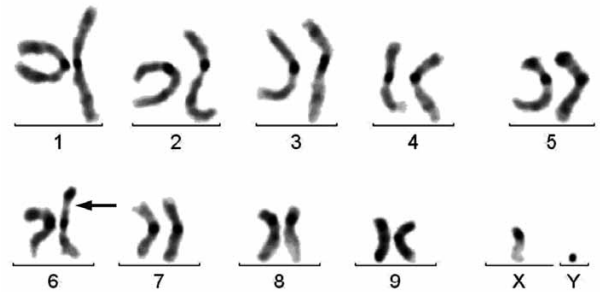


Figure 9
Caryotype de *Protaetia (Cetonischema) aeruginosa* en bandes C. Flèche : position du NOR. - C-banded karyotype of *Protaetia (Cetonischema) aeruginosa*. Arrow: NOR location.

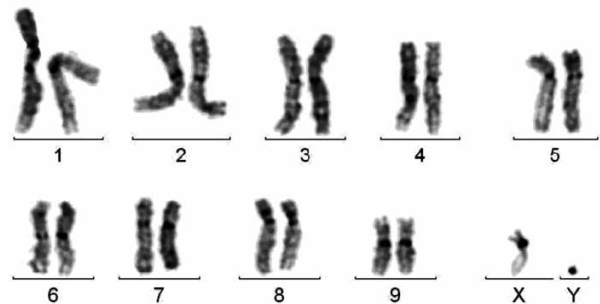


Figure 10
Caryotype d'*Oxythyrea funesta* en bandes C. - C-banded karyotype of *Oxythyrea funesta*.

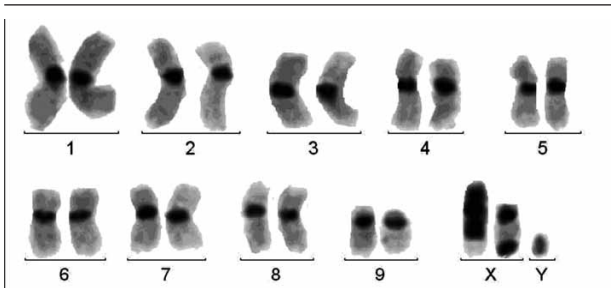


Figure 11
Caryotype de *Tropinota (Epicometis) hirta* en bandes C. Le chromosome B, très riche en hétérochromatine, est présenté à gauche de l'X, porteur de deux bandes C. - *C-banded karyotype of Tropinota (Epicometis) hirta. The C-band rich B chromosome is shown on the left of the X, which carries two C-bands.*

Protaetia (Cetonischema) speciosa (Adams)

Données bibliographiques : Dutrillaux & Dutrillaux (2005).

Ce caryotype est voisin de celui de *P. (P.) cuprea*, mais avec le centromère de la paire n° 5 un peu plus médian et celui de la paire n° 8 plus distal. Le NOR est localisé sur la paire n° 6. De plus, la paire n° 9 et l'X, qui a un centromère presque distal, ont une longueur relative plus faible que chez les espèces précédentes.

Protaetia (Cetonischema) aeruginosa (L.)

Données bibliographiques : néant.

Seules différences mises en évidence par rapport à *C. speciosa*, la paire n° 9 a une longueur relative comparable à celle des autres espèces (Fig. 9) et l'hétérochromatine semble être moins abondante.

Oxythyrea funesta (Poda)

Données bibliographiques : Virkki (1951, 1954a).

Bien que composé de 20 chromosomes aussi, ce caryotype diffère de celui de *P. (P.) cuprea* par la paire n° 2, plus métacentrique, et les paires 7 et 9, moins métacentriques. L'X est sub-métacentrique (Fig. 10).

Tropinota (Epicometis) hirta

Données bibliographiques : Virkki (1951, 1954b) et Rozek & Lachowska (2001).

Le caryotype établi comprend 21 chromosomes (Fig. 11). Le chromosome surnuméraire, par rapport aux autres espèces, est fortement chargé en hétérochromatine. A la méiose, il est systématiquement associé au bivalent sexuel en métaphase I et subit un clivage prématuré de son centromère dans 15 % des anaphases I. Il migre indifféremment avec le chromosome X ou Y dans les spermatocytes II. Il

s'agit donc vraisemblablement d'un chromosome B (facultatif), ce qui pourrait expliquer les discordances des données publiées, car il n'a pas toujours été décrit. Le chromosome X porte un marquage hétérochromatique à ses deux extrémités. Les chromosomes 6, 7 et 9 sont moins métacentriques que chez *P. (P.) cuprea*.

Discussion

Les critères permettant l'identification d'un caryotype mitotique sont au nombre de cinq : le nombre de chromosomes ; leur morphologie déterminée par la position du centromère qui peut être distal (acrocentrique), médian (métacentrique) ou intermédiaire (sub-métacentrique) ; leur taille relative ; le marquage en bandes de leur euchromatine, faible chez les insectes et enfin le marquage de leur hétérochromatine, souvent intense mais variable, même à l'échelle infra-spécifique. Il s'ajoute à cela la possibilité de localiser des gènes, ou groupes de gènes, par hybridation in situ, mais cette approche est restée limitée chez les coléoptères à la localisation des ADN ribosomiaux, et ne fait que remplacer la coloration argentique des organisateurs nucléolaires (NORs), que nous avons utilisée ici. Dans un contexte où la grande majorité des espèces de coléoptères étudiées possède 20 chromosomes, le critère de nombre est rarement informatif. Exceptionnellement, il peut mettre en évidence un mode d'évolution particulier du génome, comme la survenue de fissions chromosomiques multiples, ainsi que nous l'avons montré chez *Vesperus xatarti* (Dutrillaux *et al.* 2007a), ou inversement de fusions aboutissant à une forte réduction de nombre chez un Carabidae (Wahrman 1966). La taille et la morphologie chromosomiques nécessitent, pour leur caractérisation, une qualité de préparations de chromosomes mitotiques qui n'a pas toujours été obtenue dans la littérature cytogénétique entomologique ancienne. Plus récemment, il a été fait état du marquage de l'hétérochromatine pour quelques dizaines d'espèces seulement (Rozek *et al.* 2004), et presque jamais du marquage de l'euchromatine. A notre connaissance, seuls les travaux de l'équipe d'Angus ont cherché à utiliser ces différents critères pour différencier des espèces proches (Wilson & Angus 2004, 2005). Dans ce travail, nous les avons utilisés chez quelques coléoptères Cetoniinae, dont la classification systématique a souvent été remaniée, en particulier à l'échelle des genres et sous-genres. Pour résumer nos résultats, nous avons ajouté, à la liste des espèces étudiées, celle des chromosomes qui nous paraissaient différents de ceux de *P. (P.) cuprea* (Tab. 2).

En utilisant le critère du nombre, seul *T. (E.) hirta* diffère des autres par sa formule à 21 chromosomes. Il s'agit ici du gain d'un chromosome B, qui avait déjà été signalé par Virkki (1954), mais non retrouvé par

Rozek & Lachowska (2001). Il pourrait s'agir d'un polymorphisme intra-spécifique, mais cela semble peu probable, car c'est accompagné d'un remaniement de l'X, qui devrait créer une barrière reproductive entre les porteurs et les non-porteurs de ce remaniement. Nous considérons donc que la formule à 21 chromosomes, décrite ici, caractérise bien cette espèce, et il sera intéressant d'étudier *Tropinota squalida* pour savoir si cette formule caractérise aussi le genre.

Avec l'utilisation du critère de la forme des chromosomes, le genre *Cetonia* s'individualise très clairement, par la forme acrocentrique de cinq autosomes et de l'X. Nous avons étudié une quinzaine d'espèces appartenant à d'autres tribus : presque toutes possédaient uniquement des chromosomes métacentriques et aucune n'avait autant d'acrocentriques (Macaisne *et al.* 2006 et non publié).

La différenciation des chromosomes méta- ou sub-métacentriques est plus difficile. Malheureusement, presque tous ont cette morphologie, ce qui oblige à considérer leur longueur relative en même temps. Ce dernier critère montre que, si l'on excepte les *Cetonia*, les longueurs décroissent progressivement et à peu près de même manière chez toutes les espèces. Ceci suggère, qu'il y a eu peu de translocations (échanges de matériel entre chromosomes), à moins que les segments échangés aient eu systématiquement la même longueur, ce qui est improbable. Nous avons donc considéré que les chromosomes portant un même numéro, donc de même longueur relative, avaient la même origine. Considérant ces deux critères, il apparaît que de nombreuses inversions péricentriques sont survenues.

Un marquage en bandes des chromatides

(euchromatine) a été obtenu chez plusieurs espèces. Ce critère reste cependant difficile à utiliser car l'absence de marquage chez les autres espèces relève probablement plus d'une difficulté technique que de réelles différences de structure chromosomique. Il permet toutefois d'assurer l'identification des chromosomes. Prenons l'exemple des paires de chromosomes 1 et 2, qui, ayant des longueurs relatives voisines, pourraient être confondues : la mise en évidence de bandes montre bien qu'entre *P. (P.) cuprea* et *P. (L.) lugubris*, la paire 2 reste inchangée et que c'est bien la paire 1 qui est moins métacentrique chez *lugubris*. Les autres espèces ayant la même paire 1 que *cuprea*, on peut en conclure que l'inversion est survenue dans la lignée de *lugubris*. Ce mode de raisonnement devrait permettre d'établir une phylogénie chromosomique, mais nos données restent trop fragmentaires pour l'instant pour parvenir à cette fin. Enfin, l'hétérochromatine, révélée par la technique des bandes C est présente, avec des intensités variables, en région centromérique de presque tous les chromosomes. Bien que souvent nette, la signification des différences inter-spécifiques reste difficile à évaluer du fait de l'existence possible d'un polymorphisme intra-spécifique, comme le montre l'exemple du chromosome 2 de *P. (N.) morio* et de *P. (N.) oblonga*.

Quelles conclusions pouvons-nous donc tirer de cette étude ?

1) Chaque espèce possède un caryotype qui lui est propre, lorsque tous les critères d'analyse sont considérés.

2) Les différences sont moins marquées entre espèces d'un même genre que d'un genre à l'autre.

3) Le caryotype du genre *Cetonia* se distingue

Tableau 2. Résumé des différences observées par rapport à *Protaetia cuprea*. - *Table 2. Summary of the differences observed, compared with Protaetia cuprea*

Groupe	Genre (Sous-genre)	espèce sous-espèce	Chromosomes différents de ceux de <i>P. (P.) cuprea</i>
Cetoniina	<i>Cetonia</i>	<i>aurata</i>	3, 4, 5, 6, 7, 8, X
		<i>aurataeformis</i>	3, 4, 5, 6, 7, 8, X
	<i>Protaetia (Potosia)</i>	<i>cuprea cuprea</i>	
		<i>cuprea metallica</i>	
		<i>cuprea bancoi</i>	
		<i>cuprea obscura</i>	X
		<i>opaca</i>	2, 6
		<i>feberi</i>	6, 8
	<i>Protaetia (Netocia)</i>	<i>morio</i>	2, 6, 9
		<i>oblonga</i>	2, 6, 9
	<i>Protaetia (Liocola)</i>	<i>lugubris</i>	1, 6
	<i>Protaetia (Cetonischema)</i>	<i>aeruginosa</i>	5, 8
		<i>speciosa</i>	5, X
	<i>Protaetia</i>	<i>mirifica</i>	5, 9, X
<i>Tropinota</i>	<i>hirta</i>	6, 7, 9, X, B	
Leucocelina	<i>Oxythyrea</i>	<i>funesta</i>	2, 7, 9

clairement de tous les autres par le grand nombre de ses acrocentriques. Ce caractère ne se retrouve pas non plus chez les Cetoniinae d'autres tribus que nous avons étudiés (Macaisne *et al.* 2006 et non publié) et il est rarement observé chez les Scarabaeoidea en général (Smith & Virkki 1978, pour références). Le caryotype des *Cetonia* est donc plus probablement dérivé qu'ancestral.

4) A l'intérieur du genre *Protaetia*, les espèces des sous-genres *Potosia*, *Netocia*, *Liocola*, *Cetonischema* et *Eupotosia* ont des caryotypes voisins, mais bien distincts. Ils sont plus proches à l'intérieur d'un même sous-genre que d'un sous-genre à l'autre. Ceci est en accord avec la classification systématique actuelle.

5) La distinction des caryotypes à l'intérieur d'un même sous-genre est souvent difficile.

6) A l'intérieur d'une même espèce comme *P. (P.) cuprea*, les différentes sous espèces ont des caryotypes identiques, aux variations de l'hétérochromatine près.

7) Le caryotype de *T. (E.) hirta* est bien distinct de tout autre par un remaniement complexe de son chromosome X, associé à la formation d'un chromosome B.

Du point de vue de la mécanique chromosomique, la ressemblance des caryotypes s'explique, en première analyse par le maintien d'un même nombre de chromosomes, si l'on excepte *T. (E.) hirta*. Ceci exclut qu'une évolution chromosomique classique comme une évolution robersonienne (fusions multiples) ou par fissions soit intervenue. Ainsi, le passage d'un caryotype « *Cetonia* », avec cinq paires d'autosomes et les X acrocentriques, à un caryotype « *Protaetia* », sans aucun acrocentrique, ne peut s'expliquer que par une succession de remaniements intra-chromosomiques. Au moins six inversions péricentriques et passages à l'homozygotie sont intervenus. Des inversions paracentriques sont vraisemblablement intervenues aussi, mais celles-ci ne changeant pas la position du centromère sont plus difficiles à détecter. Un exemple est donné par le chromosome 5 des *Cetonia* dont la bande interstitielle principale n'a pas la même position chez *C. aurata* et *C. aurataeformis*. L'accumulation d'inversions chromosomiques dans un rameau évolutif n'est pas exceptionnelle. C'est typiquement ce qui s'est produit durant l'évolution des anthropoïdes et qui a principalement contribué à différencier les caryotypes des grands singes et le notre (Dutrillaux 1979). Cette accumulation n'est pas sans conséquence sur la reproduction. Elle réduit la fertilité des hybrides en perturbant l'appariement chromosomique en prophase de la méiose, proportionnellement au nombre et à la taille des inversions. Ainsi, il serait peu vraisemblable que des hybrides *Cetonia/Protaetia*, s'ils existent, puissent se reproduire, alors que certaines combinaisons entre sous-genres de *Protaetia* pourraient être aptes à la reproduction.

Il reste qu'il est très satisfaisant de constater que les données chromosomiques

n'apportent aucun élément contredisant la systématique des espèces étudiées. Celle-ci s'en trouve donc confortée.

Remerciements. Nous remercions messieurs Jean-Yves Robert et Frédéric Maillot de nous avoir procuré des spécimens élevés à l'insectarium du Muséum de Besançon (France), Laurent Dutrillaux et Stéphane Boucher pour l'obtention de Spécimens de *P. (N.) oblonga* et *P. (P.) opaca*.

Références

- Angus R. B. 1982. Separation of two species standing as *Helophorus aquaticus* (L.) (Coleoptera, Hydrophilidae) by banded chromosome analysis. *Systematic entomology* 7: 265-281.
- Dutrillaux B. 1979. Chromosomal evolution in Primates: tentative phylogeny from *Microcebus murinus* (Prosimian) to man. *Human Genetics* 48: 251-314.
- Dutrillaux A. M., Dutrillaux B. 2005. Etude chromosomique de *Cetonischema speciosa* ssp *venusta* (Men.). *Cetoniimania* 3: 95-100.
- Dutrillaux A. M., Moulin S., Dutrillaux B. 2006. Use of pachytene stage of spermatocytes for karyotypic studies in insects. *Chromosome Research* 14: 549-557.
- Dutrillaux A. M., Moulin S., Dutrillaux B. 2007a. Présence d'un caryotype très original à 53-54 chromosomes chez *Vesperus xatarti* Mulsant 1839 (Coleoptera : Cerambycidae : Vesperinae). *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.) 43: 81-86.
- Dutrillaux A. M., Xie H., Dutrillaux B. 2007b. Nucleolus and chromosome relationships at pachynema in four Scarabaeoidea (Coleoptera) species with various combinations of NORs and sex chromosomes. *Chromosome Research* 15: 417-427.
- Macaisne N., Dutrillaux A. M., Dutrillaux B. 2006. Meiotic behaviour of a new complex X-Y-translocation and amplified heterochromatin in *Jumnos ruckeri* (Saunders) (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *Chromosome Research* 14: 919-918.
- Rozek M., Lachowska D. 2001. C-bands on chromosomes of four Beetle species (Coleoptera : Carabidae, Silphidae, Elateridae, Scarabaeidae). *Folia biologica (Krakow)* 49: 179-182.
- Rozek M., Lachowska D., Petitpierre E., Holecova M. 2004. C-bands on chromosomes of 32 beetle species (Coleoptera: Elateridae, Cantharidae, Oedemeridae, Cerambycidae, Anthicidae, Chrysomelidae, Atelabidae and Curculionidae). *Hereditas* 140:161-170.
- Sakai K., Nagai S. 1998. *The Cetoniine beetles of the world*. Mushi-Sha's Iconographic Series of Insects 3. Fujita, Tokyo, 421 p.
- Smith S. G., Virkki N. 1978. *Animal Cytogenetics, vol 3: Insecta 5: Coleoptera*. Gebrüder Bornstraeger, Berlin, Stuttgart, 366 p.
- Virkki N. 1951. Zur Zytologie eider Scarabaeiden (Coleoptera). *Annals of the Zoological Society » Vanamo »* 14: 1-105.
- Virkki N. 1954a. Weitere Spermatogenesestudien an Skarabaeiden (Coleoptera). *Annals Academia Scientifica Fennica A IV* 25: 1-58.
- Virkki N. 1954b. Akzessorische Chromosomen bei zwei Käfen, *Epicometis hirta* Poda and *Oryctes nasicornis* L. (Scarabaeidae). *Annals Academia Scientifica Fennica A IV* 26: 1-19.
- Wahrman J. 1966. A carabid beetle with only eight chromosomes. *Heredity* 21: 154-159.
- Wilson C. J., Angus R. B. 2004. A chromosomal analysis of ten European species of *Aphodius* Illiger, subgenera *Acrossus* Mulsant, *Nimbus* Mulsant & Rey and *Chilothorax* Motschulsky (Coleoptera : Aphodiidae). *Koleopterologische Rundschau* 74:367-374.
- Wilson C. J., Angus R. B. 2005. A chromosomal analysis of 21 species of Oniticellini and Ontophagini (Coleoptera : Scarabaeidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 148: 63-76.