N° d'ordre : 173-99 Année 1999

THÈSE

présentée devant

L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du

DIPLÔME DE DOCTORAT
(arrêté du 30 mars 1992)

soutenue le 5 juillet 1999 par

Yves ROZIER

Contribution à l'étude de la Biologie de la Conservation de *Maculinea* sp. (LEPIDOPTERA : LYCAENIDAE) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône.

Jury : M. R. GUILBOT
M. J. LHONORÉ *Rapporteur*
M. G. PAUTOU *Rapporteur*
Mme D. PONTIER
M. N.G. YOCCOZ

UMR CNRS 5558
Laboratoire de BIOMÉTRIE ET BIOLOGIE ÉVOLUTIVE
Université Claude Bernard - Lyon 1
43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex

RÉSUMÉ

La fragmentation et la modification des habitats, essentiellement d'origine anthropique, entraînent le déclin de nombreuses espèces animales et végétales. Ainsi, la disparition progressive des zones humides de la vallée du Haut-Rhône a provoqué la raréfaction des papillons du genre *Maculinea*. Le maintien de ces lépidoptères, au cycle complexe puisque dépendant d'une plante-hôte et d'une fourmi-hôte spécifiques, passe alors par une gestion raisonnée des écosystèmes.

Cette étude s'intègre dans le cadre théorique de la biologie de la conservation. Ces dernières années, différents concepts ont été développés pour protéger, gérer ou restaurer la diversité biologique. Nous avons étudié particulièrement ceux qui peuvent être appliqué aux *Maculinea*. Parallèlement, nous avons développé toute une série de protocoles de suivi pour estimer la densité et la structure spatiale des différentes composantes du système *Maculinea* - Plante-hôte - *Myrmica*. En particulier, nous avons appliqué et adapté une méthode d'estimation de la densité des populations jusque là essentiellement utilisée chez les vertébrés : le *line transect*.

Les principaux résultats montrent que la variabilité spatiale et temporelle de la densité des plantes-hôtes n'a pas un effet majeur sur la densité des papillons. Par contre, leur répartition spatiale est déterminante. Nous avons mis en évidence qu'il n'y a pas de corrélation spatiale entre les plantes et les fourmilières-hôtes. La densité et la structure spatiale des fourmilières-hôtes doivent alors être telles que les ouvrières puissent explorer l'intégralité de leur biotope.

Enfin, nous avons souligné l'importance de la structure spatiale des populations (i.e. populations fragmentées, métapopulations, rôle de la dispersion) et des microhabitats dans la caractérisation des modes de gestion les plus appropriés au maintien des *Maculinea*.

MOTS-CLÉS : insectes, lépidoptères, *Maculinea*, cycle de vie complexe, myrmécophilie, *Myrmica*, milieux humides, Biologie de la Conservation, gestion conservatoire, métapopulations, structures spatiales, méthodes d'échantillonnage, line transect.

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cycle simplifié de *Maculinea alcon*.....5
Figure 2 : Facteurs influant la viabilité d'une population de papillons.....17
Figure 3 : Application des principes de la biogéographie insulaire à la délimitation des réserves naturelles.....23
Figure 4 : Différents types de métapopulations.....25
Figure 5 : Divers types de répartition spatiale.....40
Figure 6 : Représentation graphique de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY en fonction de *r* 42
Figure 7 : Principe de l'échantillonnage par le *Line transect*.....46
Figure 8 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 1.....67
Figure 9 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 2.....67
Figure 10 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 3.....67
Figure 11 : Nombre moyen annuel de sanguisorbes et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) pour chaque station du marais de Lavours.....68
Figure 12 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station A.....73
Figure 13 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station B.....73
Figure 14 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 1 du marais de Lavours en 1994.....80
Figure 15 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 1 du marais de Lavours en 1996, 1997 et 1998.....80
Figure 16 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 2 du marais de Lavours en 1997 et 1998.....81
Figure 17 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station A du marais de Chautagne et de la station 3 du marais de Lavours.....81
Figure 18 : Précipitations mensuelles moyennes et intervalle de confiance (moyenne+(2*SE)), températures maximales et minimales moyennes relevées dans la station météorologique de Belley (Ain) entre 1993 et 1998.....83
Figure 19 : Températures minimales et maximales moyennes et intervalles de confiance (moyenne±2*SE) enregistrées sur 6 années (1993-1998) dans la station de Belley (Ain).....83
Figure 20 : Analyse en Composantes Principales sur les saisons entre 1993 et 1998.....84
Figure 21 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières dans les transects de la station 1.....86
Figure 22 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières dans les transects des stations 2 et 3.....86
Figure 23 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 1.....88
Figure 24 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 2.....88
Figure 25 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 3.....88
Figure 26 : Représentation graphique des plantes-hôtes, des fourmilières-hôtes et des pièges dans chacun des 3 transects de la station 1.....91
Figure 27 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières de *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* dans les transects de la station A.....92
Figure 28 : Relation entre le nombre de sanguisorbes et le "nombre de fourmilières".....93
Figure 29 : Nombre de *Myrmica* et espèces piégées à différentes dates dans les transects de la station 1.....96
Figure 30 : Évolution journalière du nombre de *Maculinea teleius* observés.....111
Figure 31 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2.....112

Figure 32 : Évolution des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2 en 1997.....112
Figure 33 : Évolution des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2 en 1998.....113
Figure 34 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 3.....113
Figure 35 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station C.....114
Figure 36 : Régression orthogonale entre deux passages sur un même transect.....114
Figure 37 : Exemples d'histogrammes donnés par le logiciel Distance et représentant la quantité de papillons détectés dans des intervalles de 1m.....117
Figure 38 : Cycle de vie des espèces européennes de *Maculinea* des zones humides et des prairies sèches.....178
Figure 39 : Dates de floraison de *Gentiana pneumonanthe* et dates de vol de *Maculinea alcon* selon différentes régions.....179
Figure 40 : Morphologie externe d'une *Myrmica scabrinodis* 184

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Les causes d'extinction des espèces.....14
Tableau 2 : Nombre moyen de sanguisorbes par mètre carré et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) dans les transects du marais de Lavours.....66
Tableau 3 : Tests de similarité du nombre de sanguisorbes entre les transects d'une même station du marais de Lavours.....68
Tableau 4 : Probabilités critiques des comparaisons inter-transects du nombre annuel de plantes dans la station 1 du marais de Lavours.....69
Tableau 5 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes dans la station 1 du marais de Lavours.....69
Tableau 6 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes dans les 3 stations du marais de Lavours.....69
Tableau 7 : Nombre moyen de sanguisorbes par mètre carré et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) dans les transects du marais de Chautagne.....72
Tableau 8 : Tests de similarité du nombre annuel de sanguisorbes entre les transects d'une même station du marais de Chautagne.....74
Tableau 9 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes du marais de Chautagne.....74
Tableau 10 : Indices de dispersion (I_D) calculés pour l'ensemble des transects des 3 stations du marais de Lavours.....75
Tableau 11 : Indices de dispersion par transect selon 5 tailles de placettes différentes.....75
Tableau 12 : Indices de dispersion calculés pour chaque transect de la station 2.....75
Tableau 12 (suite) : Indices de dispersion calculés pour chaque transect de la station 3.....76
Tableau 13 : Probabilités critiques des Icv calculés pour différentes tailles de placettes dans les transects de la station 1 du marais de Lavours.....76
Tableau 14 : Probabilités critiques des Icv calculés pour des placettes de 1 m^2 dans les transects des stations 2 et 3 du marais de Lavours.....77
Tableau 15 : Probabilités critiques des Icv calculés pour des placettes de 0,25 m^2 dans les transects des stations 2 et 3 du marais de Lavours.....77
Tableau 16 : Indices de dispersion calculés pour l'ensemble des 2 transects de chaque station du marais de Chautagne.....77
Tableau 17 : Indices de dispersion calculés pour chaque transect des stations A et B du marais de Chautagne.....78
Tableau 18 : Probabilités critiques des Icv calculés pour des placettes de 1 m^2 dans les transects des stations A et B du marais de Chautagne.....78
Tableau 19 : Probabilités critiques des Icv calculés pour des placettes de 0,25 m^2 dans les transects des stations A et B du marais de Chautagne.....79
Tableau 20 : Calcul des corrélations entre le nombre annuel de sanguisorbes dans chacune des placettes de 1 m^2 des 3 stations du marais de Lavours.....82
Tableau 21 : Calcul des corrélations entre le nombre annuel de sanguisorbes dans chacune des placettes de 1 m^2 des 2 stations du marais de Chautagne.....82
Tableau 22 : Nombre de fourmilières trouvées par mètre carré pour l'ensemble des 3 transects de la station 1 du marais de Lavours.....85
Tableau 23 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica* dans le marais de Lavours.....85
Tableau 24 : Nombre total de fourmilières des 2 espèces de *Myrmica* détectées chaque année dans la station 1 du marais de Lavours.....87
Tableau 25 : Comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica rubra* dans le marais de Lavours.....87
Tableau 26 : Comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica scabrinodis* dans le marais de Lavours.....89
Tableau 27 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* dans le marais de Chautagne.....90

Tableau 28 : Nombre de fourmilières voisines réparties dans quatre classes de distances.....94
Tableau 29 : Résultats des piégeages de *Myrmica* sp. à l'intérieur des transects de la station 1 du marais de Lavours en 1994.....95
Tableau 30 : Pourcentage de pièges attirant des fourmis avant et après une fauche.....97
Tableau 31 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 1 du marais de Lavours.....98
Tableau 32 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 2 du marais de Lavours.....99
Tableau 33 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 3 du marais de Lavours.....99
Tableau 34 : Longueur estimée des transects à échantillonner dans le marais de Lavours à partir des étude pilotes effectuées en 1996.....102
Tableau 35 : Longueur estimée des transects à échantillonner dans le marais de Chautagne à partir des étude pilotes effectuées en 1996.....102
Tableau 36 : Densités estimées de *Maculinea teleius* dans la station 2 du marais de Lavours pour différentes troncatures.....104
Tableau 37 : Densités estimées par la méthode du *Line transect* en milieu ouvert dans la station 2 du marais de Lavours.....105
Tableau 38 : Densités estimées par la méthode du *Line transect* dans un milieu embroussaillé de la station 2 du marais de Lavours.....107
Tableau 39 : Densités estimées par la méthode du *Line transect* dans la station 3 du marais de Lavours.....108
Tableau 40 : Densités estimées par la méthode du *Line transect* dans le marais de Chautagne.....109
Tableau 41 : Succès de récupération des chenilles par les fourmis en fonction de la densité des hôtes.....130

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

PREMIÈRE PARTIE : LES CADRES THÉORIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES DE LA GESTION 11

CHAPITRE I : LE CADRE THÉORIQUE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION DES *MACULINEA* 13
I.1 - Les processus d'extinctions.....14
I.1.1 - Les causes d'extinction des espèces.....14
I.1.2 - Les principales raisons du déclin des espèces.....15
I.1.3 - Des aires protégées pour limiter les extinctions.....19
I.2 - Le concept de *Population Minimale Viable* 19
I.2.1 - Définition.....19
I.2.2 - Les valeurs classiques des *PMV* 20
I.3 - Le concept de l'*Analyse de la Viabilité des Populations* 20
I.3.1 - Définition.....20
I.3.2 - Les aspects écologiques intervenant sur l'*AVP* 20
I.4 - Les métapopulations et la biologie de la conservation.....22
I.4.1 - La théorie de la biogéographie insulaire.....22
I.4.2 - L'émergence du concept de métapopulation.....24
I.4.3 - Les différents types de métapopulations.....25
I.4.4 - Le lien avec la biologie de la conservation.....27
I.4.5 - L'application du concept de métapopulation aux Lépidoptères.....28
I.5 - La dispersion et la colonisation.....29
I.6 - Conclusion.....31

CHAPITRE II : LA GESTION ET LES MÉTHODES DE SUIVI DU SYSTÈME *MACULINEA* - PLANTE-HÔTE - *MYRMICA* 33
II.1 - La gestion des habitats du système *Maculinea* - plante-hôte - *Myrmica*.....33
II.1.1 - La fauche.....33
II.1.2 - Le pâturage.....35
II.1.3 - Le feu.....36
II.2 - Les méthodes d'études des densités et des structures spatiales des plantes-hôtes et des fourmilières-hôtes.....37
II.2.1 - L'échantillonnage des plantes et des fourmilières.....38
II.2.2 - Les méthodes statistiques.....39
II.3 - Les méthodes de comptage des *Maculinea* 43
II.3.1 - Les méthodes classiques ou non-ajustées.....43
II.3.2 - La méthode du *Line transect* 45

DEUXIÈME PARTIE : UN CAS D'ÉTUDE : LES ZONES HUMIDES DE LA VALLÉE DU HAUT-RHÔNE.....53

CHAPITRE III : LES SITES D'ÉTUDE ET LES PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX 55
III.1 - Les marais de la vallée du Haut-Rhône.....55
III.2 - Description des stations d'étude.....58

III.2.1 - Les stations du marais de Lavours....58
III.2.2 - Les stations du marais de Chautagne....61
III.3 - Les protocoles expérimentaux....62
III.3.1 - Les méthodes de relevés....62
III.3.2 - Les méthodes d'estimation des populations des 3 éléments du système....63
III.3.3 - L'estimation de quelques conditions climatiques locales et paramètres démographiques....64

CHAPITRE IV : RÉSULTATS....65
IV.1 - La densité des plantes-hôtes....66
IV.1.1 - Marais de Lavours....66
IV.1.2 - Marais de Chautagne....72
IV.2 - Les structures spatiales des sanguisorbes....74
IV.2.1 - Marais de Lavours....75
IV.2.2 - Marais de Chautagne....77
IV.2.3 - L'analyse par la statistique de RIPLEY....79
IV.3 - La variation du nombre de sanguisorbes par mètres carrés entre années....82
IV.3.1 - Marais de Lavours....82
IV.3.2 - Marais de Chautagne....82
IV.4 - L'analyse des données météorologiques....83
IV.5 - La variation du nombre de fourmilières....85
IV.5.1 - Marais de Lavours....85
IV.5.2 - Marais de Chautagne....90
IV.6 - La variation entre le nombre de fourmilières et le nombre de sanguisorbes....92
IV.7 - La répartition spatiale des fourmilières....94
IV.8 - Le piégeage des fourmis....95
IV.8.1 - Les piégeages dans les transects....95
IV.8.2 - Les piégeages hors transects....100
IV.9 - La densité des populations de *Maculinea*....101
IV.9.1 - Les études pilotes....101
IV.9.2 - L'étude du *Line transect*....103
IV.9.3 - L'étude des indices d'abondance....110
IV.9.4 - L'étude de la variation entre 2 passages consécutifs sur un transect..114
IV.9.5 - L'analyse de la densité des populations de *Maculinea*....115

CHAPITRE V : DISCUSSION....121
V.1 - La densité des plantes-hôtes....121
V.1.1 - La densité des sanguisorbes....122
V.1.2 - La densité des gentianes....123
V.2 - La répartition spatiale des plantes-hôtes et des fourmilières-hôtes....124
V.2.1 - La distribution des plantes....124
V.2.2 - La distribution des fourmilières....125
V.2.3 - L'importance du microclimat....129
V.3 - La relation spatiale plantes-hôtes / *Myrmica*-hôtes....130
V.4 - Les modes de gestion préconisés....131
V.5 - L'apport des modèles théoriques....137
V.5.1 - La structure des populations....138
V.5.2 - La formation de métapopulations....139
V.5.3 - La dispersion du *Maculinea*....140
V.5.4 - L'importance des corridors....142
V.5.5 - Les problèmes génétiques....143
V.5.6 - La taille des réserves....144
V.6 - La gestion du système dans les marais de la vallée du Haut-Rhône....145

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES....149

ANNEXE I : MONOGRAPHIE DU SYSTÈME *MACULINEA* - PLANTE-HÔTE - *MYRMICA* 175
A - LE CYCLE DE VIE DES *MACULINEA* 177
A.1 - Les interactions Papillons - Plantes-hôtes.....179
A.1.1 - La prise de nourriture.....179
A.1.2 - La ponte.....180
A.2 - Les interactions Papillons - Fourmis-hôtes.....182
A.2.1 - Les différents groupes de Myrmica.....183
A.2.2 - Les fourmis-hôtes des milieux humides.....185
A.2.3 - La période d'activité.....186
A.2.4 - La découverte des chenilles et le recrutement des congénères.....187
A.2.5 - L'adoption.....189
A.2.6 - Le retour au nid.....190
A.2.7 - La survie dans la fourmilière.....191
A.2.8 - La croissance.....193
A.3 - Les interactions Plantes-hôtes - Fourmis-hôtes.....195
A.4 - Le parasitisme.....195
B - LA MYRMÉCOPHILIE 197
B.1 - La myrmécophilie chez les Lépidoptères.....198
B.2- Les différents types d'interactions myrmécophiles.....198
B.2.1 - La myrmécophilie facultative.....199
B.2.2 - La myrmécophilie obligatoire.....199
B.2.3 - La myrmécoxènie.....200
B.3 - Les mécanismes de la myrmécophilie.....201
B.3.1 - Les organes.....201
B.3.2 - La régulation de l'émission des substances.....206
B.3.3 - Le cas particulier des stades pré-nymphe et nymphe.....206
B.3.4 - Les avantages et les coûts de la myrmécophilie.....207
B.4 - Les papillons détectent-ils la présence des Fourmis avant de pondre ?.....210

ANNEXE II : Complément à la théorie du *Line transect* 212

ANNEXE III : Représentation graphique du nombre de plantes par placettes.....214

ANNEXE IV : Analyse de la structure spatiale par la statistique de RIPLEY.....217

ANNEXE V : Représentation graphique de la structure spatiale des plantes et des fourmilières.....218

ANNEXE VI : Évolution de *Sanguisorba officinalis* et *Gentiana pneumonanthe* dans les parcs de pâturage du marais de Lavours.....223

ANNEXE VII : Classification et nomenclature.....224

ANNEXE VIII : Statut des *Maculinea* inféodés aux zones humides.....225

ANNEXE IX : Liste des lépidoptères cités.....226

ANNEXE X : Tableau monographique récapitulatif.....228

ANNEXE XI : Liste des espèces végétales les plus représentatives des stations des marais de Lavours et de Chautagne.....230

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les milieux humides se caractérisent par une grande diversité de biotopes renfermant un important cortège d'espèces floristiques et faunistiques rares. Les causes de cette grande diversité sont naturelles et anthropiques, en particulier suite à une longue gestion de ces milieux. Suite à l'abandon des activités traditionnelles et aux récentes modifications anthropiques - aménagements hydrauliques (endiguements, barrages), drainages, conversion en cultures, etc. - on note des changements importants et progressifs des conditions hydrologiques et pédologiques de ces milieux entraînant une raréfaction de nombreuses espèces. Devant l'amplitude croissante de ce déclin, la conservation des espèces et de leurs habitats est devenue une des questions majeures posées par les instances politiques, économiques et culturelles aux scientifiques en général et aux écologues en particulier.

• *L'ÉMERGENCE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION*

La diminution récente de la biodiversité est associée à la perte et la fragmentation des habitats et à la surexploitation des ressources vivantes par l'homme. Le prélèvement abusif d'espèces, l'introduction d'espèces exotiques, la pollution, les changements climatiques y contribuent également. Les perturbations humaines modifient les processus naturels de recolonisation ou de restauration et seule une gestion raisonnée des écosystèmes pourra limiter le nombre d'extinctions des espèces sauvages.

Une prise de conscience générale de ce que l'on a appelé la *crise de la biodiversité* a émergé dans les années 60-70 mais ce n'est qu'au début des années 80 qu'une nouvelle discipline, la Biologie de la Conservation, a pris son essor (SOULÉ, 1980). Les grandes lignes en sont : 1) étudier et comprendre les effets de l'activité humaine sur les espèces et les écosystèmes et 2) développer des solutions judicieuses pour prévenir l'extinction des espèces les plus exposées. Il est donc devenu urgent d'étudier le comportement des populations animales et végétales face aux bouleversements environnementaux, d'où la mise en place, ces dernières années, d'un nombre croissant de programmes de conservation. Pour de nombreuses espèces, il est grand temps d'initier de tels projets afin de protéger et maintenir les populations naturelles existantes plutôt que d'envisager des plans de réintroduction beaucoup moins fiables et efficaces, et de surcroît nettement plus coûteux au plan économique.

Pour limiter les échecs dans les opérations de protection, la biologie de la conservation doit passer par une phase d'étude approfondie de la biologie de l'espèce concernée. Dans le passé, la conservation des espèces se faisait par la réduction des taux d'extinction locale en maintenant un habitat local convenable. En 1985, SOULÉ définissait la biologie de la conservation comme étant un domaine visant à fournir des principes scientifiques et à les développer du point de vue technologique dans le but de maintenir la diversité biologique. L'apport de ces principes scientifiques montre qu'il est souvent nécessaire de changer d'échelles spatiale et temporelle. En effet, il est dangereux de se focaliser uniquement sur l'espèce menacée ; son maintien passe par la gestion de l'écosystème afin de ne pas se limiter à la population mais considérer le système dans sa totalité. La protection des espèces ne peut donc se concevoir sans celle de leur habitat dont la pérennité dépend du fonctionnement des systèmes écologiques de niveaux supérieurs dans la hiérarchie de l'organisation du monde vivant (communautés, écosystèmes, paysages) (BARNAUD, 1998).

Cette discipline a donc pour objectif de rapprocher les théoriciens et les praticiens afin de travailler ensemble à la sauvegarde de la flore et de la faune menacées. Il s'agit de confronter des théories scientifiques à des modèles biologiques spécifiques pour soumettre des hypothèses alternatives fondées sur des informations existantes et générer de nouvelles données à partir d'expérimentations. Ce nouveau courant disciplinaire, issu de la recherche fondamentale et de la pratique de terrain des gestionnaires, reste toutefois un sujet complexe car dépendant de nombreux domaines (i.e. scientifique, culturel, historique, socio-économique, politique...).

• *LA PLACE DES INSECTES DANS LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION*

Avec près d'un million d'espèces décrites dans le monde représentant 56% des espèces animales et végétales déjà connues (GROOMBRIDGE, 1992) les insectes jouent un rôle majeur dans la plupart des écosystèmes et constituent des éléments clés de la biodiversité (BROWN, 1991). Toutefois, ils furent longtemps ignorés dans les problèmes de conservation qui ont essentiellement porté sur les plantes, les grands mammifères et les oiseaux (ARNOLD, 1985). De nos jours, les décideurs qu'ils soient politiques ou gestionnaires tiennent encore trop rarement compte des invertébrés dans les problématiques de conservation, de protection et gestion des espaces

naturels. Néanmoins, parmi les insectes, les papillons ont reçu une attention particulière suite au déclin de nombreuses populations de papillons (JA THOMAS, 1994 ; NEW *et al.*, 1995). De plus, l'intérêt pour les invertébrés a grandi après le constat que les mesures de conservation efficaces pour les plantes et les vertébrés ne peuvent être appliquées aux populations d'insectes. Cette prise de conscience a permis de développer de nouveaux concepts propres à la biologie de la conservation.

Les papillons appartiennent au seul groupe d'insectes qui a fait l'objet d'études scientifiques et d'efforts pratiques de conservation importants. Cependant, pour de nombreuses espèces un effort de conservation doit être entrepris au plus vite. Cette sauvegarde doit passer par une connaissance précise de leurs exigences d'habitat et de comportement (THOMAS, 1984b). Les insectes sont extrêmement sensibles aux dégradations de leur environnement. L'extinction de leurs populations, souvent d'origine anthropique, provient fréquemment de la destruction ou de la modification de leurs biotopes par le drainage, le labourage, l'intensification de l'agriculture, la déforestation, etc. (JA THOMAS, 1991 ; WARREN, 1992 ; PULLIN *et al.*, 1995 ; POLLARD & EVERSHAM, 1995 ; CD THOMAS, 1995). De nombreux sites ont déjà été détruits et il s'est avéré urgent d'en préserver certains sous forme de réserves naturelles. Toutefois, de nombreuses réserves naturelles d'Europe ont continué à voir décliner leurs populations de lépidoptères. La création de zones protégées afin de préserver certaines espèces est une condition nécessaire mais non suffisante. Le milieu étant en perpétuelle évolution, il ne suffit pas de le protéger, il faut également le gérer.

En marge de cette constatation, la disparition des populations d'insectes sur des sites peu ou pas modifiés a également été mise en évidence. C'est ainsi que dans certains biotopes européens semi-naturels, on observe un déclin des populations de lépidoptères alors que les populations de plantes nourricières restent en effectifs suffisants (JA THOMAS, 1991). L'extinction locale, généralement basée sur une modification de l'habitat, peut être due à d'autres facteurs : les collectionneurs, les insecticides, les problèmes génétiques, la pollution de l'air, les conditions climatiques exceptionnelles voire les intrusions d'espèces exotiques prédatrices ou porteuses de pathogènes et de parasites (JA THOMAS, 1984b, 89, 91 et 1994 ; FEBER & SMITH, 1995 ; NEW *et al.*, 1995). Généralement, ces effets sont faibles par rapport à ceux de l'altération de l'habitat (PYLE *et al.*, 1981) mais chacun peut contribuer à la diminution de populations déjà affectées par d'autres facteurs. Il faut également ne pas perdre de vue que certains papillons ne dépendent pas seulement d'un mais de plusieurs hôtes. C'est le cas du genre *Maculinea* qui a un cycle de vie complexe puisque dépendant de deux hôtes différents. Malgré la présence en densités favorables des plantes-hôtes, la moitié des populations de *Maculinea arion* a disparu de Grande Bretagne à la fin des années 70 (THOMAS, 1980). Le deuxième hôte indispensable au développement du papillon, une fourmi, était peu ou mal connu. Pendant longtemps, on observa un déclin des papillons sans en connaître les causes. Il a fallu mieux connaître la biologie du papillon, beaucoup plus spécialisé que ce que l'on supposait, pour permettre de nouvelles explications et prendre des mesures de conservation efficaces (JA THOMAS, 1976, 77, 80, 84b, 89, 91 ; ERHARDT & THOMAS, 1991 ; ELMES & THOMAS, 1992 ; THOMAS &

ELMES, 1992). Un grand nombre d'espèces de papillons de la famille des Lycaenidae, comme *Maculinea*, sont myrmécophiles (FIEDLER, 1995) et la diversité des besoins (i.e. plantes-hôtes pour la nourriture et la ponte des imagos, fourmis-hôtes pour le développement des chenilles) détermine si l'habitat est convenable ou non. Il faut également que les plantes croissent dans des zones spécifiques pour que les larves puissent être récupérées par les fourmis (DUFFEY, 1968, 77). Dès lors, il semble acquis que la conservation des espèces en voie de disparition ne peut se faire sans une bonne gestion de leur environnement. Cela passe par une connaissance approfondie des habitats et des ressources puisque leur maintien dépendra non seulement d'une densité appropriée des hôtes mais également de leur structure spatiale : le papillon *Mellicta athalia* est un exemple d'espèce en danger qui n'a pu être sauvé qu'en ayant une connaissance approfondie de sa biologie et de son environnement (JA THOMAS, 1994).

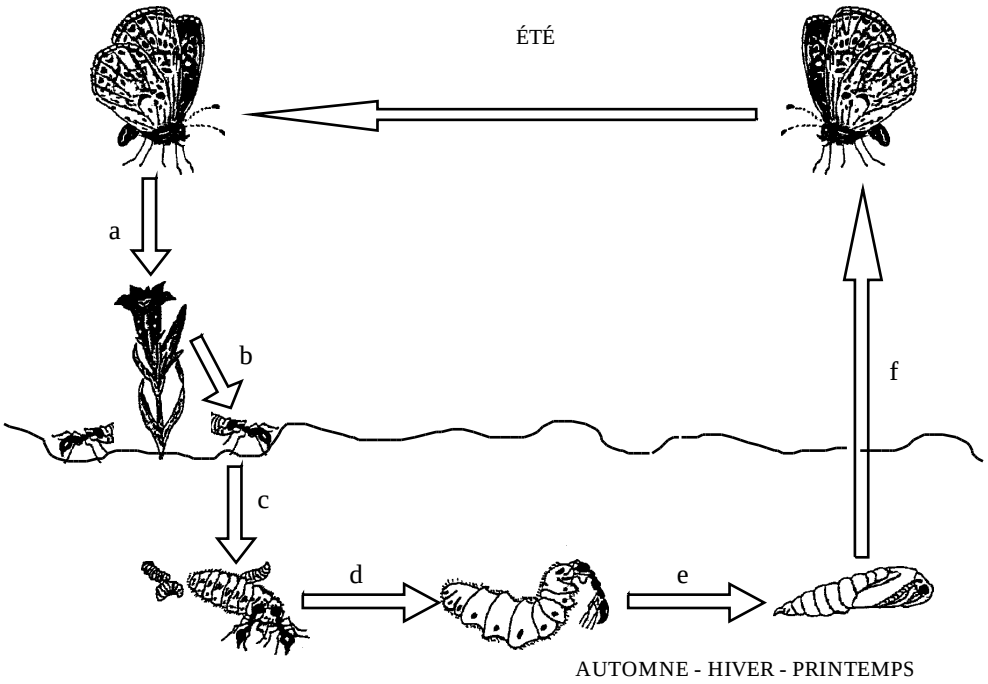
• *LE CONTEXTE RHÔNE-ALPIN*

La région Rhône-Alpes dispose d'un patrimoine naturel extrêmement riche et diversifié. Il existe dans la région 12 taxons de lépidoptères Rhopalocères inféodés aux zones humides ayant un statut de protection national ou européen : *Colias palaeno* (Pieridae), *Lycaena dispar*, *L. helle*, *Maculinea alcon*, *M. teleius*, *M. nausithous* (Lycaenidae), *Cœnonympha oedippus*, *C. tullia*, *C. hero*, *Erebia sudetica* (Satyridae), *Boloria aquilonaris* et *Euphydryas aurinia aurinia* (Nymphalidae). Ces espèces sont progressivement impliquées dans les plans de gestion des différents organismes de protection des espaces naturels. C'est dans ce cadre que s'inscrit ce travail de thèse portant sur l'étude des populations de Lycaenidae du genre *Maculinea*. En 1994, une collaboration entre l'Université Lyon 1 et les gestionnaires de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours (département de l'Ain) a été engagée afin de proposer de nouvelles directives de gestion intégrant le maintien de ces papillons. La particularité de ces espèces, et la difficulté de maintenir un habitat favorable, provient de la complexité de leur cycle de vie. Si de nombreux papillons de la famille des Lycaenidae sont associés aux fourmis, au moins durant une partie de leur cycle larvaire, la plupart des espèces ont des relations myrmécophiles facultatives et non spécifiques. Dans certains cas, les symbioses papillon-fourmis sont plus spécialisées : après une période herbivore, la larve est recueillie par les fourmis-hôtes passant d'un régime alimentaire herbivore à un régime de prédation de fourmis (COTTRELL, 1984 ; THOMAS *et al.*, 1989). Le papillon *Maculinea* fait partie de ces taxons qui ont développé un cycle phyto-prédateur.

• *LA BIOLOGIE DU* MACULINEA

Des cinq espèces européennes de *Maculinea*, trois sont inféodées aux zones humides : l'Azuré de la Sanguisorbe (*Maculinea teleius* Bergst.), l'Azuré des Paluds (*M. nausithous* Bergst.) et l'Azuré des Mouillères (*M. alcon* Denis & Schiff.). Les deux autres sont inféodées aux prairies sèches : l'Azuré du serpolet (*M. arion* L.) et l'Azuré de la croisette (*M. rebeli* Hir.). Chacune de ces espèces a ses propres exigences mais toutes passent une grande partie de leur vie larvaire sous terre dans les nids de "fourmis rouges" du genre *Myrmica*, dans lesquels elles se nourrissent du couvain de

leurs hôtesses, hivernent et se transforment en chrysalides. Pour être tolérées dans la fourmilière, les chenilles exsudent une sécrétion nutritive composée d'un mélange de substances chimiques. L'été suivant la récupération des chenilles, les papillons éclosent et rampent le long des galeries jusqu'à l'air libre avant de déployer leurs ailes (ELMES & THOMAS, 1987b).



a) Ponte des papillons sur les plantes-hôtes.
b) Récupération des chenilles par les fourmis.
c) Transport des chenilles dans la fourmilière.
d) Soins et échanges trophallaxiques.
e) Nymphose.
f) Émergence des imagos.

Figure 1 : Cycle simplifié de *Maculinea alcon* (d'après LHONORÉ, 1996).

Très peu d'autres Azurés ont une biologie comparable. Les papillons éclosent tôt le matin avant que les fourmis n'atteignent leur pic maximal d'activité. En général, les premiers mâles sortent quelques jours avant les premières femelles et ne s'accouplent pas avant deux ou trois jours d'âge alors que les femelles le font aussitôt après l'éclosion, parfois avant même que leurs ailes aient séché. Il n'est pas rare d'observer un comportement de ponte dès la fin du premier jour de vie. Les papillons peuvent vivre pendant un mois, toutefois beaucoup d'entre eux périssent quelques heures après l'éclosion et de nombreux individus ne vivent pas plus de cinq jours (ELMES & THOMAS, 1987b). Les *Maculinea* sont des insectes très sédentaires ; peu d'échanges sont observés entre les aires de reproduction. Si la configuration du biotope environnant est défavorable, des colonies distantes de seulement 100 mètres seront isolées les unes des autres (WYNHOFF, 1996). Chaque espèce a ses fleurs nectarifères favorites. Si elles viennent à manquer, les papillons peuvent se rabattre sur d'autres espèces mais une

offre insuffisante restreint la possibilité d'existence de ces Azurés. Les femelles pondent à l'intérieur de l'aire de reproduction sur chaque plante nourricière disponible mais semblent incapables de constater si leurs plantes-hôtes ont une fourmilière à proximité. Les œufs sont généralement pondus sur les boutons floraux. Les jeunes chenilles éclosent au bout de 4 à 10 jours, suivant la température. Elles se nourrissent pendant 2 à 3 semaines de la plante-hôte. Pendant cette période, les chenilles subissent trois mues successives. Après la dernière mue, les chenilles sortent des fleurs et se laissent tomber au sol puis elles se cachent jusqu'à ce que des fourmis les trouvent sinon elles meurent. La survie des chenilles dépend donc de la densité des fourmilières présentes dans les environs de la plante-hôte. Le processus d'adoption par la fourmi-hôte de l'espèce désirée est très variable selon l'espèce de *Maculinea*. La chenille peut être acceptée par une autre espèce que celle désirée mais elle aura peu de chances de survivre car elle sera de plus en plus négligée ou attaquée. Si elle n'appartient pas au groupe des *Maculinea*, elle est traitée comme n'importe quelle proie (ELMES & THOMAS, 1987b).

Une fois dans la fourmilière, la chenille est déposée sur un petit tas de couvain, léchée et soignée. Là encore, suivant l'espèce de *Maculinea* on observe quelques différences de comportement : les chenilles des espèces *M. nausithous*, *M. teleius* et *M. arion* entrent périodiquement dans la chambre de couvaison afin de se nourrir directement des petites larves. Ces espèces, de part leur comportement de prédation des couvées de fourmis, sont souvent qualifiées d'espèces *primitives*. Elles sont opposées à *M. alcon* et *M. rebeli*, dont les chenilles une fois à l'intérieur de la fourmilière poursuivent leur mimétisme de la larve de fourmi afin d'être choyées par la nurse (JA THOMAS, 1995b). Ces espèces dites *coucou* restent donc en permanence dans la chambre de couvaison et sont nourries directement par les fourmis. Elles se nourrissent parfois du couvain et il est probable que cette prédation se produit pendant les périodes de croissance rapide, c'est à dire en automne et au printemps. Dans la nature ceci ne se produit que lorsque le nombre de chenilles dans la fourmilière est important et quand les fourmis ne peuvent pas s'occuper de chacune d'elles. En général, les fourmis leur fournissent des régurgitations mais elles peuvent également leur procurer de la nourriture solide comme leurs propres œufs. Il semble que la prise en charge par les fourmis permet une tolérance plus élevée et les espèces *coucou* ont probablement une meilleure réussite de développement que les espèces *prédatrices* (JA THOMAS, 1994). Le statut alimentaire des chenilles de *M. nausithous* reste toutefois flou : en condition de laboratoire, elles se nourrissent du couvain la caractérisant d'espèce *prédatrice* mais le fait qu'elles aient été mentionnées avec seulement une espèce de *Myrmica* peut indiquer qu'elles auraient le comportement social des espèces *coucou* (ELMES *et al.*, 1998).

Vers la fin de l'été, les températures baissent et les phénomènes métaboliques ralentissent dans la fourmilière. Les larves des fourmis cessent leur croissance et entrent en diapause. Au printemps, lorsque les températures remontent, les fourmis reprennent leur activité. Pendant l'hiver, les chenilles arrêtent aussi leur alimentation ; elles consomment lentement les réserves de graisses accumulées pendant leur première période de croissance et perdent jusqu'à 50% de leur poids (THOMAS &

WARDLAW, 1992). Elles reprennent leur activité en même temps que les fourmis. Une fourmilière peut contenir une ou plusieurs chenilles suivant les espèces et peut, en fin de croissance, être dépossédée de toutes les larves de fourmis. Au début de l'été, quelques centimètres sous la surface du nid, les chenilles se transforment en chrysalides, éclosent quelques semaines plus tard et le cycle peut recommencer.

Chaque espèce a sa propre espèce de plante-hôte et sa propre espèce de fourmi-hôte. Concernant les espèces inféodées aux milieux humides, les chenilles de *Maculinea teleius* et *M. nausithous* commencent leur développement sur la même plante-hôte, la sanguisorbe (*Sanguisorba officinalis* L.) et le termine dans des fourmilières-hôtes différentes puisque le dernier stade larvaire de *M. teleius* s'effectue dans les nids de la fourmi *Myrmica scabrinodis* Nyl. tandis que celui de *M. nausithous* s'accomplit dans ceux de *M. rubra* L. (=*laevinodis*) (ELMES & THOMAS, 1987a). La principale plante-hôte de *M. alcon* est la gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe* L.) et sa fourmilière-hôte est *M. scabrinodis*, *M. ruginodis* Nyl. ou *M. rubra* selon la région géographique. Lorsque plusieurs espèces sont présentes sur un même site, la gestion est rendue encore plus délicate, chaque hôte ayant des exigences bien particulières.

• *LA PROBLÉMATIQUE*

Cette étude a pour but de déterminer les habitats les plus favorables, et donc les modes de gestion les plus appropriés, au maintien des populations[1] de *Maculinea* et de ses hôtes. Depuis 1994, nous avons donc suivi deux espèces, *M. teleius* et *M. nausithous*, et leurs hôtes sur le marais de Lavours. Plusieurs stations, aux stades végétatifs différents, ont été échantillonnées. Afin de compléter notre échantillonnage, et sur la demande du Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie, un suivi similaire a débuté en 1996 sur le Marais de Chautagne où *M. teleius* et *M. nausithous* sont également présents.

Par le passé, un certain nombre d'erreurs ont été effectuées au moment d'appliquer des stratégies de conservation. Très souvent, ces stratégies consistaient à délimiter une zone de protection autour de l'aire de présence de l'espèce menacée. Malgré la création de ces espaces protégés, de nombreuses espèces de lépidoptères ont continué à décliner suite à une gestion inadéquate ou à une mauvaise délimitation des contours de ces réserves (THOMAS, 1984b). Deux conditions sont essentielles dans la préservation des espèces : 1) maintenir un nombre suffisant d'habitats favorables, étendus et correctement reliés entre eux et 2) bien connaître la biologie des espèces à protéger.

Pour répondre à la première condition, l'apport de la biologie de la conservation est fondamental. En effet, cette discipline fournit des principes et de nouvelles approches à la gestion des ressources. Toute action de conservation s'appuie sur des outils théoriques (concepts, théories, modèles)

[1] Une population peut être définie comme étant "*un (ou plusieurs) ensemble(s) d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment de leur cycle de développement et interagir alors sur les mécanismes de leur reproduction*" (LEGAY & DEBOUZIE, 1985). Fréquemment, le terme de population est utilisé pour décrire un groupe d'individus d'une espèce (BEGON *et al.*, 1986).

permettant d'émettre des prévisions et des outils méthodologiques indispensables à la mise en place de suivis. A l'aide des différents outils théoriques développés ces dernières années, il est certainement plus facile actuellement de faire comprendre l'intérêt de méthodes telles que l'estimation d'un taux de survie, d'une distance de dispersion, d'un coefficient de consanguinité ou d'un domaine vital, ou encore l'intérêt du concept de métapopulation[1] dans la conservation d'une ou plusieurs espèces (e.g. HANSKI & GILPIN, 1997). C'est grâce à la compréhension des principes théoriques puis à leur confrontation aux résultats observés sur le terrain que nous serons en mesure de dégager les meilleurs plans de gestion. La deuxième condition est primordiale surtout lorsque l'espèce concernée, comme *Maculinea*, a un cycle de vie complexe qui dépend obligatoirement de plusieurs hôtes. Dans ce cas, la gestion des sites doit alors favoriser le développement des plantes-hôtes mais également celui des fourmis-hôtes. Un programme efficace de protection du *Maculinea* reposera sur l'ensemble de son système et, outre le suivi du papillon lui-même, une étude des hôtes dans leur environnement est nécessaire. Les notions de densité et de structure spatiale de chacune des espèces du système sont indispensables pour bien comprendre leurs interactions.

Dans une première partie, nous décrirons les cadres théoriques et méthodologiques de la gestion. Le premier chapitre sera consacré à la présentation des différents outils théoriques développés ces dernières années. L'examen de ces concepts (i.e. *Population Minimale Viable*, *Analyse de Viabilité des Populations* ou encore métapopulation) permettra de ne retenir que les plus appropriés à l'étude et à la définition de la structure des populations de *Maculinea*. Nous porterons d'ailleurs un regard particulier sur la notion de métapopulation. En effet, certaines espèces de papillons ont été parmi les espèces animales les mieux étudiées empiriquement dans le cadre de ce concept (e.g. HANSKI & GILPIN, 1997, pour un résumé du cadre théorique). Le deuxième chapitre exposera brièvement les différentes perturbations susceptibles d'être utilisées pour gérer les habitats (i.e. la fauche, le pâturage, le feu) puis les différents outils méthodologiques nécessaires à la détermination du (ou des) mode(s) de gestion le plus en adéquation avec le maintien du système *Maculinea* - Plante-hôte - *Myrmica*.

Dans une deuxième partie, nous appliquerons ces outils au cas des zones humides de la vallée du Haut-Rhône. Les outils méthodologiques permettront de mieux cerner les interactions entre les différentes espèces de chaque cycle et leurs milieux de prédilection. Un suivi régulier des densités de chacun des éléments du système *Maculinea* - Plante-hôte - *Myrmica* mais également des structures spatiales des hôtes permettra de déterminer, par exemple, i) si les densités de *Maculinea* sont plus élevées dans une prairie de fauche, une prairie pâturée, une prairie de gestion mixte ou encore une prairie laissée à l'abandon, ii) le milieu dans lequel la densité des plantes-hôtes est optimale pour le maintien des *Maculinea*, iii) le stade végétatif pour lequel une espèce de *Myrmica* en remplace une autre, etc. Les concepts

[1] Une métapopulation est un ensemble de plusieurs populations locales de la même espèce interagissant entre elles, chacune étant vouée à une extinction plus ou moins rapide (LEVINS, 1969).

théoriques, quant à eux, aideront à comprendre la structure des populations de *Maculinea* dans nos sites d'étude. L'objectif est alors, non seulement de déterminer la meilleure stratégie de gestion, mais également d'optimiser la période, la pression ou encore la fréquence des interventions. La mise en place d'un protocole expérimental et d'un suivi précis, basé sur des méthodes les plus simples, les plus rapides et les plus efficaces possibles, permettra aux gestionnaires d'ajuster constamment leurs modes de gestion.

Si les études écologiques fines sur des espèces à forte valeur patrimoniale permettent d'élaborer des méthodes de gestion et de conservation des populations menacées, il est évident que les gestionnaires d'espaces naturels cherchent d'abord à favoriser la biodiversité. Aussi, la conservation du milieu dans le but de favoriser la biodiversité entraîne souvent des antagonismes de gestion. En effet, une gestion contradictoire apparaît souvent lors de la conservation simultanée de plusieurs espèces patrimoniales présentes sur un même site ou lors de la conservation des milieux et des espèces. Il faut tester sur le terrain les nouvelles méthodes de gestion afin de les valider et d'étudier leurs conséquences sur l'évolution des autres espèces faunistiques ou floristiques (DUPONT & LUMARET, 1997).

PREMIÈRE PARTIE

LES CADRES THÉORIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES DE LA GESTION

CHAPITRE I
LE CADRE THÉORIQUE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION DES *MACULINEA*

L'extinction des espèces est un événement naturel fréquent, très difficile à quantifier. Certains auteurs avancent que, depuis l'ère tertiaire, le taux moyen de disparition des espèces serait de l'ordre de une tous les 50 à 100 ans (RAMADE, 1991). D'autres affirment que, depuis le début du Cambrien, une espèce par an disparaît (LEVINS, 1970). Quoi qu'il en soit, de nombreuses espèces se sont éteintes et de nombreuses autres vont s'éteindre (SHAFFER, 1987 ; LANDE, 1988). Il faut surtout retenir que les extinctions ont pris une dimension catastrophique suite à l'essor démographique et économique de l'espèce humaine[1]. Une prise de conscience s'est peu à peu établie débouchant sur un souci de conservation du patrimoine naturel. Un des premiers objectifs de la biologie de la conservation est alors de minimiser ce taux d'extinction des espèces menacées (GOODMAN, 1987 ; QUINN & HASTINGS, 1987). Cette orientation conduit à définir des *Populations Minimales Viables* (*PMV*) et à incorporer le concept de métapopulations comme un plan de référence dans la conservation des espèces (SHAFFER, 1987 ; SIMBERLOFF, 1988). GILPIN & SOULÉ (1986) ont introduit l'*Analyse de Viabilité des Populations* (*AVP*) pour estimer les *PMV* et pour construire

[1] Concernant l'ordre des lépidoptères, 42% des espèces ont disparu en Grande Bretagne lors des 150 dernières années alors que, durant la même période, 12% des amphibiens, 5% des plantes, 3% des mammifères ont décliné (JA THOMAS, 1991). La disparition touche 53% des espèces de papillons en Suisse (ERHARDT, 1995), 2 à 5% en Allemagne et en Autriche (ERHARDT, 1995) et 21% aux Pays Bas (VAN SWAAY, 1990, 95).

des stratégies de conservation pour les espèces en danger. La stratégie la plus simple consiste à protéger les espaces naturels riches en espèces mais la mise en place de parcs naturels ou de réserves est complexe puisque, outre les problèmes sociaux, économiques et politiques, il est difficile voire impossible de préserver et de gérer des espaces atteignant parfois des superficies extrêmement vastes (BARBAULT, 1995).

I.1 - LES PROCESSUS D'EXTINCTIONS

I.1.1 - LES CAUSES D'EXTINCTION DES ESPÈCES

I.1.1.1 - LES CAUSES DÉTERMINISTES

Ce sont les extinctions n'impliquant pas de phénomènes aléatoires. Elles concernent, par exemple, la disparition des espèces lors des successions végétales. Les pressions exercées par l'homme sur les espèces et leur habitat représentent une autre source de disparition non aléatoire. En effet, les modifications directes ou indirectes, provoquées par l'homme sur l'environnement, peuvent aboutir à un taux moyen de natalité qui serait plus bas que le taux moyen de mortalité. Le temps nécessaire à l'extinction totale dépend de la taille initiale de la population et de la période pour laquelle le taux de mortalité est plus élevé que le taux de natalité. L'extinction est souvent une réponse déterministe (HANSKI & SIMBERLOFF, 1988 ; CD THOMAS, 1994).

Tableau 1 : Les causes d'extinction des espèces (d'après GROOMBRIDGE, 1992, dans CD THOMAS, 1994).

	Prélèvements humains	Espèces introduites	Effets indirects	Altération de l'habitat	Effets "naturels"
Invertébrés (n=72)	16	33	1	49	1
Vertébrés aquatiques (n=28)	8	37	4	50	1
Vertébrés terrestres (n=111)	30	46	1	22	0

La plupart des extinctions animales sont provoquées par les prélèvements de l'homme, les introductions d'espèces dominantes et la perte de l'habitat. La plupart des extinctions des plus petites populations sont déterminées par les changements de l'environnement local (HARRISON, 1991 ; CD THOMAS, 1993, 94) et les grandes populations ne sont pas à l'abri de ces changements (JA THOMAS, 1991). Pour les papillons britanniques, presque toutes les extinctions locales peuvent être attribuées à une perte complète de l'habitat ou par des changements plus subtils dans la végétation[1]. Les changements dans la végétation peuvent, par erreur, être classés comme extinction stochastique en l'absence de connaissances détaillées de l'habitat exigé par les espèces concernées.

Bien que les causes déterministes de l'extinction soient grandement reconnues (SHAFFER, 1981 ; GILPIN & SOULÉ, 1986 ; SIMBERLOFF, 1988), les causes stochastiques peuvent néanmoins jouer un rôle important (CAUGHLEY, 1994).

[1] De très faibles variations dans la hauteur de la strate herbacée peuvent provoquer la disparition des fourmis-hôtes des espèces myrmécophiles et avoir de graves conséquences sur les populations de lépidoptères (THOMAS, 1979).

I.1.1.2 - LES CAUSES STOCHASTIQUES

Il existe un certain nombre de phénomènes présentant des variabilités aléatoires qui peuvent contribuer à l'extinction d'une espèce. De telles variabilités sont qualifiées de stochastiques. Il en existe 4 types (CHESSON, 1978 ; LEBRETON, 1981 ; SHAFFER, 1987) :

1 - la stochasticité génétique due aux variations aléatoires de la composition génétique des populations. La perte de la diversité génétique est considérable quand la taille de la population diminue, particulièrement quand la récupération est lente ou les goulets d'étranglements répétés ;

2 - la stochasticité démographique qui résulte des hasards de la reproduction et de la mortalité des individus. En l'absence de variations de l'environnement, la stochasticité démographique conduit rarement à l'extinction, sauf si l'effectif de la population est trop petit (généralement inférieur à 40 individus) ;

3 - la stochasticité environnementale liée aux variations aléatoires du climat, des ressources alimentaires et autres facteurs biotiques. La probabilité de produire des jeunes ou de mourir est affectée par les facteurs du milieu et une "mauvaise année" peut avoir de très lourdes conséquences sur des populations de faibles effectifs ;

4 - les catastrophes naturelles, inondations, incendies, sécheresses, qui interviennent de manière aléatoires[1]. En général, on distingue ces événements de la catégorie précédente parce qu'ils sont plus extrêmes, moins communs.

On remarque que les extinctions stochastiques, comme les extinctions déterministes, touchent essentiellement les petites populations. Les grandes populations occupent généralement de grandes surfaces si bien que, par exemple, la détérioration de l'habitat n'affectera pas toute la surface en même temps (CD THOMAS, 1991, 94).

I.1.2 - LES PRINCIPALES RAISONS DU DÉCLIN DES ESPÈCES

Les extinctions sont essentiellement provoquées par des changements de l'environnement des espèces. Ces changements jouent sur les effectifs, la densité et la structure génétique des populations, la capacité biotique du milieu, le taux de croissance, le nombre et l'éloignement des stations d'habitat et des différentes populations locales (BARBAULT, 1997).

I.1.2.1 - LA DESTRUCTION OU LA MODIFICATION DES HABITATS

La persistance des populations animales et végétales dépend du maintien des conditions de leur environnement. La destruction ou la modification des habitats, souvent d'origine anthropique, est la menace la plus sérieuse qui pèse sur la diversité biologique (JA THOMAS, 1991 ; WARREN, 1992 ; WILCOX & MURPHY, 1985 ; PULLIN *et al.*, 1995). Le risque varie avec le climat, le type de sol et la topographie. Par exemple, le surpâturage fut longtemps la principale menace pour les papillons des prairies méditerranéennes mais

[1] Des conditions climatiques exceptionnelles ont généré des extinctions chez les papillons *Glaucopsyche lygdamus*, *Euphydryas editha*, *Melitaea cinxia*, *Aphantopus hyperantus*, *Boloria aquilonaris* (EHRLICH *et al.*, 1980 ; HARRISON *et al.*, 1988 ; POLLARD & YATES, 1993).

l'abandon et le sous-pâturage deviennent la première menace dans les landes, les maquis et les prairies (MUNGUIRA, 1995). Dans les régions montagneuses et les prairies continentales, les papillons ont décliné moins rapidement parce que les successions végétales sont plus lentes, les espèces occupent des niches plus grandes et souvent plus éloignées des limites de l'aire de répartition (ERHARDT & THOMAS, 1991).

La destruction du biotope, qui jusqu'à présent concernait surtout les pays riches à densité humaine élevée, a tendance à se généraliser. Elle est à l'origine de la fragmentation des habitats qui provoque l'isolement et donc l'éloignement des populations, autres menaces de la biodiversité.

• *LE RÔLE DE LA FRAGMENTATION SUR LA TAILLE ET LA FORME DES HABITATS*

La fragmentation de l'habitat est une cause majeure du déclin de la diversité biologique (GRUMBINE, 1990). La probabilité de persistance de la population locale diminue avec la perte de l'habitat qui engendre une réduction de la taille de la population[1] (GOODMAN, 1987). Suivant les formes de l'habitat, la distance entre les limites de deux patchs variera et deux patchs de même surface mais avec des périmètres différents pourront avoir des dynamiques de population différentes. La qualité du patch peut également jouer sur la survie et l'abondance des populations.

Même si les petits patchs ont une probabilité de renouvellement plus élevée, la principale raison des extinctions et des colonisations ne semble pas être liée à la surface des patchs mais à une perte ou un gain de la qualité de l'habitat (EHRLICH, 1992). Le renouvellement est également plus élevé dans des biotopes aux habitats temporaires que dans des biotopes aux habitats plus persistants. La distribution des patchs selon leurs tailles et leurs distances déterminent si une série de patchs doit être regardée comme une série de populations isolées ou une métapopulation (HARRISON, 1991).

• *LE RÔLE DE LA FRAGMENTATION SUR L'ISOLEMENT DES HABITATS*

Très souvent, le milieu originel est fragmenté et les différents fragments sont isolés les uns des autres par un paysage modifié ou dégradé. L'isolement peut résulter soit d'une distance trop élevée, par rapport aux capacités de dispersion de l'espèce, entre deux fragments soit de la création d'un milieu défavorable aux migrations des espèces entre deux fragments relativement proches l'un de l'autre (THOMAS, 1983b ; WARREN, 1987b ; JA THOMAS, 1991 ; THOMAS *et al.*, 1992 ; THOMAS & JONES, 1993 ; CD THOMAS, 1994). Le degré d'isolement influence donc, lui aussi, la probabilité de persistance des populations. De grandes populations, si elles sont en isolement complet, peuvent avoir de faibles probabilités de persistance. Dans ce contexte, les corridors jouent un rôle majeur dans la conservation biologique puisqu'ils fournissent un habitat pour les plantes et les animaux et servent de lieu de passage. Ils peuvent minimiser les extinctions locales et les isolements génétiques des populations (RUGGIERO *et al.*, 1994). La configuration des corridors est sans doute plus importante que leur nombre

[1] Il existe de nombreux exemples d'extinction touchant les populations de lépidoptères vivant dans des habitats de faibles surfaces : *Euphydryas editha bayensis* (EHRLICH & MURPHY, 1987 ; HARRISON *et al.*, 1988) ; *Polyommatus argus* (THOMAS & HARRISON, 1992) ; *Hesperia comma* (THOMAS & JONES, 1993) ; *Melitaea cinxia* (HANSKI, 1994).

et leur qualité agit sur le nombre et la survie des disperseurs. Cependant, ils ne sont pas la panacée pour le maintien de la viabilité des populations et peuvent servir de conduit pour le feu, les maladies, les parasites, les prédateurs, etc. (SIMBERLOFF & COX, 1987). Malgré les corridors, lorsque les individus sont trop dispersés, les probabilités de rencontre, et donc d'accouplement, sont de plus en plus limitées. De nombreuses espèces, dont *Maculinea*, sont très sédentaires et les gestionnaires doivent travailler à des échelles spatiales et temporelles adaptées aux organismes étudiés. Des distances de plus de 1 kilomètre sont souvent insurmontables pour la majorité des insectes (THOMAS *et al.*, 1992). En cas d'éloignement trop important, le taux de croissance de la population peut chuter. Le nombre d'espèces présentes dans les habitats fragmentés décline avec le temps puisque les espèces qui s'éteignent par le jeu naturel des successions ne sont pas remplacées par d'autres espèces qui, potentiellement, pourraient y vivre mais ne parviennent pas à les coloniser. Nous pouvons résumer ces principales causes dans la figure 2.

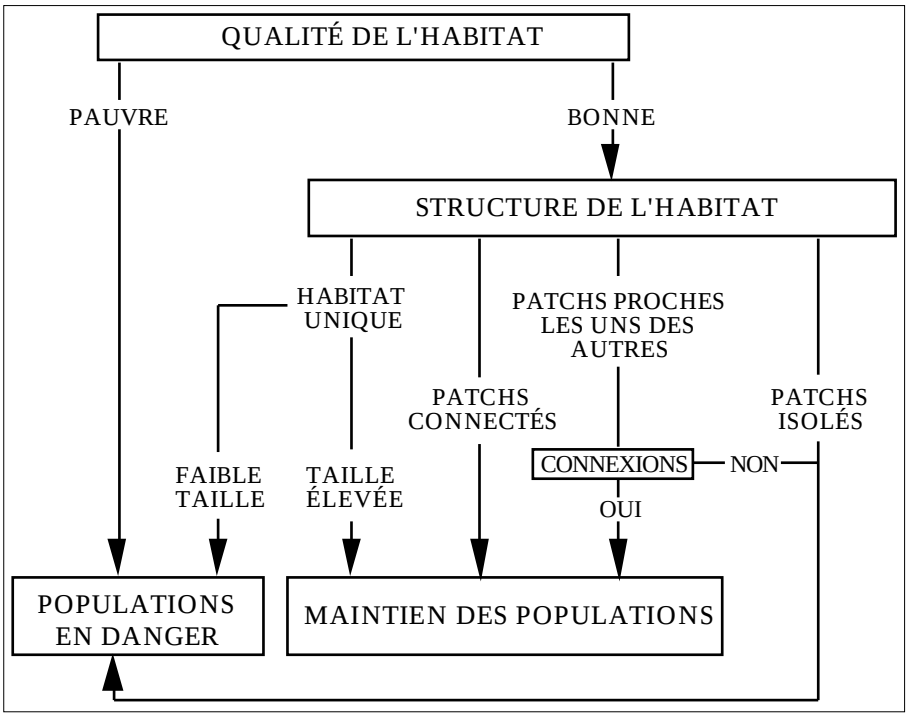


Figure 2 : Facteurs influant la viabilité d'une population de papillons (d'après ROBSON, 1996)

I.1.2.2 - LA DÉPRESSION DE CONSANGUINITÉ

Pendant longtemps, modéliser les processus génétiques ne semblait pas aussi important que modéliser les processus environnementaux et démographiques dans la formulation d'une analyse de viabilité d'une population (SHAFFER, 1987 ; LANDE, 1988 ; BOYCE, 1992). Néanmoins, de récents résultats suggèrent que le risque d'extinction dû à la fixation de mutations peut être aussi important que la stochasticité environnementale et peut, à long terme, faire chuter la viabilité des populations (LANDE, 1995). Les facteurs génétiques jouent un rôle important car l'accumulation des effets délétères et des gènes récessifs accélère l'extinction des petites populations (MILLS & SMOUSE, 1994). Si l'effectif d'une population devient

trop faible, les individus sont contraints de s'accoupler avec des apparentés proches et souffrent alors d'une viabilité et d'une fécondité réduites (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987). La dépression de consanguinité et la dérive génétique, paramètres essentiels dans la résistance aux maladies, à la compétition ou à la prédation, touchent surtout les petites populations (BARBAULT, 1997).

Il est extrêmement difficile de démontrer que la consanguinité contribue à l'extinction des populations naturelles bien que les travaux théoriques des années 80 montrent que l'augmentation grandissante des extinctions des petites populations est souvent due à une augmentation inévitable d'accouplements entre apparentés. Les variations environnementales et surtout climatiques, les épidémies augmentent également la probabilité d'extinction mais la consanguinité agit sur la démographie en réduisant la fécondité, la survie juvénile et la durée de vie (FRANKHAM & RALLS, 1998).

L'isolement peut être une cause de consanguinité dans les petites populations. Les métapopulations du papillon *Melitaea cinxia* sont constituées de très nombreuses petites populations de tailles différentes et plus ou moins éloignées les unes des autres. Il est évident que si un patch vide peut être recolonisé, l'augmentation de l'isolement va diminuer la probabilité de recolonisation (HANSKI, 1991). Les populations les plus éloignées, extrêmement petites, vont donc disparaître rapidement mais les sites vacants les plus proches vont être recolonisés (SACCHERI *et al.*, 1998). Dans ce cas, les extinctions et les colonisations sont fréquentes mais la consanguinité réduit le taux de ponte et la survie larvaire, augmente la période de pupaison et donc la probabilité d'être parasité et diminue la durée de vie de la femelle d'où une réduction de la période de ponte. Le coefficient de consanguinité explique 1/4 de la variation du taux d'extinction des populations de *M. cinxia*. La taille des petites populations est liée au coefficient de consanguinité et la perte de la variabilité génétique donc le degré de la variation génétique dans une population sert de mesure à l'extension du coefficient de consanguinité (FRANKHAM & RALLS, 1998). Les populations les plus sujettes à l'extinction sont celles qui présentent des variations génétiques moindres. Ces résultats pour *M. cinxia* peuvent être appliqués à d'autres espèces. Les études théoriques ont montré que les facteurs génétiques peuvent contribuer aux extinctions quand se produisent des fluctuations environnementales, démographiques et des catastrophes naturelles. Les extinctions des populations insulaires pourraient être dues à ces facteurs génétiques ; elles ont une diversité génétique plus faible que les populations continents. Les espèces en danger auraient une diversité génétique plus faible que les espèces communes. Les facteurs génétiques sont donc impliqués dans l'extinction des populations naturelles et doivent donc être pris en compte lors d'études de populations menacées.

I.1.2.3 - LES AUTRES CAUSES

On considérera aussi le rôle critique de l'effectif de la population[1]. Si cet effectif est très petit (inférieur à cinquante individus), la stochasticité

[1] De nombreuses populations locales qui contenaient des centaines d'adultes de lépidoptères ont déclinées jusqu'à l'extinction alors que les populations ayant des milliers ou des dizaines de milliers d'individus ne se sont pas éteintes (THOMAS & HANSKI, 1997).

démographique peut être fatale à la survie. Enfin, on pourra ajouter les prélèvements abusifs, les insecticides, la pollution et l'introduction d'espèces exotiques prédatrices ou véhiculant des pathogènes et des parasites. Par rapport aux précédentes, ces causes n'ont qu'un effet minime sur le déclin des populations (PYLE *et al.*, 1981). En fait, les prélèvements intensifs, si souvent incriminés, ne jouent un rôle négatif que lorsque les populations sont déjà affaiblies par d'autres facteurs.

I.1.3 - DES AIRES PROTÉGÉES POUR LIMITER LES EXTINCTIONS

Devant les extinctions des espèces, de nombreuses zones protégées ont été créées. Toutefois, il existe encore un taux important d'extinctions dans ces réserves. Même si les exigences et les causes du déclin des espèces sont parfois clairement identifiées, les méthodes modernes de gestion du paysage ne sont pas toujours adéquates et provoquent souvent un isolement spatial des sites empêchant la survie des populations. Au sein des réserves, beaucoup d'espèces sédentaires restent menacées par la fragmentation de leurs habitats et le rôle de la gestion sera vital pour le succès de la restauration. L'habitat doit être convenable pour les espèces mais il doit continuellement être géré (PULLIN, 1996). On peut prendre l'exemple de *Maculinea arion* qui déclinait même sur des sites pourtant *a priori* favorables en Grande Bretagne. Dans ce cas précis, la gestion adéquate consistait en un faible pâturage par des poneys au printemps et en été et un pâturage plus intensif par des vaches durant l'hiver. Suite à cette gestion raisonnée, les populations sont passées de moins de 20 individus en 1983 à environ 200 individus en 1988 (PULLIN, 1996). Cet exemple montre parfaitement comment des expériences scientifiques détaillées peuvent être importantes pour révéler les exigences écologiques et combien les travaux préparatoires peuvent être nécessaires dans la restauration des populations.

I.2 - LE CONCEPT DE *POPULATION MINIMALE VIABLE*

I.2.1 - DÉFINITION

Un concept fondamental, servant à déterminer une taille de population suffisante pour résister aux diverses perturbations, est celui de la *Population Minimale Viable* (*PMV*) introduit par SHAFFER (1981). Il contribue à mieux comprendre la taille et la survie de la population de l'espèce étudiée et ainsi à mieux estimer les surfaces nécessaires à sa préservation. La *PMV* est définie comme étant la plus petite population isolée ayant 99% de chances de se maintenir sur 1 000 ans (SHAFFER, 1981) ou, plus raisonnablement, 95% de chances de persistance sur 100 ans (SOULÉ, 1987) malgré la stochasticité démographique, environnementale et génétique ou les catastrophes naturelles.

Les populations plus petites que ce minimum viable sont menacées par un risque imminent d'extinction, de sorte que la première priorité de la politique de conservation devrait être d'accroître et de garder l'effectif de la population au dessus de ce seuil.

I.2.2 - LES VALEURS CLASSIQUES DES *PMV*

Il existe trois valeurs de *PMV* souvent citées dans la littérature de la biologie de la conservation. Chaque valeur correspond à une menace particulière à la survie (BARBAULT, 1997) :

- Pour éviter l'extinction due à la stochasticité démographique, le seuil est souvent fixé entre 20 et 50 individus. Toutefois, en tenant compte de la variation individuelle d'âge, de sexe et autres facteurs, le seuil passe au moins à 50-100 individus.
- Pour éviter la dépression de consanguinité, le seuil est de 50 individus mais pour maintenir une variabilité génétique suffisante permettant une adaptation aux changements des conditions environnementales, le seuil doit être de 500 individus.
- Pour permettre le changement évolutif, le seuil est alors de 500 individus. Là encore, pour une population idéale, le seuil est plus élevé et passe à 5 000 individus.

Bien entendu, ces valeurs théoriques ne doivent, en aucun cas, être considérées comme des nombre magiques permettant la viabilité des espèces. Elles nous donnent seulement un ordre d'idée et indiquent notamment que, pour une conservation à court terme, plusieurs centaines d'individus au minimum doivent être maintenus dans plusieurs localités.

I.3 - LE CONCEPT DE L'*ANALYSE DE LA VIABILITÉ DES POPULATIONS*

I.3.1 - DÉFINITION

Un concept proche de la *PMV* est l'*Analyse de Viabilité des Populations* (*AVP*). Les *AVP* enveloppent les caractéristiques intrinsèques de la population (morphologie, physiologie, reproduction, résistance aux maladies, mobilité, comportement...) et les contraintes environnementales (qualité et quantité d'habitat, interactions des espèces, vecteurs de maladie etc.). Ces caractéristiques permettent une estimation des probabilités d'extinction et du développement des stratégies pour minimiser ces probabilités (SHAFFER, 1981). L'objectif des *AVP* est de prévoir la manière dont la gestion des ressources peut changer les paramètres influençant la probabilité d'extinction. Les modèles les plus appropriés pour une *AVP* dépendent de la validité des données et des caractéristiques essentielles de l'écologie des organismes (BOYCE, 1992).

I.3.2 - LES ASPECTS ÉCOLOGIQUES INTERVENANT SUR L'*AVP*

Dans la littérature, les *AVP* sont focalisées sur la génétique et la stochasticité démographique, or il est clair que les menaces d'extinction sont d'abord écologiques (CAUGHLEY, 1994). La perte ou la dégradation de l'habitat est le facteur le plus significatif des espèces menacées d'extinction dans le futur (WILCOX & MURPHY, 1985 ; BOYCE, 1992). L'approche la plus appropriée pour beaucoup d'espèces peut être de modéliser l'habitat de ces espèces et les différentes stratégies de la gestion de cet habitat. Quelques aspects de l'écologie tels que la densité-dépendance, l'effet Allee et l'hétérogénéité spatiale sont important pour les *AVP*. Ainsi, la densité-

dépendance directe peut modérer les fluctuations des populations et réduire la probabilité d'extinction. Au contraire, une densité dépendance avec délai, que l'on retrouve dans les systèmes prédateur-proie ou hôte-parasite, peut augmenter les fluctuations et donc la probabilité d'extinction (BOYCE, 1992).

L'effet Allee, qui correspond à l'incapacité à trouver un partenaire pour la reproduction sous l'effet des contraintes physiques ou sociales, peut avoir des conséquences importantes pour les *AVP* parce qu'il peut créer des seuils ou des tailles critiques de populations sous lesquels l'extinction est beaucoup plus probable voire inévitable (BOYCE, 1992). Cet effet se produit quand, sous un certain niveau critique, la population décline (FERSON & BURGMAN, 1990). Pour des populations de faibles densités, le taux de croissance pourra décliner et les risques d'extinction peuvent être sérieusement sous estimés si cet effet est ignoré (BURGMAN *et al.*, 1993).

Enfin, la structure spatiale peut être incorporée dans de nombreuses *AVP*. La prise en compte de l'hétérogénéité spatiale et de la dispersion peuvent stabiliser les fluctuations des populations (BOYCE, 1992) et ajouter plus de complexité aux modèles écologiques (CHESSON, 1981 ; FAHRIG & PALOHEIMO, 1988a).

Les dynamiques inter-patchs sont fondamentales dans la détermination de la taille des populations des modèles spatialement structurés (FAHRIG & PALOHEIMO, 1988a). Si la fragmentation de l'habitat augmente la distance entre les patchs, la dispersion inter-patchs va décroître. La capacité des disperseurs à détecter de nouveaux habitats peut être un facteur très important pour déterminer la taille des populations, l'occupation des patchs et la probabilité d'extinction (LANDE, 1987 ; FAHRIG & PALOHEIMO, 1988a). La géométrie de l'habitat peut également jouer un rôle capital (TURNER, 1989).

Les modèles sont basés sur de nombreuses hypothèses qui, tout en décrivant des tendances, peuvent être trompeuses lorsque appliquées à des cas concrets. Par exemple, les prédictions d'un modèle de *PMV* pour une espèce particulière ignorent les interactions avec d'autres espèces qui peuvent jouer un rôle important dans le maintien ou l'extinction des populations. Seule une recherche détaillée de tous les facteurs affectant une population permettrait d'estimer le risque d'extinction. Pour la plupart des espèces menacées, il n'y a pas de base de données pour entreprendre des analyses de viabilité, ni le temps et les moyens nécessaires pour y suppléer. Il est donc nécessaire d'apporter aux gestionnaires des règles susceptibles de les orienter pour définir des seuils de viabilité pour des populations données (BARBAULT, 1997).

I.4 - LES MÉTAPOPULATIONS ET LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

I.4.1 - LA THÉORIE DE LA BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE

La conservation ne consiste pas à parquer artificiellement quelques individus d'une espèce en danger dans une réserve. Il faut qu'elle tienne compte des problèmes de répartition spatiale des populations. L'approche de la structure spatiale des populations, primordiale dans les problèmes écologiques, fut variable au cours des décennies. Il y a quelques dizaines

d'années, les dynamiques spatiales ne semblaient pas être une préoccupation majeure et MAC ARTHUR & WILSON (1967) ont été les précurseurs dans ce domaine, aujourd'hui incontournable dans l'étude de la biologie des populations. Leur théorie de l'équilibre dynamique des peuplements insulaires marque un tournant dans l'histoire de l'écologie. Elle repose sur le fait que la richesse spécifique des peuplements insulaires dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration et le taux d'extinction. Une île correspond ici à un espace écologique isolé de territoires similaires par un environnement défavorable pour les espèces considérées. Dans les années qui suivirent, de nombreux auteurs ont assimilé les réserves et autres zones protégées à des îles pour lesquelles il semblait simple d'agir sur les risques d'extinction en intervenant contre les effets de l'isolement des différents fragments (DIAMOND, 1975 ; DIAMOND & MAY, 1981 ; FRANKEL & SOULÉ, 1981 ; SHAFER, 1990). Toutefois, le modèle de MAC ARTHUR et WILSON fut critiqué puisqu'il ne s'intéresse qu'aux paramètres "distance au continent" et "superficie de l'île" et ignore les processus évolutifs, la biologie propre des espèces, les relations entre ces espèces et les caractéristiques insulaires autres que la distance au continent pour la probabilité d'extinction ou encore l'effectif des populations étudiées. Malgré ces critiques, cette théorie fut la base conceptuelle de l'interprétation de la composition des peuplements en termes d'interactions entre les processus biologiques de colonisation, d'extinction et de différenciation évolutive. Elle a eu le mérite de provoquer toute une série de recherches, encore en cours de nos jours, prenant en compte la dynamique du système d'un point de vue démographique, génétique et évolutif. Le problème est de bien déterminer la taille des réserves naturelles ainsi que leur nombre et les relations possibles entre les différentes sous-unités. Il n'y a évidemment pas de modèles théoriques idéaux toutefois, il y a quelques années a été lancé le débat au sujet de la meilleure stratégie à adopter. C'est ce qu'on a appelé le "*SLOSS debate*" dans les pays anglo-saxons : à superficies identiques, est-il préférable de maintenir une seule grande réserve (*Single Large*) ou plusieurs petites (*Or Several Small*) ?

• *LA THÉORIE "SEVERAL SMALL"*

Selon QUINN & HASTINGS (1987), un ensemble de plusieurs petites populations n'a pas une plus forte probabilité d'extinction qu'une seule grande. Toutefois, si la stochasticité environnementale agit sur toutes les populations quelle que soient leurs tailles, la stochasticité démographique provoque la disparition rapide d'une métapopulation constituée de très petites populations tandis qu'elle n'affecte pratiquement pas les grandes populations.

• *LA THÉORIE "SINGLE LARGE"*

WRIGHT & HUBBELL (1983) ont essayé de déterminer si une grande réserve est plus efficace que deux plus petites mais de même superficie totale. Ils ont étudié deux situations : le cas de réserves ouvertes à l'immigration de toutes espèces et le cas où elles seraient fermées à l'immigration de l'espèce à conserver mais pas aux autres (c'est à dire le cas où il faudrait protéger les derniers représentants d'une espèce). Ils ont délibérément choisi une approche stochastique du problème, les

populations des espèces en voie de disparition étant par définition de petites tailles. Ils ont aussi introduit dans leur modèle des interactions biotiques dont la compétition interspécifique et un accroissement densité-dépendant jouant sur les effets de la stochasticité démographique. Les résultats montrent que le temps de présence d'une espèce dans une réserve augmente avec la taille de celle ci et le taux d'immigration à laquelle elle est soumise. Une grande réserve a toujours plus de chances de comporter l'espèce étudiée qu'une petite. Dans le cas de réserves sans immigrants, on obtient le même type de résultats. Toutefois, en modifiant certains paramètres propres à l'espèce, tel que le rapport natalité-mortalité, les différences entre une grande réserve et deux plus petites mais de même superficie totale peuvent être atténuées.

Parallèlement, BURKEY (1989) a démontré que plus une réserve est fragmentée, plus les risques d'extinction sur un patch sont élevés. La croissance de la population totale de la réserve est donc diminuée tant que les patchs vides n'ont pas été recolonisés. Une population morcelée sera donc presque toujours en dessous de sa capacité limite à cause du taux de croissance nul des patchs vides et même si chaque patch occupé est à son maximum.

Il semble donc que la configuration idéale d'un site est donnée par les formes massives plutôt que les formes linéaires ou "en dentelles" (Figure 3) car elles permettent de limiter les pertes par extinction (DIAMOND, 1975 ; WILSON & WILLIS, 1975) mais là encore, cette idée reste contestée (GAME, 1980 ; BLOUIN & CONNOR, 1985).

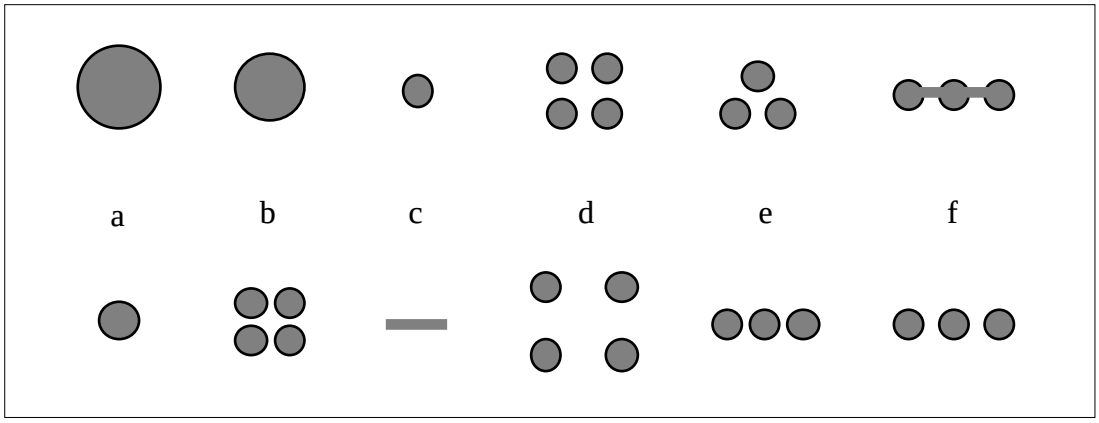


Figure 3 : Application des principes de la biogéographie insulaire à la délimitation des réserves naturelles (d'après WILSON & WILLIS, 1975). Le schéma du haut est considéré comme plus intéressant que celui du bas d'un point de vue de la conservation de la nature.

Une grande réserve d'un seul tenant devrait permettre de conserver efficacement davantage d'espèces que plusieurs petites réserves couvrant la même superficie totale mais plusieurs petites réserves permettent une meilleure persistance qu'une seule grande réserve si les fluctuations de l'environnement ne sont pas corrélées entre les petites réserves (BARBAULT, 1997). Lorsqu'une des deux théories est mise en avant, les contre-exemples se multiplient. Il en résulte que chacune des deux théories est défendable selon l'organisme choisi. En effet, même si les modèles semblent bien

indiquer que de grandes réserves sont préférables à plusieurs petites, on voit aussi qu'un modèle ne peut pas être généralisé aveuglément. Les caractéristiques propres aux espèces jouent aussi un rôle fondamental puisque la probabilité d'extinction est fortement diminuée, même avec un morcellement important, lorsque le taux d'accroissement ou le taux de migrations de l'espèce augmente (BURKEY, 1989).

I.4.2 - L'ÉMERGENCE DU CONCEPT DE MÉTAPOPULATION

Les modèles de métapopulations ont remplacé la théorie de l'équilibre dynamique. Si le modèle de MAC ARTHUR & WILSON (1967) exigeait la présence d'une population source permanente, ce n'est plus le cas avec certains de ces nouveaux modèles (e.g. modèle de LEVINS). De plus, la récente prise en compte des problèmes génétiques, de la stochasticité environnementale et démographique conduit à une étude non plus des communautés mais des populations (SIMBERLOFF, 1988). La théorie de la biogéographie insulaire voulait expliquer les choses à une grande échelle spatiale alors que le concept de métapopulation se base sur la fragmentation du paysage. Les modèles de métapopulations permettent de mieux appréhender les problèmes de conservation mais il faut toutefois contrôler que le système étudié fonctionne bien selon une structure métapopulationnelle (HANSKI & SIMBERLOFF, 1997).

L'extinction des populations locales et la recolonisation des sites sont à la base du fonctionnement des systèmes de métapopulations. Contrairement aux sous-populations, étroitement liées les unes aux autres et donc rapidement recolonisées après une disparition, la recolonisation d'une population locale peut prendre plusieurs générations. Le renouvellement des populations est la marque distinctive de la dynamique d'une métapopulation. Le terme de métapopulation fut introduit par LEVINS, en 1969 et 1970, pour lequel une métapopulation théorique doit vérifier les hypothèses suivantes : les patchs doivent avoir des surfaces et un isolement similaires, les populations locales ont des dynamiques indépendantes et leur taux d'échange d'individus est si faible que la migration n'a pas réellement d'effet sur les dynamiques locales des populations. Aucune métapopulation ne satisfait pleinement ces exigences. Depuis, il est admis que le concept de métapopulation est valable même lorsque le pourcentage d'émigration est important. Les études théoriques suggèrent que les faibles taux de migration sur de longues distances ont souvent les mêmes conséquences qu'un fort taux de migration sur de faibles distances (HANSKI & SIMBERLOFF, 1997).

Pour un organisme constamment soumis à des extinctions dans un patch (prédation, maladie, stochasticité environnementale), la distribution en métapopulations peut permettre une survie à long terme (MAY & SOUTHWOOD, 1990). Pour que de nouvelles populations puissent s'établir, il faut des sites appropriés et une migration suffisante d'individus à partir des populations établies vers les habitats encore inoccupés. La dynamique des populations locales étant soumise aux stochasticités démographiques et environnementales, s'il n'y a que quelques immigrants, les risques d'extinction sont élevés. Par contre, si le flux de colonisateurs est constant, le risque d'extinction est plus faible et une colonisation est possible (LANDE *et al.*, 1998). La survie des métapopulations dépend de la stochasticité des

processus d'extinction et de colonisation et de la stochasticité régionale qui concerne plusieurs populations locales au sein de la métapopulation. La structure métapopulationnelle d'une espèce peut différer selon la configuration de l'habitat (HARRISON *et al.*, 1988).

Les cas de perte de l'habitat et de fragmentations sont en train de devenir de plus en plus nombreux. La compréhension et l'application des modèles de métapopulations permettent de mieux comprendre la persistance des populations dans des paysages fragmentés (HANSKI & GILPIN, 1991) et sont donc primordiaux dans le domaine de la conservation des espèces en milieux morcelés. Les espèces en danger sont de faibles disperseurs (CAPPUCINO & KAREIVA, 1985) d'où l'importance de la structure du paysage. Lorsque peu d'échanges d'individus s'effectuent entre les populations, il semblerait que certaines espèces forment des métapopulations même en l'absence de fragmentation de l'habitat (WILCOX, 1986). Un besoin urgent est de développer des modèles de métapopulations qui comprennent les variations de nombre (NISBET & GURNEY, 1982 ; HANSKI, 1991), de taille et de qualité des patchs (HANSKI *et al.*, 1994).

I.4.3 - LES DIFFÉRENTS TYPES DE MÉTAPOPULATIONS

Il existe quatre grands types "simples" de métapopulations. Bien sûr, on peut trouver tous les cas intermédiaires qui combinent plusieurs de ces types (Figure 4).

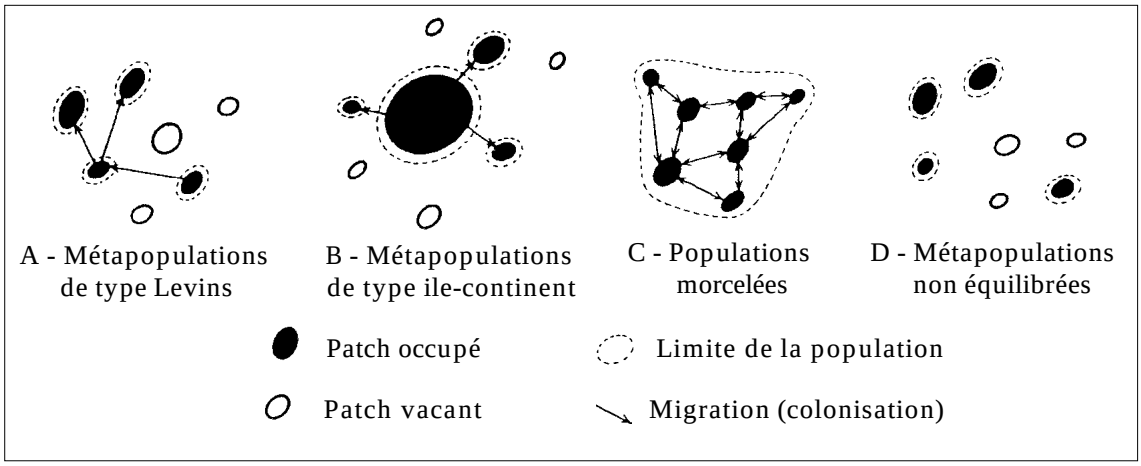


Figure 4 : Différents types de métapopulations (d'après HARRISON, 1991).

I.4.3.1 - LES MÉTAPOPULATIONS CLASSIQUES ET INTERMÉDIAIRES

Ce sont des métapopulations où il n'y a pas de taux d'échanges élevés entre les patchs et dont les populations ont des tailles semblables. La persistance de ce type de métapopulation dépend de l'équilibre entre les extinctions et les colonisations des patchs (HANSKI, 1985, 91 ; QUINN & HASTINGS, 1987 ; HARRISON & QUINN, 1989 ; HASTINGS & WOLIN, 1989 ; HARRISON, 1991). Certaines populations sont beaucoup plus résistantes que d'autres et font office de continent pour la recolonisation des stations inoccupées.

Certaines métapopulations peuvent survivre pendant plusieurs décades malgré de nombreuse extinctions locales sans aucune recolonisation mais uniquement grâce à la variabilité des temps de persistance des populations

locales (HANSKI *et al.*, 1995a). Toutefois, dans la nature, les métapopulations classiques sont assez rares et il existe peu d'exemples d'espèces où les extinctions et les colonisations sont en équilibre (HARRISON & TAYLOR, 1997).

I.4.3.2 - LES MÉTAPOPULATIONS DE TYPE ÎLES-CONTINENT ET SOURCE-PUITS

De grandes différences dans la taille des patchs peuvent rendre des métapopulations très similaires, au niveau de leur dynamique, aux vrais systèmes îles-continent. L'assertion que toutes les populations locales d'une métapopulation sont également sujettes à l'extinction et contribuent d'une manière identique à la recolonisation semble irréaliste (HANSKI, 1983 ; GILPIN, 1987). Les processus de la dynamique pure d'une métapopulation (extinction et colonisation) deviennent alors moins cruciaux pour la persistance régionale d'une espèce qui dépend de façon plus distincte de facteurs locaux, tel qu'un site de grande taille qui permet à une population de type "continent" ou "source" de résister à l'extinction et de repeupler des stations aux populations éteintes (BOORMAN & LEVITT, 1973). De nombreuses métapopulations ont des structures îles-continent (HARRISON & TAYLOR, 1997).

Du point de vue de la dynamique régionale, l'hétérogénéité de la qualité de l'habitat peut jouer un rôle sur la persistance des populations locales plus important que la variation de la taille de l'ensemble des stations ou des populations. C'est le système "source-puits" (PULLIAM, 1988). Les habitats "sources", au taux de multiplication supérieur à 1, envoient un flux positif d'émigrants vers les puits, constitués par des habitats de qualité inférieure (PULLIAM & DANIELSON, 1991). Ici, la différence n'est pas seulement due à la superficie, elle est aussi de nature qualitative. Les puits sont impropres, d'une façon ou d'une autre, à la survie et à la reproduction de la population. Certains auteurs pensent que la distance séparant les patchs de la population réservoir joue un rôle plus important dans la dynamique des métapopulations que la qualité de l'habitat (MURPHY *et al.*, 1990).

I.4.3.3 - LES POPULATIONS MORCELÉES

Elles ont pour particularité d'être constituées d'individus mobiles, qui peuvent migrer facilement. Dans les cas extrêmes, on peut admettre la dispersion totale des descendants sur toutes les stations. Cette haute capacité de dispersion signifie que l'opposition entre l'échelle locale et régionale, caractéristique des métapopulations, est très diminuée. Il en est de même pour les probabilités d'extinction locale sur un site. Les espèces formant ce type de population vivent typiquement dans des milieux éphémères et dispersés. Ce sont des espèces très mobiles, chaque station ne supportant généralement qu'une seule génération et les adultes déposant leurs œufs sur plusieurs stations.

On peut parler de dynamique de populations morcelées lorsque la dispersion des individus a lieu sur une échelle spatiale plus grande que celle des événements locaux qui provoquent des fluctuations de population. Le renouvellement, dans de tels systèmes, est plus le produit des mouvements des individus que de la mortalité.

I.4.3.4 - LES MÉTAPOPULATIONS NON ÉQUILIBRÉES

Il semble probable que la plupart des populations en voie d'extinction apparaissent, durant une partie du déclin, selon un modèle métapopulationnel de type non-équilibré (SIMBERLOFF, 1994). Dans ce cas, le morcellement des habitats provoqué par la détérioration, la réduction et la fragmentation du biotope par l'activité humaine limitent ou empêchent les recolonisations. Les populations locales sont alors plus sujettes à l'extinction car elles se trouvent isolées des immigrations de secours ou *Rescue effect* (BROWN & KODRIC-BROWN, 1977). Souvent, cette fragmentation tend à créer des situations îles-continent où un reliquat de population, le dernier qui soit d'une taille conséquente, devient d'une importance capitale.

De la même façon que l'on a cherché à déterminer des tailles de populations minimales viables, les modèles de métapopulations ont été utilisés pour déterminer les tailles des *Métapopulations Minimales Viables* (*MMV*). La taille des *MMV* est définie comme le nombre minimum des interactions entre les populations locales nécessaires à la persistance à long terme d'une métapopulation. Elle tient compte du nombre de populations minimales viables mais aussi de la disponibilité des habitats (HANSKI *et al.*, 1996).

I.4.4 - LE LIEN AVEC LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

La biologie de la conservation et le concept de métapopulation sont devenus indissociables puisque de nombreuses stratégies de conservation sont basées sur les modèles de métapopulations. Ces modèles aident à définir d'une part, les tailles minimales pour chaque population (SOULÉ, 1987) et d'autre part, les déplacements entre unités d'habitat et la distribution spatiale de ces unités d'habitat indispensables à un maintien dynamique des populations (FAHRIG & MERRIAM, 1985 ; LEFKOVITCH & FAHRIG, 1985 ; FAHRIG & PALOHEIMO, 1988b). Les études menées principalement par HARRISON et EHRLICH (EHRLICH & MURPHY, 1987 ; HARRISON *et al.*, 1988 ; HARRISON, 1991 ; EHRLICH, 1992 ; THOMAS & HARRISON, 1992 et d'autres) ont bien montré tous les progrès qui peuvent être faits dans la connaissance du fonctionnement des métapopulations de papillons et l'influence de la destruction de l'habitat sur le maintien des populations. La connaissance du type et de la dynamique des métapopulations est cruciale pour les problèmes de conservation. En effet, même si certaines espèces de lépidoptères (HANSKI & THOMAS, 1994 ; HANSKI & KUUSSAARI, 1995) et notamment *Melitaea cinxia* en Finlande (HANSKI *et al.*, 1995a,b) suivent le modèle classique (de type LEVINS) des métapopulations, de nombreuses espèces sont structurées selon un autre type de métapopulation. C'est pourquoi il est devenu indispensable de se pencher sur les phénomènes d'extinction locale et de migration afin de comprendre comment ces paramètres sont affectés par la taille des patchs et leur isolement (THOMAS & JONES, 1993 ; HANSKI *et al.*, 1995a).

I.4.5 - L'APPLICATION DU CONCEPT DE MÉTAPOPULATION AUX LÉPIDOPTÈRES

La structure spatiale des populations de papillons correspond souvent au concept de métapopulations (THOMAS & HANSKI, 1997). La plupart des individus de nombreuses espèces restent dans leur patch natal. Les études montrent que les patchs de grande surface sont généralement occupés, surtout s'ils sont proches d'autres patchs, alors que les patchs de surface relativement restreinte et/ou isolés sont souvent vacants (HARRISON *et al.*, 1988 ; THOMAS & HARRISON, 1992 ; THOMAS & JONES, 1993 ; HANSKI, 1994).

Les papillons ont fait l'objet de nombreuses études sur les métapopulations (HANSKI & THOMAS, 1994). La plupart des espèces de papillons étant spécialistes, elles souffrent des changements de l'environnement et peuvent sévèrement décliner (NEW *et al.*, 1995). A l'échelle du paysage, les populations de spécialistes occupent des patchs d'habitat de faible taille. Pour de nombreuses espèces, les individus sont rarement trouvés en dehors de ces habitats et leurs populations sont souvent décrites comme étant fermées (THOMAS, 1984a ; WARREN, 1992). Plusieurs études récentes ont montrées des mouvements d'individus entre les patchs (HANSKI *et al.*, 1994 ; NÈVE *et al.*, 1996) et il est maintenant reconnu que les papillons qui étaient décrit comme étant en populations fermées fonctionnent en métapopulations (THOMAS *et al.*, 1992 ; HANSKI & THOMAS, 1994 ; JA THOMAS, 1995).

Il est important de bien délimiter la métapopulation avant de décider d'un mode de gestion notamment au sein d'une réserve. En effet, le taux d'extinction locale d'une espèce de lépidoptère peut être identique à l'intérieur et à l'extérieur d'un espace protégé (WARREN, 1993) si les populations réservoirs alimentant la recolonisation des habitats sont situées à l'extérieur de ladite réserve. Il est alors nécessaire de déterminer l'étendue et la structure spatiale des différentes populations locales pour parfois être amené à intervenir à l'extérieur de la zone protégée.

Il est possible que les différentes populations d'une métapopulation se trouvent sur des types d'habitat différents, les événements environnementaux rares peuvent alors provoquer des extinctions dans certains habitats mais pas dans d'autres. Ceci c'est déjà vérifié pour les populations de papillons *Euphydryas editha* (EHRLICH *et al.*, 1980), *Lysandra bellargus* (THOMAS, 1983), *Aphantopus hyperantus* (SUTCLIFFE *et al.*, 1996). Pour les populations d'insectes en milieu fragmenté, les différents types de métapopulations peuvent se rencontrer. La structure théorique la plus fréquemment rencontrée est celle des îles-continent où le continent est une source continuelle de colonisateurs pour les petits patchs dont les populations s'éteignent fréquemment. C'est le cas pour *Euphydryas bayensis* aux États Unis dont la population continent s'étale sur environ 2 000 ha et contient plusieurs millions d'individus alors que les populations insulaires ne dépassent pas les centaines d'hectares (1 à 250 ha) et d'individus (10 à 350) (HARRISON *et al.*, 1988). La population continent est stable chaque année alors que certaines espèces, telle que *Mellicta athalia*, ont des colonies présentant un noyau plus ou moins permanent dans l'habitat le plus favorable. Quelques populations transitoires s'établissent occasionnellement dans des habitats proches de faible surface (WARREN, 1991). Si la migration

se fait d'une population persistante vers des habitats de moins bonne qualité, le système est donc qualifié de métapopulation source-puits (PULLIAM, 1988) comme c'est le cas pour le pieridae *Pieris protodice* (HARRISON, 1991). A l'inverse, certaines espèces, comme *Melitaea cinxia*, se répartissent dans nombreux petits patchs mais la plupart des métapopulations de papillons occupent une structure intermédiaire avec des patchs de surface relativement élevée mais pas nécessairement permanents et des patchs de petite surface et/ou isolés avec un *turn-over* élevé et de faibles probabilités d'être occupés (THOMAS & HANSKI, 1997). Dans les métapopulations non équilibrées, les populations locales sont intrinsèquement plus enclines à l'extinction et les recolonisations sont limitées par leur isolement.

I.5 - LA DISPERSION ET LA COLONISATION

La (re)colonisation des patchs dépend de la dispersion qui est "*le ciment qui joint les populations locales dans la métapopulation*" (HANSSON, 1991). La dispersion n'est qu'une des composantes de la colonisation (ROFF, 1975) puisque, contrairement à la migration qui est un phénomène de groupe, elle se limite à l'individu et n'engendre pas forcément de colonisation. Le passage d'un site à un autre peut être décomposé en 3 phases. Il y a tout d'abord une phase d'émigration où les individus quittent leur site originel puis une phase de migration (ou dispersion) donc de déplacement et enfin, une phase d'immigration dans le nouveau site qui peut être suivie d'une colonisation (IMS & YOCCOZ, 1997).

Classiquement, les modèles prédisent une relation linéaire entre la distance et le temps de colonisation s'il n'y a pas de barrières majeures. Les taux de migration entre les populations locales sont très variables selon les espèces de lépidoptères. Il est, par exemple, de 1,4% pour *Plebeius argus*, 3% pour *Euphydryas editha* et plus de 20% pour *Aphantopus hyperantus* et *Hesperia comma* (THOMAS & HANSKI, 1997). En absence de barrières topographiques, les taux d'échanges élevés parmi les patchs et les colonisations rapides suggèrent que le *Rescue effect* est commun dans les métapopulations de papillons et que l'isolement n'est pas une contrainte majeure de la colonisation des patchs vides dans de nombreuses métapopulations. Si la structure du paysage restreint la dispersion, les extinctions seront fréquentes et durables mais cette structure n'est pas constante et change au cours du temps. Des changements se produisent à différentes échelles temporelles (changements saisonniers par exemple). Pour certains, la dispersion peut être plus importante que la démographie pour déterminer l'abondance des populations régionales (FAHRIG & PALOHEIMO, 1988a). La probabilité que les disperseurs localisent avec succès de nouveaux patchs est un facteur déterminant. Le taux de dispersion peut dépendre de la distance entre les populations ainsi que de la taille et du nombre de barrières géographiques. Les changements dans la structure du paysage peuvent donc être plus importants que le degré d'isolement des patchs pour la survie et l'abondance d'une population (FAHRIG, 1992). Le changement rapide de la structure du paysage imposera une dispersion

rapide de la population pour qu'elle puisse survivre. La dispersion correspond ici à un déplacement des organismes accompagné d'une reproduction. La reproduction peut se produire avant ou après le déplacement. Dans le premier cas, les individus se reproduisent dans l'aire originelle et c'est la descendance qui se disperse dans la nouvelle aire (FAHRIG & MERRIAM, 1994).

Un trop grand nombre de migrations peut s'avérer aussi désastreux qu'un nombre restreint de migrations pour la persistance d'une métapopulation (HANSKI *et al.*, 1994). Une augmentation du taux de migrations augmente la mortalité pendant cette migration d'où un effet inverse sur la persistance de la métapopulation.

Les très petites populations sont probablement amenées à s'éteindre (SOULÉ, 1987 ; LANDE, 1988 ; SIMBERLOFF, 1988 ; THOMAS, 1990) mais si l'habitat demeure convenable après l'extinction, sa recolonisation peut remplacer au moins quelques pertes. On peut tenter d'augmenter les taux de colonisation en créant de nouveaux habitats et en restaurant des connexions. Beaucoup de papillons en Grande Bretagne ont décliné plus par manque de création de nouveaux habitats que par augmentation des taux d'extinction locale des habitats existants (CD THOMAS, 1993). A surfaces égales, lorsque la recolonisation n'est pas possible, le temps d'extinction dans une grande réserve unique est plus long que dans deux réserves plus petites même si elles sont connectées par des immigrations inter-réserves (WRIGHT & HUBBELL, 1983).

La probabilité de colonisation d'un habitat vide est déterminée par sa surface et sa distance par rapport aux habitats occupés (HANSKI & THOMAS, 1994 ; HANSKI *et al.*, 1995b). La taille des populations locales et ses chances de persistance peuvent aussi dépendre de la qualité de l'habitat (SINGER, 1972) plus ou moins dégradée par les changements de gestion tels que l'abandon du pâturage ou l'ouverture des zones broussailleuses (JA THOMAS, 1991).

Souvent dans les habitats stables, il est avantageux de se disperser parce que les individus peuvent ainsi laisser une copie de leurs gènes dans de nouvelles zones (HAMILTON & MAY, 1977). La plupart des espèces dispersives forment des métapopulations dans lesquelles des colonies s'éteignent périodiquement alors que d'autres s'établissent, produisant une mosaïque de patchs occupés et vacants (GILPIN, 1987). Chez les papillons vivant en métapopulations, la dispersion des mâles aide rarement à fonder de nouvelles colonies parce qu'ils ont peu de chances de rencontrer des femelles non fécondées. En revanche, la dispersion des femelles déjà fécondées pourra permettre l'établissement de nouvelles populations si elles passent dans un habitat convenable avec les bonnes plantes-hôtes (WILLIAMS, 1995).

L'arrangement spatial des patchs et des corridors est primordial pour la dispersion. Des patchs connectés peuvent ne pas être colonisés s'ils sont trop éloignés et des patchs proches peuvent se retrouver isolés s'ils ne sont pas connectés. La distribution des populations d'insectes semble être surtout affectée par l'isolement des patchs. La dispersion de nombreux lycènes dépend des distances entre les patchs puisque les individus se déplacent généralement sur moins d'un kilomètre (THOMAS & HARRISON, 1992 ; NIEMINEN, 1996).

La recolonisation d'un habitat vide peut alors être facilitée par une ponte en grappe, comme c'est le cas pour *Euphydryas gillettii*, car une seule grappe pourra donner de nombreuses naissances et donc coloniser le nouveau site, au moins à court terme. Pour les animaux dont l'abondance varie fortement, comme les insectes, la dispersion et la recolonisation de nouveaux patchs est nécessaire pour un maintien à long terme de la métapopulation (WILLIAMS, 1995).

I.6 - CONCLUSION

Il est capital, lorsque l'on envisage de monter des actions de conservation, de garder à l'esprit les concepts scientifiques tels que les modèles de métapopulations, les principes de *Population Minimale Viable*, d'*Analyse de Viabilité des Populations* ou encore la théorie *SLOSS*. Ces acquis sont indispensables afin de ne pas répéter dans le futur les erreurs dues justement à un manque de connaissances théoriques. L'ignorance ayant des conséquences souvent fatales et irréversibles lorsque sont abordés les problèmes de conservation de la nature, les grands principes scientifiques avec leurs convergences, leurs divergences, leurs remises en cause et leurs différents points de vue créent des débats et de nouvelles recherches qui ne font qu'améliorer les stratégies de conservation.

CHAPITRE II
LA GESTION ET LES MÉTHODES DE SUIVI DU SYSTÈME *MACULINEA*-PLANTE-HÔTE-*MYRMICA*

S'il est évident que la gestion d'une prairie homogène est plus simple que celle d'une structure en mosaïque (prairies, broussailles, forêts...), les sites les plus riches en papillons, en terme de diversité d'espèces, sont ceux appartenant à un paysage hétérogène. L'espèce *Maculinea teleius* est en voie d'extinction à cause de l'excès d'ombre, consécutif à la progression des buissons, qui provoque la disparition de la fourmi-hôte. De la même façon, l'abandon total des milieux qui abritent *M. nausithous* se traduit par une régression progressive du nombre des fourmilières (THOMAS, 1984a). Il faut donc "éclaircir" le paysage mais d'une manière judicieuse. Il existe pour cela différents modes d'intervention (i.e. la fauche, le pâturage ou le feu) dont les plus adéquats pour le maintien des populations de *Maculinea* seront déterminés grâce au suivi du système.

II.1 - LA GESTION DES HABITATS DU SYSTÈME *MACULINEA* - PLANTE-HÔTE - *MYRMICA*

II.1.1 - LA FAUCHE

Ancestralement, la fauche était, avec le pâturage extensif par les bovins, une pratique traditionnelle qui permettait le maintien du stade herbacé en modifiant les communautés végétales. Comme le pâturage, elle empêche l'accumulation de litière. De plus, cette technique permet l'élimination des

espèces les plus envahissantes et donc le maintien de milieux ouverts nécessaires à bon nombre d'espèces floristiques et faunistiques. Pour pallier à la progression des espèces ligneuses telles que l'aulne glutineux dans les milieux humides ou pour reconquérir des surfaces boisées anciennement fauchées ou pâturées, l'intervention mécanique s'avère parfois être la seule solution. Elle est toutefois coûteuse, a des conséquences écologiques encore mal connues (comme, par exemple, les phénomènes de tassement de la tourbe) et ne peut exporter la matière organique. Or, sans ramassage de la matière organique, le phénomène d'atterrissement empêche les remontées d'eau depuis la nappe.

Par rapport au pâturage, la fauche présente l'avantage de permettre une gestion rapide de grandes surfaces spatialement éloignées mais elle a le désavantage d'être tributaire d'une date et d'une fréquence de réalisation liées aux conditions climatiques, à la phénologie et à la croissance des végétaux. Contrairement aux animaux qui trouvent différentes plantes appétentes à différents moments de l'année provoquant ainsi une mosaïque (OATES, 1995), elle n'est pas sélective et tendrait à avoir une action homogénéisante. Un milieu aux structures végétatives hétérogènes est plus riche en espèces et en individus qu'un milieu homogène qui peut toutefois abriter un peuplement de lépidoptères très intéressant (GONSETH, 1994b). La fauche, et notamment la fauche mécanisée, a donc la réputation de conduire à l'obtention d'un tapis végétal homogène sur le plan de la composition floristique et la structure spatiale mais elle peut mener à l'augmentation de la richesse floristique et même l'apparition d'espèces nouvelles (MAUBERT, 1996). Les prairies fauchées peuvent parfois avoir une diversité floristique plus importante que les prairies soumises au pâturage extensif mais la diversité en papillon est souvent plus faible (ERHARDT & THOMAS, 1991). L'élimination des fleurs nourricières a un effet direct sur les stades larvaires et un effet indirect sur les adultes. La multiplication des fauches, quelle que soit la qualité de la flore de la prairie, se traduit donc par une baisse sensible de la richesse et de la diversité faunistique. A l'inverse, les milieux partiellement fauchés sont plus riches que les milieux intégralement fauchés. L'idéal serait de créer et maintenir un habitat hétérogène composé d'une végétation herbacée plus ou moins élevée (FEBER *et al.*, 1996).

Les espèces de lépidoptères sont souvent plus abondantes lorsque les sites subissent une fauche printanière ou automnale. Ces périodes peuvent également permettre l'augmentation de la richesse spécifique des plantes par rapport aux zones non fauchées où l'abondance des papillons diminue. Une fauche fin juin est généralement destructive pour les populations de lépidoptères puisqu'elle élimine une source de nectar et un site de ponte au moment ou l'abondance des papillons est maximale. La fauche durant l'été a un effet négatif sur les chenilles et peut même être catastrophique pour les espèces dont les larves restent sur les plantes pour compléter leur développement. Toutefois, la fauche estivale peut générer des sources de nectar tardives en différant la floraison ou provoquant une refloraison (FEBER *et al.*, 1996). La croissance des nymphes de *Aglais urticae* est meilleure dans les orties qui repoussent après une fauche, les feuilles contenant alors plus d'eau et de nitrogène soluble (PULLIN, 1987). D'une manière générale, une fauche estivale tardive est donc préférable pour les

lépidoptères mais il existe quelques contraintes. D'une part, il faut veiller à respecter les espèces à phénologie tardive et d'autre part, plus l'intervention est tardive et plus la qualité du foin est médiocre. Enfin, en milieux très humides, les risques d'inondation et les conditions particulières (sols souvent peu portants) vont restreindre encore plus fortement les périodes de fauche. Ces différents facteurs vont conditionner les dates d'intervention et souvent empêcher une fauche tardive pourtant propice à un grand nombre de papillons.

II.1.2 - LE PÂTURAGE

S'il est reconnu que les herbivores ont une action directe sur les communautés végétales par leur action de broutage, de piétinement et de restitution des fumures, les conséquences du pâturage sont multiples, complexes et spécifiques à chaque habitat. Ce type de perturbation est souvent incriminé dans la réduction de la biodiversité (DOLEK & GEYER, 1997) même s'il est reconnu qu'à grande échelle, avec ses influences stochastiques sur le milieu, il peut permettre le maintien de certaines espèces (ELLIGSEN *et al.*, 1997). Il peut également être important pour maintenir des conditions convenables (THOMAS, 1984b) et pour garder des populations de fourmis qui peuvent jouer un rôle très important dans l'écologie des Lycaenidae myrmécophiles (PIERCE & MEAD, 1981). Si elle n'est pas maîtrisée, la charge en bétail sur une prairie peut fortement influencer le nombre d'espèces et d'individus présents (GONSETH, 1994b). Les gestionnaires optent généralement pour un pâturage extensif dont la pression est suffisamment faible pour être compatible avec les exigences écologiques. Il est difficile de donner le nombre exact d'animaux à utiliser puisque, très souvent, la pâture se fait sur de grandes surfaces aux milieux hétérogènes. Les animaux sont généralement libres et ont le choix entre les différents types d'habitats plus ou moins riches en nutriment provoquant une intensité de pâturage non uniforme dans l'espace et le temps (DOLEK & GEYER, 1997). Cette pression de pâturage est donc fonction de plusieurs facteurs tels que le type d'herbivores, le faciès de la station, la nature et l'appétence des espèces végétales, la variation dans le temps et l'espace de la disponibilité qualitative et quantitative de ces ressources végétales, les conditions climatiques, la dispersion et l'accessibilité des zones d'activité. Tous les animaux, qu'ils soient sauvages ou domestiques, broutent d'une manière sélective mais cette sélectivité peut être évitée en utilisant plusieurs types d'animaux différents. De plus, il est reconnu que la pression de pâturage est différente selon si l'animal est jeune, mature ou âgé. Chez les bovins, l'âge est important et le sur-pâturage durant la période hivernale peut causer quelques dommages. L'action des chevaux et des poneys est sous-estimée. Leur pression de pâturage, jugée trop sélective, est souvent idéale pour les papillons (OATES, 1995). Là encore, chaque individu se comporte et broute différemment. Le choix d'une gestion par le pâturage doit donc passer par une sélection appropriée des animaux selon l'objectif à atteindre.

La meilleure période de pâturage est donc également cruciale pour la conservation des espèces et pour le contrôle de la végétation. Il faut la déterminer, ainsi que sa durée, avec précision. Souvent, la période de pâturage la plus bénéfique pour les papillons se situe en automne ou au

début de l'hiver. C'est à cette période que les populations de papillons sont les moins sévèrement affectées. Durant la période de croissance des végétaux, il faut s'assurer que l'intensité de pâturage n'affecte pas les populations d'invertébrés les plus sensibles : OATES (1995) préconise d'utiliser un petit nombre d'animaux sur une longue période ou un grand nombre sur une courte période. Souvent, la plupart des systèmes de pâturage sont caractérisés par des petits enclos provoquant un sur-pâturage. Toutefois, malgré les travaux des agronomes sur la question, il apparaît que le manque de renseignements sur le nombre approprié d'animaux à utiliser reste un des problèmes majeurs concernant la gestion des prairies.

L'hétérogénéisation du milieu par le pâturage peut augmenter la diversité des lépidoptères. L'intensité du pâturage, différente selon les zones d'activité du troupeau, va permettre la création de milieux distincts abritant des espèces de papillons spécifiques. Ainsi, plusieurs espèces de *Maculinea* peuvent cohabiter sur une même parcelle. Les zones les plus attractives pour les fourmis-hôtes de *M. nausithous* sont les prairies abandonnées, les sites en bordures de forêt et, en présence de pâturage, elles se confinent presque exclusivement sur les zones légèrement pâturées tout en évitant les zones fréquemment pâturées où la végétation est rase et sporadique. Toutefois, si la perturbation est trop légère, l'envahissement par les buissons provoque une augmentation de l'ombrage défavorable à la plante-hôte. A l'inverse, les plantes-hôtes de *Maculinea alcon*, *Gentiana pneumonanthe* préfèrent les zones à végétation ouverte, éparse dues à l'impact du bétail. Sans ce type d'habitat, *M. alcon* devient très vulnérable.

La gestion par pâturage est sans aucun doute un phénomène complexe qui combine de multiples actions de l'animal sur les communautés végétales. Par conséquent, l'herbivorie comme type particulier de perturbation naturelle et comme moyen de gestion d'espaces naturels doit être considéré de manière raisonnable et raisonné et en aucun cas être utilisé comme un outil dont les effets sont considérés comme connus et prévisibles. Il reste difficile voire impossible de généraliser les conclusions des effets du pâturage dans un autre lieu même très similaire *a priori* tant les facteurs et leurs interactions, qui interviennent dans le système, sont nombreux et diversifiés. C'est donc la conjonction de plusieurs facteurs : pâturage (type d'herbivores, densité et activité des animaux), hydromorphie, pédologie, hétérogénéité du milieu, composition spécifique, interactions entre les espèces... qui entraîne telles ou telles conséquences d'une gestion par pâturage. Il est donc très difficile d'attribuer au seul pâturage, les résultats observés sans une analyse précise des différents éléments du système.

II.1.3 - LE FEU

C'est un moyen de gestion très difficile à contrôler, extrêmement destructeur pour toute la microfaune des herbacées même si, dans certains cas, il ne semble pas avoir un impact défavorable[1]. Le feu modifie le couvert

[1] Suite à un feu, les populations de *Mellicta athalia* se régénèrent mais on ne sait pas si c'est à partir d'individus ayant survécu au feu ou s'il s'agit d'une immigration (WARREN, 1991).

végétal, détruit la matière organique, altère les propriétés physiques et chimiques du sol, transfère dans le sol et l'air une partie des minéraux présents dans la biomasse et permet un lessivage vers la nappe de ces minéraux (LEPART & ESCARRE, 1983). Les plantes ayant des organes spécialisés (rhizomes, bulbes, graines...) seront les moins affectées et seront même stimulées. La réponse biologique des communautés végétales aux effets du feu varie considérablement et dépend de l'intensité du feu, sa taille, sa fréquence et la saison à laquelle il se produit (WHELAN, 1995). Par contre, la faune aura moins de chances de survivre ou de se maintenir après un feu. Les conséquences sont donc multiples et spécifiques ce qui rend leur prédiction, comme pour les autres modes de gestion, difficile.

La plupart des papillons rares nécessite une gestion pour le maintien de leurs populations (NEW, 1991 ; OATES, 1995). L'abandon des surfaces a un effet bénéfique ponctuel et à court terme sur la faune puis il a un effet négatif à long terme puisque l'on note alors une diminution implicite de la surface prairiale utile aux papillons diurnes (GONSETH, 1994b). La fauche est très coûteuse pour les gestionnaires mais, bien qu'étant de moindre coût, le pâturage nécessite aussi des moyens financiers importants. Certains auteurs estiment que la fauche mécanique peut être plus favorable que le pâturage (SWENGEL, 1998) alors que d'autres tels que OATES (1995) considèrent que le pâturage est moins destructeur. Chaque type de gestion présente un avantage pour un certain nombre d'espèces mais aucun n'est optimal pour toutes. De plus en plus, des solutions alternatives consistent à préconiser l'association de la fauche et d'un pâturage extensif. De toute façon, les perturbations périodiques sont nécessaires à la persistance des prairies (SWENGEL, 1998) puisque dans les sites non gérés, la flore est altérée par l'invasion des arbres et des arbustes et par l'accumulation de la litière.

Le choix du mode de gestion est donc extrêmement délicat. Certaines études montrent que, fauche ou pâturage, l'impact sur la diversité des espèces de lépidoptères est peu différent (DOLEK & GEYER, 1997). L'abondance des différentes espèces (et même les espèces spécialistes) est sensiblement similaire entre une prairie de pâturage et une prairie de fauche par contre, les zones abandonnées et celles intensivement pâturées expriment des densités plus faibles que les zones où la pression de pâturage est contrôlée. La richesse spécifique peut donc diminuer avec les successions ou, à l'inverse, suite à un pâturage excessif. Concernant l'impact sur une espèce bien précise, et non plus sur la biodiversité, le choix semble *a priori* plus facile mais nécessite la mise en place d'outils de suivi adéquats.

II.2 - LES MÉTHODES D'ÉTUDES DES DENSITÉS ET DES STRUCTURES SPATIALES DES PLANTES-HÔTES ET DES FOURMILIÈRES-HÔTES

L'étude d'une population, qu'elle soit animale ou végétale, passe par la détermination de sa répartition spatiale c'est à dire la manière dont elle occupe une aire donnée. Les notions de structure et de population sont

indissociables. Les structures populationnelles sont sociales, génétiques, de parenté et spatio-temporelles et leurs descriptions nécessitent la mise en place de stratégies d'échantillonnage. Ces stratégies doivent donc permettre une représentation graphique et une exploitation statistique des observations. La notion de densité, représentée par un nombre d'individus par unité de surface, est souvent employée bien qu'elle ne soit valable que pour une échelle d'étude donnée (DEBOUZIE *et al.*, 1975 ; LEGAY & DEBOUZIE, 1985). Le taux de recouvrement estime la surface recouverte par les individus sur la surface totale de l'aire d'étude. Chaque technique peut être employée selon l'objectif de l'étude et une utilisation simultanée peut être recommandée. Le véritable problème reste l'obtention d'un échantillon qui permettrait une représentation satisfaisante de l'objet étudié et il est certain que, bien souvent, plusieurs techniques d'échantillonnage sont nécessaires pour prendre en compte les différents niveaux d'organisation de la population considérée.

II.2.1 - L'ÉCHANTILLONNAGE DES PLANTES ET DES FOURMILIÈRES

Il passe par la détermination précise de la zone à étudier et l'élaboration d'un protocole expérimental adéquat définissant la taille de l'échantillon donc le nombre d'unités élémentaires d'échantillonnage ainsi que la taille et la forme d'une unité. Si le dénombrement exhaustif semble, a priori, le plus fiable, il est difficilement applicable pour de nombreuses espèces et réalisable que sur de faibles surfaces. L'Échantillonnage Aléatoire Simple (EAS) est souvent difficile à mettre en place en conditions naturelles et présente le désavantage d'être extrêmement coûteux en temps. Il faut en effet tirer toutes les coordonnées au hasard et être en mesure de pouvoir les reporter facilement sur le terrain. Enfin, l'Échantillonnage Systématique (ES) a, quant à lui, l'avantage d'être beaucoup plus pratique et rapide puisqu'il nécessite le tirage au hasard que des seules coordonnées du premier relevé. A partir de ce point initial, on met en place une maille afin que les prélèvements soient réalisés à des intervalles égaux dans un plan. Il faut une distance minimum entre les éléments et la détermination de cette distance suppose la connaissance du mode d'agencement des individus dans leur environnement. L'avantage de cette méthode réside dans le fait qu'elle est beaucoup plus rapide et permet un échantillonnage de tout l'espace. Son inconvénient majeur est que les points d'observation ne sont pas indépendants les uns des autres ce qui pose des problèmes pour l'estimation de la variance. La structure de la population doit être connue pour une utilisation efficace du plan d'échantillonnage (COCHRAN, 1977).

Pour ces raisons, nous n'avons pas procédé à un dénombrement exhaustif difficilement réalisable sur nos grandes surfaces ni utilisé l'EAS à cause de la multiplication du nombre des relevés et la mesure des coordonnées. Si le nombre des relevés est trop faible, certaines parties de la surface peuvent ne pas être échantillonnées d'où une perte d'information. Ce type d'échantillonnage ne peut détecter de structures spatiales et ne permet pas non plus d'estimer la taille des agrégats éventuels ni de fournir une représentation modélisée, cartographiée de la répartition des individus (LEGAY & DEBOUZIE, 1985). Nous avons donc choisi un échantillonnage exhaustif à deux dimensions (transects de longueur et de largeur connues) où un repérage aisé de chaque observation par des coordonnées spatiales

permet une cartographie donnant une première indication sur le taux de recouvrement des différentes zones de la surface étudiée. Pour étudier la dispersion spatiale et notamment l'existence et l'intensité des échelles d'hétérogénéité, les transects sont ensuite découpés en placettes de différentes tailles et, connaissant les coordonnées de chaque individu, on peut reporter le nombre de plantes par unité. L'échantillonnage exhaustif à deux dimensions est donc un échantillonnage systématique particulier où les unités sont contiguës (CHESSEL, 1978).

La structuration spatiale d'une population est souvent très complexe. L'échelle d'observation est donc primordiale. La compréhension de la dynamique d'une population à une échelle globale est impossible si on ignore les dynamiques locales et ce d'autant plus que les structures spatiales peuvent varier au cours du temps (LEGAY & DEBOUZIE, 1985).

La taille des unités d'échantillonnage dépend de la répartition spatiale ; par exemple, dans le cas d'un phénomène agrégatif, il est recommandé d'utiliser des unités de petites tailles (CHESSEL, 1978). Si la taille des unités est définie arbitrairement, les résultats et leur interprétation peuvent être grandement influencés par la taille des unités. Le nombre de ces unités résulte d'un compromis entre la précision souhaitée et le coût des observations. L'augmentation du nombre d'observations améliore la précision sur une valeur moyenne. Enfin, la localisation des unités d'échantillonnage est également fonction de la répartition spatiale ; par exemple, en présence d'agrégats, l'espacement des mesures doit être tel que deux points n'appartiennent pas au même agrégat.

Dans chacun des transects, on a compté le nombre de plantes et enregistré les coordonnées de chacun des individus en vue d'une cartographie. Ce type d'échantillonnage systématique exhaustif est plus facile à mettre en oeuvre sur le terrain que d'autres plans et donne une précision uniforme lorsque l'on veut établir une cartographie (DEBOUZIE *et al.*, 1987). On peut alors estimer la densité des plantes tout en gardant bien à l'esprit que certains transects ont été placés volontairement dans des zones riches en sanguisorbes.

II.2.2 - LES MÉTHODES STATISTIQUES

Pour caractériser une population par sa structure spatiale, il ne suffit pas de déterminer l'espace occupé par l'espèce mais la façon dont se répartissent les individus dans un certain espace (CHESSEL, 1978 ; LEGAY & DEBOUZIE, 1985). Nous avons utilisé plusieurs méthodes d'analyse de structure spatiale pour bien cerner l'agencement des individus selon des échelles différentes.

• *L'INDICE DE DISPERSION*

C'est un indice qui permet une analyse à l'échelle globale. Un échantillon d'une population N peut être obtenu à partir des individus comptabilisés au sein de n unités élémentaires d'échantillonnage ; il est ensuite aisé de calculer un indice de dispersion en calculant le rapport de la variance sur la moyenne.

$$I_D = \frac{\hat{s}^2}{\bar{x}}$$

Si les individus sont répartis au hasard, la distribution suit une loi de Poisson ($\hat{s}^2 = \bar{x}$). S'il s'agit d'un phénomène de sur-dispersion, la distribution suit une loi de type contagieux ($\hat{s}^2 > \bar{x}$), tandis que pour un phénomène de sous-dispersion, la distribution suit une loi de type régulier ($\hat{s}^2 < \bar{x}$). On acceptera l'hypothèse d'une distribution aléatoire des plantes en testant la valeur ε :

$$\varepsilon = \sqrt{2(n-1)I_D} - \sqrt{2(n-1)-1}$$

Faire varier la taille des placettes, et calculer l'indice de dispersion correspondant, permet de déceler la manière dont se distribuent les individus. Dans la nature, les plantes sont fréquemment réparties selon un type contagieux mais l'interprétation n'est pas toujours évidente. Si la contagion vraie se définit comme l'agrégativité d'objets dans une unité d'échantillonnage, il existe de nombreux cas de contagion fausse où la valeur de l'indice de dispersion dépend de phénomènes biologiques très différents les uns des autres. Selon l'échelle d'étude, cette valeur peut être due à un phénomène agrégatif, d'hétérogénéité ou de juxtaposition de plusieurs phénomènes. Il est donc délicat d'avancer uniquement qu'une espèce a une distribution contagieuse, le phénomène étant en général plus complexe (FELLER, 1943). Ainsi, un phénomène Poissonnien peut être expliqué comme la résultante nulle d'une tendance à la contagion et d'une tendance à la régularité. Il existe des images de référence des différentes structures spatiales pouvant exister en conditions naturelles (Figure 5 ; CHESSEL, 1978).

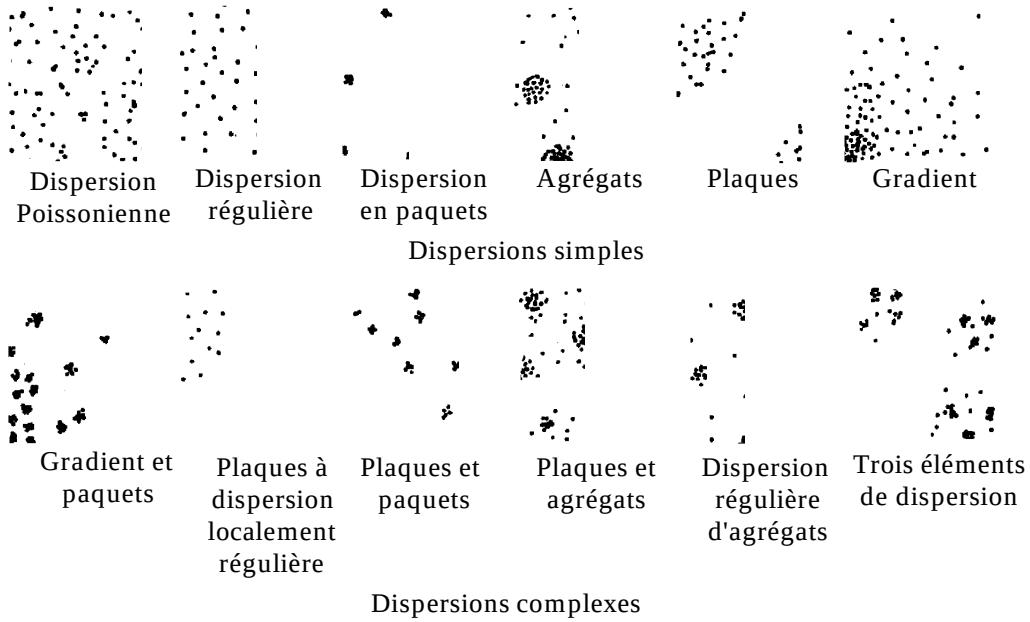


Figure 5 : Divers types de répartition spatiale (d'après CHESSEL, 1978).

• *L'INDICE DE CONTAGION VRAIE*

La contagion vraie, qui teste les structures spatiales à l'échelle locale, est définie comme l'agrégativité réelle des objets dans une case d'échantillonnage. La contagion fausse, quant à elle, regroupe tous les autres phénomènes conduisant à une variance supérieure à la moyenne, par exemple une variation de densité dans l'espace considéré (LEGAY & DEBOUZIE, 1985).

La structure spatiale de *Sanguisorba officinalis* est donc également étudiée grâce au calcul des Indices de contagion vraie qui permet de mesurer la variabilité entre deux placettes voisines de même taille par rapport à la variabilité attendue sous l'hypothèse de répartition aléatoire et donc de détecter différentes échelles d'hétérogénéités dans une grille (CHESSEL, 1978). Les transects sont découpés en placettes de tailles égales afin de mesurer la variabilité entre le contenu de deux placettes contiguës en utilisant comme référence la variabilité attendue dans le modèle étudié. On note D et G les effectifs des individus rencontrés dans les deux placettes. Soit P=D+G et on suppose que les P individus sont répartis au hasard dans l'une ou l'autre des deux unités. On note H= | D-G | . Les moments de H sont :

$$V(H;P) = P - (E(H;P))^2$$
$$E(H;2) = 1$$
$$E(H;2k) = E(H;2k-1)$$
$$E(H;2k+1) = E(H;2k) + \frac{2k!}{(k!)^2 2^{2k}}$$

On appelle indice de contagion vraie (I_{CV}) l'indice relatif à la variable H.

$$I_{cv} = \frac{1}{\sqrt{E^*}} \sum_{\text{couples}} \frac{H - E(H)}{\sqrt{V(H)}}$$

Certaines figures ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE (Analyses multivariées et expression graphique des Données Environnementales ; THIOULOUSE *et al.*, 1997).

• *ANALYSE DES STRUCTURES SPATIALES PAR LA STATISTIQUE DE RIPLEY*

Une autre façon de décrire la répartition spatiale des sanguisorbes dans les transects consiste à utiliser la statistique de RIPLEY (1976, 77). Contrairement aux indices précédemment énoncés, la statistique de RIPLEY ne compare pas le nombre d'individus contenus dans des placettes mais utilise une information supplémentaire : la distance entre les individus. En effet, cette statistique s'intéresse à l'espérance du nombre de voisins, *N(r)*, compris dans un cercle de rayon *r* et dont le centre est un individu. L'analyse consiste donc, à partir des distances inter-individuelles, à dénombrer des voisins *j* présents à une distance $\leq r$ d'un individu *i*. On compare ensuite cette information à l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire des points dans l'espace. Si le nombre de voisins est supérieur à celui attendu lors

d'une distribution aléatoire, la distribution est dite agrégative. Dans le cas contraire, où le nombre de voisins est inférieur à celui attendu lors d'une distribution aléatoire, la distribution devient régulière.

La méthode de RIPLEY utilise la fonction *L(r)* estimée par la formule

$$\hat{L}(r) = \frac{1}{N}\sqrt{A\sum_{i=1}^{N}\sum_{j=1}^{N} k_{ij}/\pi}$$

où r : distance en mètres
A : surface du transect en mètres carrés
N : nombre total d'individu
k_{ij} =1 si la distance entre i et j est ≤ r, sinon 0.

RIPLEY a défini une fonction *[L(r) - r]* où *L(r)* prend la valeur de *r* pour une distribution aléatoire. Il est alors possible de représenter graphiquement *[L(r) - r]* en fonction de *r*, les valeurs positives indiquant une agrégation et les valeurs négatives une régularité. La valeur 0 signifie une distribution aléatoire stricte (figure 6).

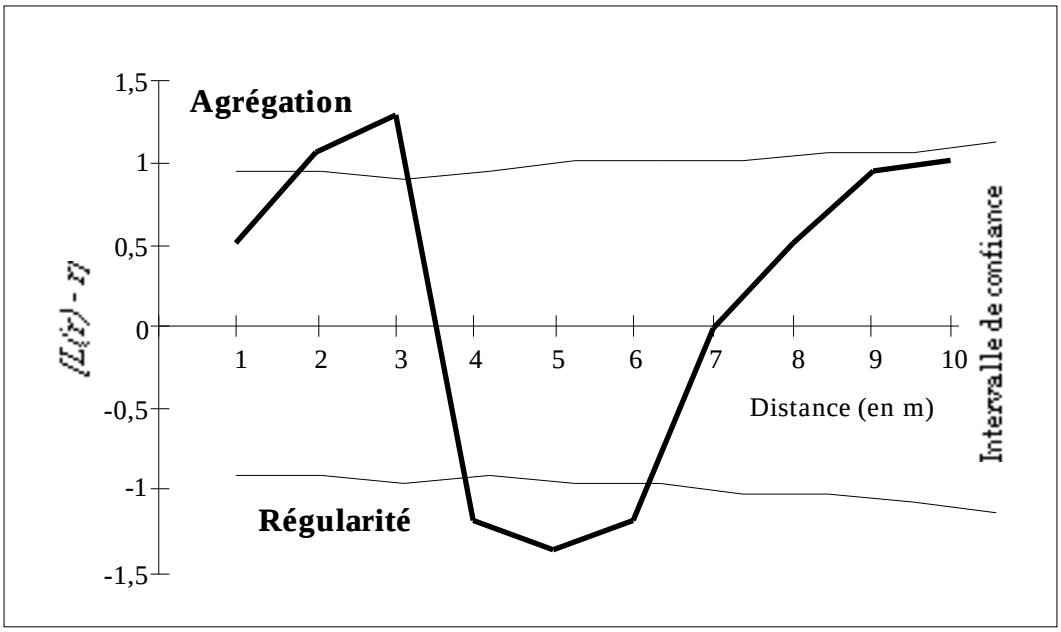


Figure 6 : Représentation graphique de *[L(r) - r]* en fonction de *r*

L'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle H_0 : "la distribution des points suit une loi de Poisson" est fourni par la procédure de Monte Carlo. Cela consiste à simuler un nombre important de réalisations de l'hypothèse nulle pour déterminer les bornes de l'intervalle. Il est recommandé de procéder à un minimum de 100 simulations. Pour notre étude, les bornes de l'intervalle de confiance à 90% de la répartition aléatoire ont été estimées à partir de simulations de Monte Carlo sur 1 000 séries aléatoires. Pour une statistique donnée, si la valeur observée sort de l'intervalle de confiance alors l'hypothèse nulle est rejetée et la répartition est significativement

agrégative si la courbe se trouve au dessus de la limite supérieure de l'intervalle de confiance et significativement régulière si elle se situe en dessous de la limite inférieure. L'analyse de la structure spatiale peut donc être réalisée à différentes échelles successives en augmentant le rayon d'investigation *r*. La valeur maximal de *r* correspond à la moitié de la longueur du transect. Une correction des effets de bord est introduite lorsque les individus se trouvent à une distance < *r* de la bordure du transect. Elle suppose une distribution identique des individus situés à l'extérieur et à l'intérieur du transect (GETIS & FRANKLIN, 1987). Une condition importante des méthodes d'analyse de voisinage consiste à analyser des zones d'étude homogènes. Il faut donc que les hypothèses de stationnarité et d'isotropie soient respectées. Pour cela, il faut que les transects soient entièrement placés sur des substrats pouvant recevoir les plantes et qu'il n'y ait pas de variation significative de la densité dans une direction particulière.

II.3 - LES MÉTHODES DE COMPTAGE DES *MACULINEA*

L'étude démographique des insectes est limitée par les difficultés de l'échantillonnage qui ne convient généralement ni aux premiers stades (individus de petite taille et souvent très groupés) ni aux imagos qui, volant bien, fuient facilement. Lorsque les larves et les adultes occupent des biocénoses différentes, comme c'est le cas pour les holométaboles, l'échantillonnage est rendu encore plus difficile. De plus, chez les adultes, les critères d'âge sont quasiment inexistants.

II.3.1 - LES MÉTHODES CLASSIQUES OU NON-AJUSTÉES

Les techniques d'estimation de densité ou d'abondance des papillons, contrairement à celles mises en place pour certains vertébrés, ne sont pas très bien développées. Il est difficile d'avoir une idée, même approximative, du nombre réel de papillons présents dans un site, la plupart des suivis étant faits à partir d'indices de densité et non d'estimation. La plupart du temps, les entomologistes s'en tiennent donc à des indications qualitatives, de type "commun" ou "rare" (DESCIMON & NAPOLITANO, 1991). L'estimation des effectifs des lépidoptères peut se faire par la méthode des Captures-Marquages-Recaptures dont le principe est assez simple mais l'exploitation des données est souvent complexe. En effet, pour les populations ouvertes, on ne peut pas maîtriser l'émigration, l'immigration, la mortalité, la natalité. De plus, le rendement des marquages est biaisé par la sortie des individus marqués et la dilution de ces individus par les arrivants. Bien qu'il existe des modèles pour prendre en compte ces problèmes, cette méthode est plus fiable pour les localités définies mais les espèces ne doivent pas être trop fragiles pour pouvoir supporter les captures. Les méthodes sans marquage sont donc souvent appliquées aux espèces fragiles et aux populations vulnérables ou menacées.

Le comptage à vue est une méthode sans manipulation qui présente le gros avantage d'éviter de perturber et de blesser les papillons. Des dégâts considérables sont provoqués par la capture et la manipulation qui entraînent souvent une perte de pattes et d'écailles et donc une diminution

de la mobilité de l'animal (MURPHY, 1988). De plus, la capture au filet peut provoquer un déplacement du papillon qui n'aurait pas eu lieu sans ce stress. Selon de nombreux auteurs, la meilleure méthode pour le comptage à vue est celle du transect linéaire non ajusté (DESCIMON & NAPOLITANO, 1991 ; POLLARD & YATES, 1993) qui consiste à se fixer un parcours précis, dans une section de végétation homogène, choisi de préférence pour son caractère significatif (densité appropriée) et à simplement compter les papillons sur une bande d'une largeur définie (la meilleure semble être celle de la perception sûre, variable avec la taille des espèces). Généralement, le comptage des papillons se fait sur 5 mètres de part et d'autre d'un transect qui a une longueur inférieure à 3 kilomètres pour éviter tout phénomène de lassitude. Cette technique ne conduit pas à une densité mais à un effectif d'animaux vus par unité de temps ou de distance parcourue. Il n'y a pas de contraintes de mesures puisque seul le contact visuel est pris en compte. On obtient un indice d'abondance de la forme

$$I = \frac{\sum \text{des contacts}}{\sum \text{des distances ou } \sum \text{des temps}}$$

Si l'on répète cette opération plusieurs fois dans la saison, l'utilisation d'un topo-fil peut aider dans le visualisation de la trajectoire. Si le protocole est identique chaque année, il est possible de procéder à des comparaisons inter-annuelles et donc de déceler les changements temporels dans l'abondance des papillons (POLLARD & YATES, 1993). Cette méthode a été un peu modifiée par THOMAS (1983a) afin de permettre une estimation rapide de la taille des populations dans un site. Dans ce cas, si le terrain est hétérogène ou si les papillons restent confinés dans certains endroits, il sera subdivisé en plusieurs zones. Un tracé en zigzag, choisi aléatoirement sur une carte, est placé à travers chaque sous-unité. Un indice de l'effectif de la population est calculé à partir du nombre de papillons, la longueur du transect et la taille du site. Il est recommandé de faire le parcours dans une fourchette de temps précise. Concernant la définition de l'heure des observations, il semble plus raisonnable de choisir une heure ensoleillée à l'intérieur de la période où l'espèce est susceptible de voler, plutôt que de s'en tenir à une heure fixe où le soleil peut être voilé et où l'on ne voit rien. Bien que simple, cette méthode peut donner des résultats remarquables. Elle ne donne pas une réponse exacte sur le nombre d'individus de la population mais une base comparative d'un jour à l'autre ou d'une année à l'autre si le même protocole est conservé à chaque comptage. C'est une méthode peu coûteuse et renouvelable fréquemment. Sur les transects, seuls les nombres absolus d'insectes actifs apparaissent et un comptage répétitif (par exemple toutes les 1/2 heures) déterminera quel moment de la journée et à quel moment de la saison il y a le plus de papillons (FRAZER, 1973).

Les espèces inscrites sur les listes rouges sont des espèces rares, aux effectifs faibles, et sont donc plus difficiles à suivre que les espèces communes. Dans ce cas, plus on fait de transects pour une espèce et plus les indices calculés sont pertinents. Il est alors bon de parcourir 4 ou 5 fois les transects uniquement durant la période de vol de chaque espèce. Les

comptages restent néanmoins difficiles si bien que, pour certaines espèces telles que *Lycaena dispar* et *Maculinea alcon*, des études sont entreprises pour connaître la pertinence d'un comptage des œufs ou des larves qui sont souvent sont plus faciles à compter que les adultes (VAN SWAAY *et al.*, 1997).

II.3.2 - LA MÉTHODE DU *LINE TRANSECT*

Actuellement, les estimations de densité de populations animales telles que les mammifères terrestres et les oiseaux mais aussi les baleines et les dauphins sont de plus en plus souvent basées sur des méthodes de transects. L'utilisation de la méthode du *Strip transect* est de moins en moins fréquente. Il s'agit de faire un comptage exhaustif des individus dans une bande de largeur déterminée. Cette technique suppose donc que tous les individus se trouvant dans cette bande soient visibles et détectés. Toutefois, pour la plupart des espèces, le domaine d'étude est trop vaste pour pouvoir repérer tous les animaux et la méthode n'est applicable que pour des objets immobiles ou plutôt lents (EBERHARDT, 1978). Ainsi, la méthode du *Line transect*, qui ne nécessite pas que tous les animaux soient détectés et qui permet d'échantillonner sur une largeur de bande plus grande, est généralement préférée. Les distances entre la ligne et les animaux détectés sont enregistrées et une analyse statistique permet d'estimer la proportion d'animaux dans la bande. Cette méthode a donc été testée fréquemment sur des espèces dont les individus ont une taille suffisamment grande pour permettre une observation éloignée, ou sur des objets immobiles (comptage de nids par exemple). Dans ces deux cas, le dérangement provoqué par l'observateur est restreint. Inversement, la méthode n'a pas été souvent appliquée à des populations d'invertébrés observables à de faibles distances.

II.3.2.1 - LE CONCEPT DU *LINE TRANSECT*

Comme il est souvent impossible de détecter tous les animaux lors des dénombrements directs à l'intérieur d'une bande transect de largeur fixée, il était intéressant de tester la méthode du *Line transect* qui consiste à estimer la largeur de bande effectivement échantillonnée à partir des distances perpendiculaires c'est à dire des plus petites distances entre les animaux et la ligne du transect. KING (1930 dans BUCKLAND *et al.*, 1993) fut le premier à proposer l'estimation de la largeur de bande effectivement échantillonnée à partir des distances radiales c'est à dire la distance entre l'observateur et l'animal. Plus tard, GATES *et al.* (1968) proposent d'estimer cette bande efficace à partir des distances perpendiculaires. La méthode du *Line transect* est donc fondée sur la notion de distance pour l'estimation de la densité d'objets mobiles (animaux par exemple) ou immobiles (nids, arbres...). Elle consiste à parcourir une ligne de longueur connue L afin de détecter de part et d'autre de l'axe de marche d'éventuels animaux. Lorsqu'un individu est repéré, il faut noter :

- la distance de l'observateur à l'animal (r)
- la distance perpendiculaire de l'animal à la ligne de marche de l'observateur (x)
- l'angle entre la ligne de marche et la ligne imaginaire reliant l'observateur à l'animal (t).

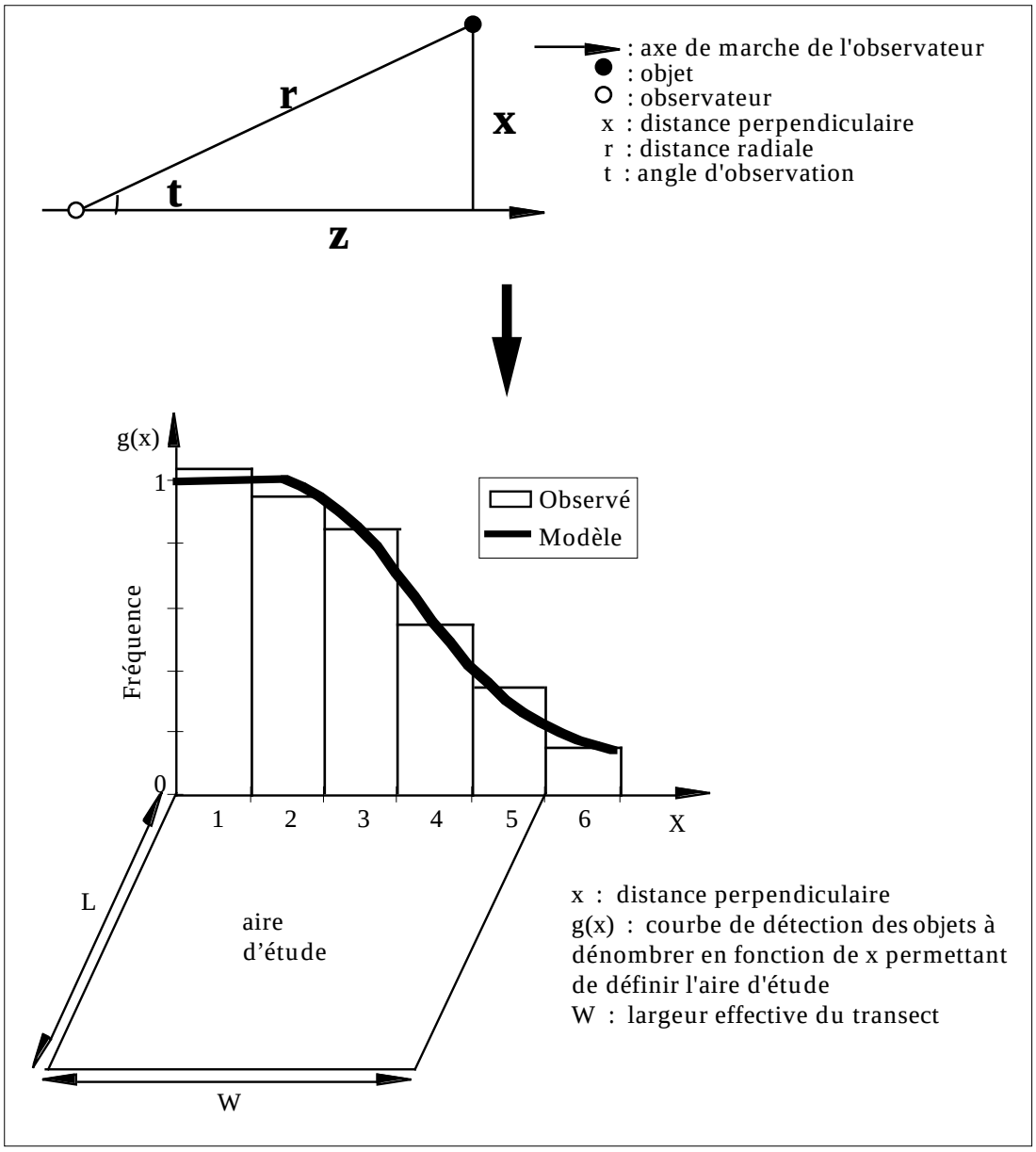


Figure 7 : Principe de l'échantillonnage par le *Line transect* (d'après GAILLARD *et al.*, 1993).

En ne relevant que (r) et (t), une relation trigonométrique simple $x = r \sin(t)$ permet de déduire la distance perpendiculaire (x) de l'animal à la ligne de marche de l'observateur mais en pratique, le relevé des 3 mesures permet la détection des erreurs éventuelles (BURNHAM *et al.*, 1980).

Tous les modèles de *Line transect* reposent sur ce principe. On peut distinguer deux grands groupes de modèles : ceux basés sur la distance radiale et ceux basés sur la distance perpendiculaire. Pour notre modèle biologique, la distance de détection étant faible, il est beaucoup plus simple de noter directement la distance perpendiculaire (x) dès qu'un individu est repéré. Comme il s'avère que les modèles basés sur les distances perpendiculaires sont plus performants (HAYES & BUCKLAND, 1983), nos estimations ont donc été déterminées à partir de ces mesures.

La méthode des transects décrite par BURNHAM *et al.* (1980) et BUCKLAND *et al.* (1993) n'est applicable que si plusieurs hypothèses sont rigoureusement respectées :

- tous les individus situés sur la ligne de marche doivent être détectés ;
- les distances entre la ligne et un objet doivent être mesurées exactement ;
- les individus doivent être détectés dans leur position initiale ;

de plus,

- les observations doivent être des événements indépendants ;
- aucun individu ne doit être compté plus d'une fois.

Dès lors, aucune limite de largeur de la bande d'observation n'est imposée à l'observateur. Généralement, la densité des animaux est exprimée en nombre d'individus ou de groupes par unité de surface (D=n / s). L'estimation de D se fait en modélisant la fonction de détection qui décrit la décroissance des probabilités de détection en fonction des distances perpendiculaires. La théorie du *Line transect* considère que seule une proportion (P_a) des animaux est détectée (BURNHAM & ANDERSON, 1976 ; BUCKLAND *et al.*, 1993).

$$\hat{D} = \frac{n}{2wL\hat{P}_a} \qquad (1)$$

n : nombre de papillons détectés
L : Longueur totale des transects (m)
w : largeur effective du transect

où $2wL$ correspond à la surface du transect et

$\frac{n}{\hat{P}_a}$ au nombre d'individus présents sur le transect de largeur L.

Pour connaître l'estimation de la densité, il faut donc d'abord déterminer la largeur effective à partir de la distribution des distances perpendiculaires, puis la densité est ensuite calculée en utilisant l'équation (1).

Plus la distance depuis la ligne augmente plus la proportion de papillons vus diminue. La fonction de détection (cf. annexe II) est utilisée pour estimer la proportion de papillons vus. Il est recommandé de tronquer les données de distance pour éliminer les données les plus éloignées souvent moins précises (BUCKLAND *et al.*, 1993). La troncature peut réduire la précision du modèle parce que le nombre d'observations est réduit mais généralement cet effet est léger. Les données tronquées sont plus faciles à modéliser et les données les plus éloignées sont généralement les moins informatives.

Une des hypothèses de départ stipule que les mesures de distances perpendiculaires doivent être exactes afin de ne pas introduire un biais dans l'estimation de la densité. Toutefois, même si cette estimation est plus précise avec des données non groupées, il est parfois nécessaire de procéder à des regroupements. Lors de nos comptages, les mesures de distances perpendiculaires sont généralement estimées simultanément par deux

observateurs différents. Il est alors possible qu'elles n'aient pas la même précision même si la bande échantillonnée est relativement restreinte. Dans ce cas, il est intéressant d'effectuer l'analyse, non plus sur les distances exactes, mais à partir de données regroupées en classes. Pour le dénombrement de papillons, il est préférable d'utiliser des intervalles de distances plutôt que des distances exactes sous l'hypothèse que le papillon est compté dans un intervalle correct (BUCKLAND *et al.*, 1993). Des intervalles de 1 m semblent suffisamment précis pour estimer les fonctions de détection des papillons (BROWN & BOYCE, 1998). Le regroupement des données en classes lors de l'analyse permet de lisser les mesures (BURNHAM *et al.*, 1980 ; BUCKLAND *et al.*, 1993) mais joue sur la forme de la courbe de détection et peut affecter l'estimation de la densité (HAYES & BUCKLAND, 1983). Cependant, la perte de précision et le biais alors engendrés ne touchent souvent que certains estimateurs. L'effet du regroupement sur le biais et le coefficient de variation de la fonction de densité de la probabilité de détection semblent être minimes pour le modèle *semi-normal* et les séries de Fourier lorsque le nombre de classes est supérieur à 2 (SOUTHWELL & WEAVER, 1993). Le choix du nombre de classes est donc primordial et au moins trois classes de distances doivent être utilisées (SOUTHWELL & WEAVER, 1993) sachant que plus on augmente le nombre de classes, plus on se rapproche de la réalité. On gardera donc le plus de classes possibles afin de réduire le biais et améliorer la précision. Dans certains cas, nous serons parfois obligés de choisir un nombre de classes réduit car un nombre d'intervalles de distances trop important pour un faible nombre d'observations peut rendre l'ajustement difficile (GATES, 1979 ; BUCKLAND *et al.*, 1993).

La troncature, qui améliore la robustesse de l'estimateur, peut être effectuée directement sur le terrain lors de la collecte des données mais également au moment de l'analyse si cela semble nécessaire. Elle peut réduire le biais mais également la précision puisque le nombre d'observations est moindre (BUCKLAND *et al.*, 1993). Le choix de la distance de troncature est donc issu d'un compromis entre la réduction du biais et le maintien d'une précision convenable.

II.3.2.2 - LES MODÈLES THÉORIQUES

Il existe plusieurs approches pour estimer la densité des animaux. On dispose de méthodes paramétriques (*Semi-normal, hazard rate, exponentiel négatif* etc.) et de méthodes non-paramétriques (Séries de Fourier par exemple). Elles sont basées sur les formes de décroissance des probabilités de détection en fonction des distances perpendiculaires qui permettent de sélectionner la bande effectivement échantillonnée.

Les méthodes non-paramétriques sont les plus performantes (BUCKLAND, 1982, 85) grâce à leur grande robustesse (BURNHAM *et al.*, 1979). A partir de simulations, les modèles les plus performants sont les séries de Fourier (BURNHAM *et al.*, 1981) et le modèle paramétrique polynomial (BURNHAM *et al.*, 1980). Plusieurs modèles théoriques sont recommandés dans l'analyse des données. BUCKLAND *et al.* (1993) préconisent le modèle *uniforme*, le modèle *semi-normal* et le modèle *hazard rate*.

Chaque modèle est composé d'une fonction clé et une fonction d'ajustement. Parmi les différentes combinaisons possibles, seuls 5 modèles

sont retenus : les modèles *uniforme / cosinus* (Séries de Fourier), *uniforme / polynôme simple*, *semi-normal / polynôme de Hermite*, *semi-normal / cosinus* et *Hazard rate / cosinus* (cf. annexe II).

Lorsque la distribution du nombre d'observations en fonction de la distance présente une décroissance régulière donc un épaulement visible, aucun terme d'ajustement n'est nécessaire. Le choix des modèles n'a alors pas beaucoup de conséquences sur l'estimation finale. Quand ce n'est pas le cas, il est important de bien choisir la fonction clé et le type d'ajustement.

II.3.2.3 - LA SÉLECTION DES MODÈLES

Il existe plusieurs critères de sélection des modèles. Un modèle, pour être retenu, doit être robuste, présenter une courbe de détection correcte et avoir un estimateur efficace (BUCKLAND *et al.*, 1993). Un modèle est dit robuste lorsqu'il peut suivre la distribution des données avec une certaine flexibilité c'est à dire lorsqu'il peut s'ajuster aux différentes formes de données. La forme de la courbe est également importante car elle va déterminer l'existence et l'emplacement de l'épaulement. Enfin, le modèle est efficace quand il produit des estimations relativement justes avec de faibles variances (BURNHAM & ANDERSON, 1992).

Le meilleur estimateur de la densité des individus est sélectionné à partir du Critère d'Information d'Akaike (AIC) qui est basé sur la fonction de vraisemblance entre la distribution observée g(.) et la vraie distribution f(.). Ce critère est défini par

$$AIC=-2Log(L)+2q$$

où L désigne le maximum de la fonction de vraisemblance
et q le nombre de paramètres du modèle.

Il est donc composé d'une première partie qui pénalise les modèles mal ajustés aux données, et d'une deuxième partie qui pénalise les modèles sur-paramétrés. Le modèle présentant le plus faible AIC est retenu (BURNHAM & ANDERSON, 1998).

L'estimateur idéal ne doit pas être affecté par le regroupement en classes. Outre le critère du plus faible AIC, d'autres critères permettent la sélection du meilleur modèle. On regardera alors la valeur du Chi-p qui correspond au test du Chi2 qui compare les fréquences des observations dans les classes de distances perpendiculaires n_i et l'estimation des espérances des observations $\hat{E}(n_i)$ dans ces mêmes classes

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{u} \frac{\left[n_i - \hat{E}(n_i)\right]^2}{\hat{E}(n_i)}$$

avec u-m-1 degrés de liberté
où u représente le nombre de classes
et m le nombre de paramètres estimés.

Il arrive parfois que le test Chi-p ne soit pas réalisable où que sa valeur soir erronée lorsque le nombre d'intervalles de distances est trop faible (BUCKLAND *et al.*, 1993). Une trop grande restriction des classes de distances perpendiculaires peut masquer les informations. C'est pour cela qu'entre deux découpages ayant des valeurs de Chi-p proches, on préférera celui dont les intervalles de distances sont plus nombreux.

La sélection du meilleur modèle consiste donc en deux étapes : la comparaison entre les modèles réalisée par l'AIC et l'ajustement d'un modèle aux données fournit par le test du Chi2. Lorsque les critères d'AIC d'une part, et de probabilité de Chi2 d'autre part sont proches, la sélection du meilleur estimateur de la densité se fait alors sur la plus forte probabilité de détection puis sur le plus faible coefficient de variation. Le meilleur modèle est celui qui a le meilleur ajustement près de la ligne de marche.

Tous les calculs ont été réalisés avec le logiciel DISTANCE (LAAKE *et al.*, 1993).

II.3.2.4 - LES ÉTUDES PILOTES

Avant l'étude approfondie d'une zone, il est possible d'estimer la longueur de la ligne à échantillonner. Elle dépend de la précision exigée par l'étude et de l'échantillonnage (n_0/L_0) d'une étude pilote (où n_0 correspond au nombre d'objets détectés sur une ou plusieurs lignes et L_0 est la longueur totale des transects). Ceci permet une approximation de l'estimation de la longueur de la ligne.

$$\hat{L} = \left(\frac{b}{\left(CV_t(\hat{D}) \right)^2} \div \left(\frac{L_0}{n_0} \right) \right) \quad \text{où} \quad b = \left[\frac{var(n)}{n} + \frac{n.var\left\{ \hat{f}(0) \right\}}{\left\{ f(0) \right\}^2} \right]$$

Tandis qu'une étude pilote peut être adéquate pour estimer (L_0/n_0), l'estimation de b pose des difficultés. La valeur de b apparaît plutôt stable et EBERHARDT (1978) avance qu'elle est située entre 2 et 4. BURNHAM *et al.* (1980) prévoient une valeur située entre 1,5 et 3. Ils recommandent d'utiliser 3 bien que 2,5 soit acceptable. Prendre une valeur plus faible risque de sous estimer la longueur de la ligne nécessaire pour atteindre la précision exigée.

Grâce à la relation $\frac{L_0}{n_0} = \frac{L}{n}$, on peut estimer le nombre de détections espérées pour un certain coefficient de variation puisque

$$n = \left(\frac{b}{(CV_t(D))^2} \right)$$

Pour obtenir une précision de 10%, on doit détecter n=300 individus et la longueur estimée du transect devra être

$$\hat{L} = 300 * \frac{L_0}{n_0}$$

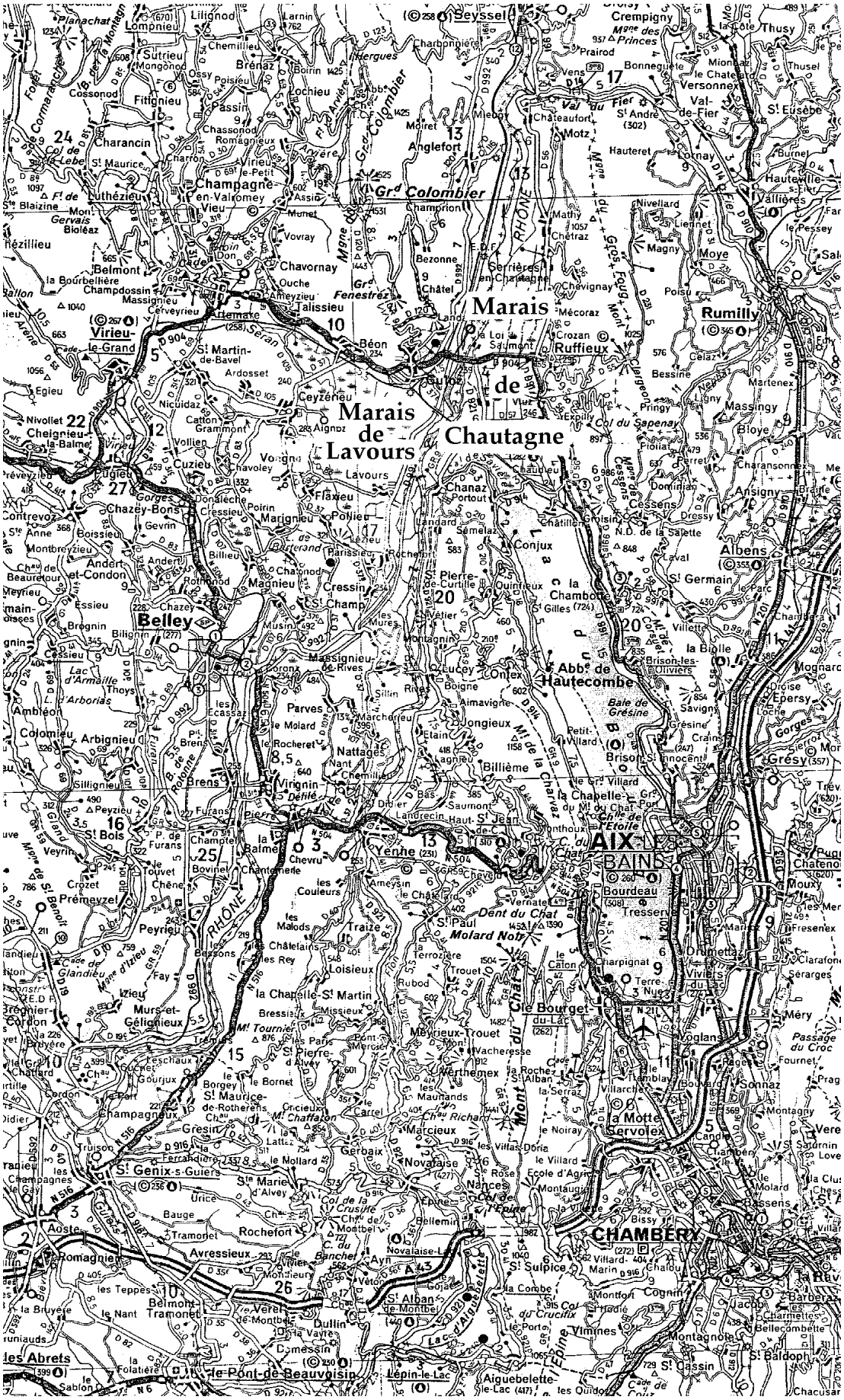
Parfois, la zone à prospecter est de faible surface (soit à cause de sa configuration, soit parce que les individus restent confinés sur une petite surface). Dans ce cas, on peut connaître la longueur maximale des transects qui peuvent être installés. On peut alors estimer le coefficient de variation minimum d'une station grâce à la relation

$$CV(\hat{D}) = \left(\frac{b}{L(n_0 / L_0)} \right)^{1/2} .$$

Si le CV est trop grand, on pourra s'interroger sur la nécessité à réaliser le comptage.

Deuxième Partie

Un cas d'étude : Les zones humides de la vallée du Haut-Rhône



Carte 1 : Localisation des Marais de Lavours et de Chautagne.

CHAPITRE III
LES SITES D'ÉTUDE ET LES PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX

Au cours des dernières décennies, les zones humides[1] ont fait l'objet de nombreux travaux destinés à leur assèchement et leur disparition. Elles deviennent donc rares et menacées alors qu'elles présentent naturellement une diversité importante de biotopes allant du milieu aquatique au milieu terrestre créant ainsi une mosaïque de milieux possédant entre eux d'étroites relations hydrauliques et biocénotiques. Chaque biotope, soumis à des conditions particulières, possède son cortège floristique et faunistique d'où une grande diversité d'espèces originales.

III.1 - LES MARAIS DE LA VALLÉE DU HAUT-RHÔNE

• *LA LOCALISATION DES MARAIS*

Les marais de Lavours (département de l'Ain) et de Chautagne (département de la Savoie), situé à 230 mètres d'altitude, font partie de l'une des dernières grandes zones humides de la vallée du Haut-Rhône français entre Genève et Lyon (Carte 1). Ils se trouvent dans le Jura Méridional à quelques kilomètres d'Aix les Bains et recouvrent une vaste zone humide appartenant au complexe alluvial du Haut-Rhône. Ils occupent une

[1] On peut définir par zone humide "*toute zone de marais, marécages, tourbières ou eaux libres, qu'elles soient naturelles ou artificielles, permanents ou temporaires, que l'eau soit stagnante ou courante, douce, saumâtre, ou salée.*" (Convention Internationale de RAMSAR, 1971).

dépression triangulaire délimitée par des chaînons montagneux jurassiens et surcreusée par les glaciations quaternaires.

Lorsque le glacier alpin a fondu, il y a près de 6 000 ans, un lac s'étendait à l'emplacement des actuels marais de Chautagne et Lavours. Venu du Nord, le Rhône a construit un cône de déjection étiré dans l'axe de la vallée. Le fleuve a progressivement séparé latéralement deux dépressions : la Chautagne et le Marais de Lavours qui sont nos deux sites d'étude. Leurs marges proches du fleuve reçoivent alors des sédiments par débordement, leur partie centrale régulièrement inondée s'exhausse avec retard par accumulation de matière organique. Ainsi s'est formée la tourbière depuis plusieurs milliers d'années jusqu'à atteindre une épaisseur de près de 10 mètres.

• *L'EXPLOITATION PUIS L'ABANDON DES MARAIS*

Il y a des milliers d'années, les marais étaient sans doute délaissés par les hommes et constituaient un excellent refuge pour les grands mammifères sauvages tels que les aurochs, les bisons et les chevaux sauvages. Ces grands herbivores pâturaient les marais et entretenaient une végétation herbacée. Avec l'expansion de l'activité humaine, ces animaux disparurent progressivement.

Bien que l'élevage fut l'activité essentielle, les marais furent longtemps exploités pour leur tourbe et leur argile. La fauche de la "blache" donnait un foin, composé essentiellement de carex et de molinie, servant de nourriture au bétail, de litière et d'engrais pour les champs cultivés et les vignes. Les modes d'utilisation extensive des marais ont permis, pendant des années, le maintien des formations végétales herbacées et empêché l'évolution vers la forêt. L'homme a probablement ralenti les processus de tourbification en prélevant un maximum de matière végétale et a contribué à l'entretien de communautés végétales et animales uniques car spécifiques à ces zones.

La disparition progressive des activités traditionnelles de fauche et d'entretien du réseau de fossés provoqua une rupture des équilibres biologiques, faisant des marais une juxtaposition de parcelles à des stades d'évolution différents. La structure paysagère se trouve d'autant plus bouleversée qu'au cours de ces dernières années la mise en cultures d'une part, et les aménagements du Rhône d'autre part, ont grandement modifié l'hydrologie et la pédologie des marais. On assiste alors à la destruction directe du terrain et une banalisation de la flore dans les terrains riverains subissant les effets directs ou indirects du drainage. Beaucoup d'espèces deviennent rares, en voie de régression ou de disparition. De plus, la disparition des herbivores qui permettaient d'enrayer l'évolution spontanée de ces milieux conduit inexorablement et rapidement à la disparition des strates herbacées caractéristiques des zones humides.

• *LA PRÉSERVATION DES MARAIS*

Devant ce risque certain de disparition des zones humides du marais ou tout du moins de banalisation et d'uniformisation de la flore par l'élimination de taxons ayant un intérêt phytosociologique certain (PAUTOU & BRAVARD, 1982), il fut décidé de protéger une partie des marais. En 1984, suite à un projet élaboré dès 1972-73, fut créée la Réserve Naturelle du marais de Lavours. Ce sont 474 hectares de prairies humides et marais à des

stades différents d'évolution qui sont classés Réserve Naturelle d'État. Cette zone protégée est fragmentée en deux parties : une partie Nord (la plus vaste) et une partie Sud. Toutefois, le simple fait de mettre en place une mesure de protection, comme une réserve naturelle, ne résout pas le problème de la transformation du milieu et de son évolution spontanée qui entraîne rapidement la disparition des strates herbacées qui lui sont inféodées. En l'absence d'action anthropique, l'extension d'herbacées monopolistes (*Cladium mariscus, Phragmites australis, Solidago gigantea, Filipendula ulmaria, Phalaris arundinacea*) et d'espèces ligneuses (*Salix cinerea, Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior, Viburnum opulus et Frangula alnus*) aboutirait à une aulnaie banale commune dans la vallée du Rhône (PAUTOU, 1984, 85) qui couvrirait tout le marais (CLUZEAU, 1989). C'est pourquoi, outre les interventions de fauche mécanisée, il fut mis en place un pâturage extensif par des races d'herbivores rustiques[1] pour enrayer l'évolution de la végétation. Un suivi de l'impact de ces deux espèces d'herbivores a nécessité la création, à titre expérimental, de deux parcs de pâturage au sein de la réserve. Le reste de la réserve naturelle était soit laissé à son évolution naturelle, soit soumis à un débroussaillage ou à une fauche régulière (MAJCHRZAK & MOREAU, 1991).

Le marais de Chautagne n'est pas soumis au pâturage et est donc uniquement géré par une fauche mécanique.

Actuellement, la diversité des biotopes du marais de Lavours est entretenue par la durée des crues, la hauteur de la végétation et la nature des sols (sol tourbeux au centre, alluviaux à l'est et à l'ouest). De nombreuses espèces, tant végétales qu'animales, sont présentes et certaines trouvent même là leur dernier refuge pour la région. Du point de vue phytogéographique, la végétation est comparable à celle des grands marais d'Europe centrale. On retrouve la majorité des espèces ainsi que des espèces occidentales donnant à sa composition floristique des caractères originaux. Cette diversité végétale permet la présence d'une faune abondante. Pour certaines espèces, notamment les invertébrés (e.g. arachnides, lépidoptères), les exigences environnementales sont parfois extrêmement pointues et une légère modification de l'habitat peut être fatale à leur survie.

• *LA CLIMATOLOGIE*

Avec une moyenne annuelle de 11°C pour le marais de Lavours et de 10,8°C pour le marais de Chautagne, les températures de cette région sont douces. La pluviosité est sensiblement la même dans les deux sites avec une moyenne annuelle des précipitations proche de 1 200 mm par an. La neige a un faible rôle dans la particularité du climat local car l'enneigement moyen est rarement supérieur à 2 jours dans le marais de Lavours et le manteau neigeux a une épaisseur cumulée par an de 30 à 50 cm sur 8 à 10 jours dans le marais de Chautagne. Les hivers peu marqués et les étés chauds sont dus à la faible altitude de la région et à sa position abritée. Le Rhône joue certainement aussi un rôle. Cette douceur se traduit, par exemple en Chautagne, au niveau de la végétation par une avance d'une dizaine de jours sur le reste de la Savoie.

[1] Des bovins (Highland Cattle) ont été introduits en 1987 et des Chevaux Camargues en 1989.

III.2 - DESCRIPTION DES STATIONS D'ÉTUDE

Avant cette étude, seules quelques données de présence/absence des *Maculinea* et des plantes-hôtes étaient disponibles, mais ni la densité ni la structure spatiale des différentes populations n'avaient été étudiées. Concernant les fourmis-hôtes, on ignorait même les zones de présence des différentes espèces.

Il fallut donc échantillonner un maximum de zones, à des stades évolutifs différents et soumises à des perturbations spécifiques afin de bien cerner les habitats préférentiels des différents éléments du cycle.

III.2.1 - LES STATIONS DU MARAIS DE LAVOURS

La collaboration avec la réserve du marais de Lavours a débuté en 1994. Tous les relevés sont effectués sur la Réserve Nord (Carte 2). Suite à une première étude de terrain, plusieurs secteurs ont été sélectionnés suivant la présence de *Maculinea* les années antérieures et l'accessibilité aux zones d'étude avec le matériel de piégeage.

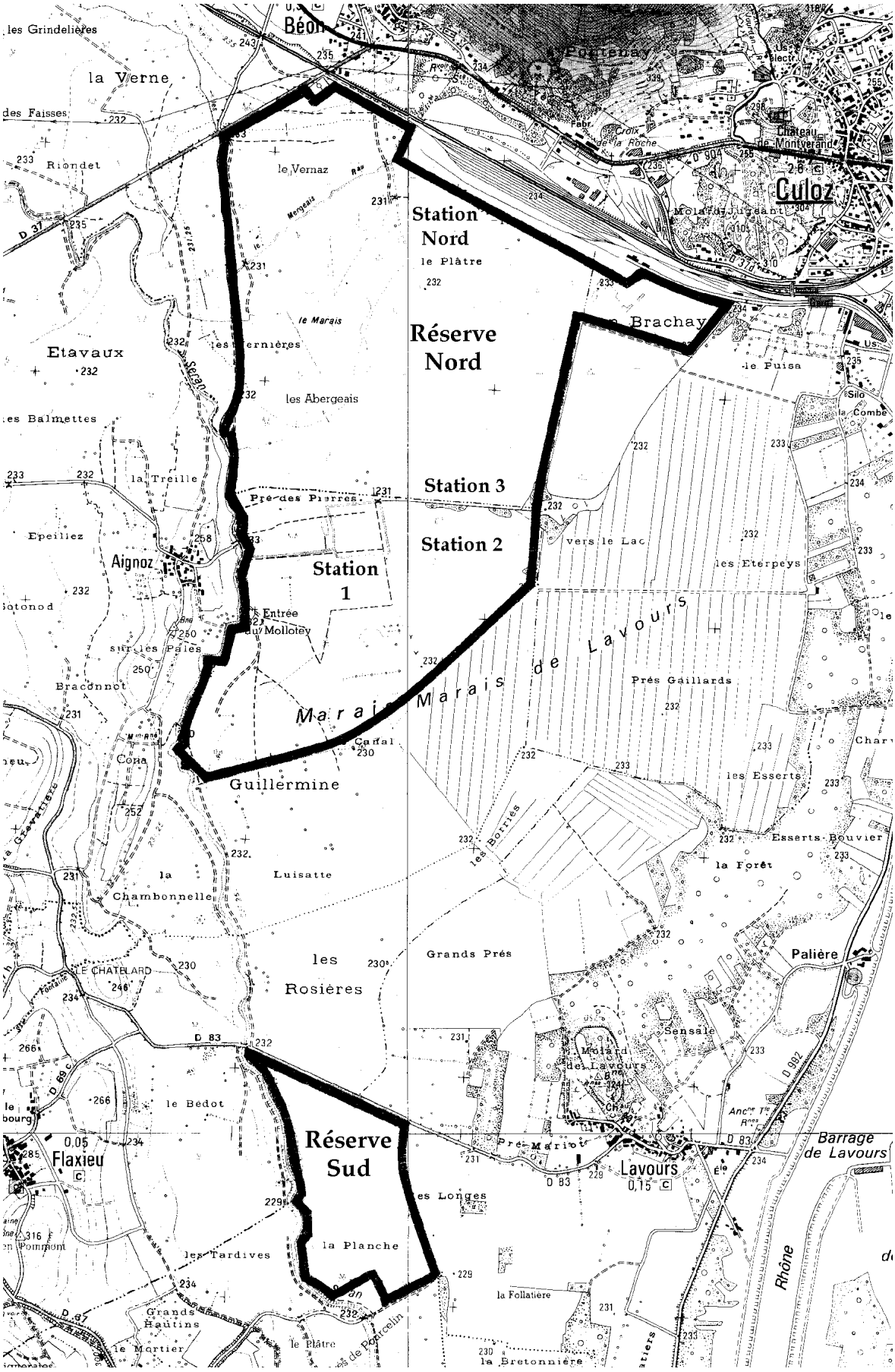
Finalement, la première année d'étude a été réalisée durant l'été 1994 sur deux stations différentes :

- l'une au centre de cette réserve Nord, dans la boucle formée par le sentier sur pilotis, que l'on appellera Station 1. Cette station est une prairie typique des paysages de marais. Elle régulièrement inondée et la végétation herbacée forme des touradons. Depuis plusieurs années, la végétation de cette zone était fauchée puis légèrement pâturée par quelques chevaux camarguais. Il était donc intéressant d'analyser si l'arrêt de ces perturbations ont un impact sur les populations de papillons. Depuis la fin de la première année d'étude, elle n'est donc plus soumise ni à la fauche, ni au pâturage. La station contient quelques ligneux et semble relativement bien isolée puisque entourée de végétation arbustive élevée. Les espèces dominantes sont *Molinia caerulea, Carex elata, Carex hostiana* et *Frangula alnus.* Les autres espèces présentes sont *Carex panicea, Epipactis palustre, Potentilla erecta, Lysimachia vulgaris, Sanguisorba officinalis* et *Cladium mariscus*.

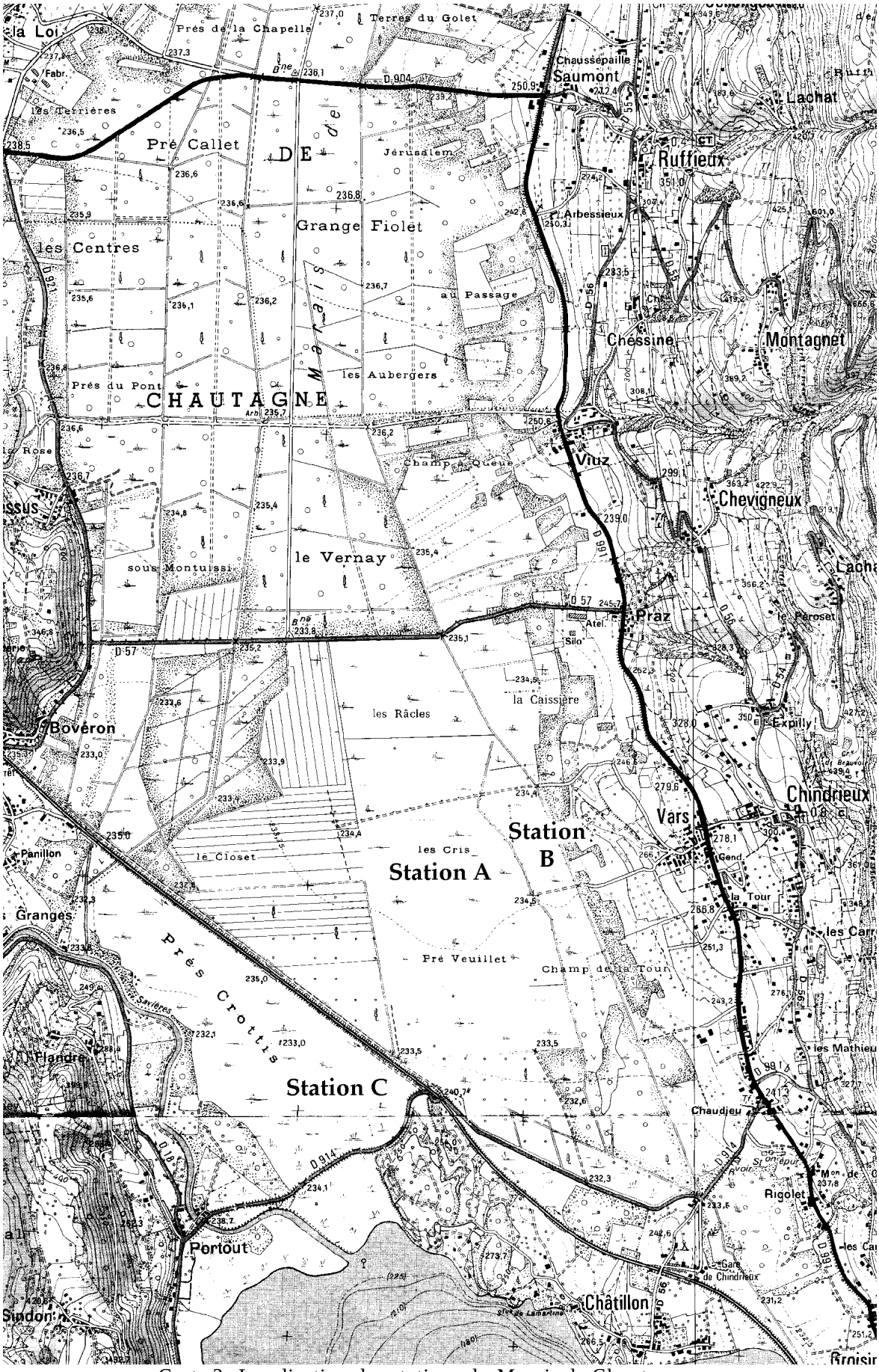
- l'autre station se situe au nord, en limite de réserve. La végétation de cette zone, que l'on appellera Station Nord, est régulièrement fauchée. Outre l'observation de *Maculinea* les années antérieures sur cette phragmitaie, c'est l'abondance de *Sanguisorba officinalis* qui nous a amené à conserver ce site afin de déterminer si les prairies les plus riches en plantes-hôtes sont également les plus riches en papillons.

Quelques autres secteurs avaient été repérés et semblaient présenter un intérêt certain mais ils étaient beaucoup plus difficile d'accès. Pour la première année d'étude, le protocole expérimental étant lourd et à adapter continuellement selon les conditions, il a semblé préférable de réduire le nombre de stations et de ne garder que celles qui étaient accessibles plutôt que de risquer d'en abandonner en cours de route.

On verra que la station Nord a été finalement abandonnée car inapte au développement de populations de fourmis donc de papillons. Afin d'analyser l'impact de l'évolution naturelle de la végétation ou, au contraire, l'impact d'une perturbation (i.e. fauche ou broyage) sur les populations de plantes-hôtes et de fourmis-hôtes, nous avons initié un



Carte 2 : Localisation des stations du Marais de Lavours.



Carte 3 : Localisation des stations du Marais de Chautagne.

suivi sur d'autres stations de la réserve. Il était donc nécessaire de prospecter des zones dont la végétation était plus ou moins dense. Nous avons retenu, à partir de l'été 1996, deux zones à faciès bien différents :

- les communaux de Cézeyrieu, que l'on appellera Station 2. C'est une zone restée sans perturbation pendant 3-4 ans puis qui a subi un premier broyage lourd en 1997 suivit d'un autre en 1998. Lors des deux premières années d'étude, nous avons analysé les densités des espèces *Maculinea* - *Sanguisorba* - *Myrmica* en milieu relativement fermé. Ensuite, la perturbation de certaines zones a permis d'analyser les conséquences d'un broyage. Les espèces dominantes sont *Molinia caerulea, Carex elata, Frangula alnus, Cladium mariscus, Alnus glutinosa* et *Carex hostiana.* Les autres espèces sont *Sanguisorba officinalis, Lythrum salicaria, Schoenus nigricans, Potentilla erecta, Mentha arvensis, Hydrocotyle vulgaris, Solidago serotina, Epipactis palustre, Poa trivialis, Selinum carvifolia, Filipendula ulmaria, Juncus subnodulosus, Lysimachia vulgaris, Serratula tinctoria* et *Lycopus europaeus*
- le pare-feu au sud des parcs de pâturage (Station 3) qui est une zone régulièrement fauchée. En effet, il importait d'examiner l'impact d'une perturbation plus légère, mais plus régulière, sur les populations de papillons et de ses hôtes. La station est composée d'une cladiaie comprenant *Cladium mariscus, Solidago serotina, Frangula alnus, Alnus glutinosa, Phragmites communis, Lythrum salicaria, Calystegia sepium* et de *Potentilla erecta, Juncus subnodulosus, Eriophorium angustifolium, Sanguisorba officinalis, Vicia cracca, Succisa pratensis, Carex hostiana et Molinia caerulea*. En 1996, une partie de cette zone a été mise en défens afin d'analyser les conséquences d'une variation de la hauteur des herbacées sur les hôtes.

III.2.2 - LES STATIONS DU MARAIS DE CHAUTAGNE

Au début de l'année 1996, les gestionnaires du Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie nous ont contacté pour démarrer un suivi similaire sur le marais de Chautagne. Là encore, trois sites ont été retenus : ce sont toutes des prairies de fauche. Nous avons toutefois pris le soin d'en sélectionner une qui borde une zone en voie d'embroussaillement depuis de nombreuses années afin de déceler les milieux de prédilection de chacune des espèces. Cette station, qui sera appelée par la suite Station A (Carte 3), est composée essentiellement de *Molinia caerulea* et *Schoenus nigricans* mais aussi de *Briza media, Carex elata, Carex hostiana, Carex panicea, Danthonia decumbens, Frangula alnus, Genista tinctoria, Holcus lanatus, Juncus subnodulosus, Linum catharticum, Lysimachia vulgaris, Poa trivialis, Potentilla erecta, Prunella vulgaris* et *Sanguisorba officinalis* dans la zone fauchée et *Calystegia sepium, Frangula alnus, Galium mollugo, Humulus lupulus, Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria, Molinia caerulea, Phragmites communis* et *Thalictrum flavum* dans la zone embroussaillée. Nous avons ensuite une station au faciès semblable (même espèces que précédemment dans la zone fauchée) que l'on appellera Station B. Enfin, nous avons retenu une troisième station (Station C) composée de plusieurs prairies de grandes surfaces. La végétation y est dominée par *Schoenus nigricans* et *Carex hostiana* mais les espèces *Molinia caerulea, Poa*

trivalis, Sanguisorba officinalis, Potentilla erecta, Frangula alnus et *Phragmites communis* sont également présentes.

III.3 - LES PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX

Devant le manque d'informations concernant la plante-hôte et la fourmi-hôte, il nous a semblé important, lors de l'initiation de l'étude, de concentrer nos efforts sur ces deux éléments du cycle. En effet, le maintien du papillon passe par une bonne connaissance de l'ensemble du système. Les marais de Lavours et de Chautagne abritent des populations de *Maculinea* mais les quelques observations réalisées ne permettaient pas de savoir si elles étaient stables ou si elles déclinaient. Jusqu'au démarrage de l'étude en 1994 aucun suivi concernant la sanguisorbe ou les fourmis n'avait été effectué. C'est pourquoi il a été mis au point une méthode d'échantillonnage de la plante-hôte et des fourmilières-hôtes afin d'avoir une estimation de la densité et de la répartition spatiale de chacune d'entre elles. La gestion du milieu dépendra de ces deux composantes suivant si leur nombre est trop élevé ou au contraire trop faible pour le maintien du papillon.

III.3.1 - LES MÉTHODES DE RELEVÉS

Dans le marais de Lavours, sur la station 1, nous avons placé en 1994 deux transects croisés de 25 mètres de long sur 2 mètres de large (transects notés A et B). A une vingtaine de mètres plus loin, nous avons placé un troisième transect simple, toujours de 25m sur 2m (transect noté C). L'emplacement de ces transects a été choisi en fonction de la présence ou non de sanguisorbes mais également en fonction du substrat : les transects croisés ont été placés sur une zone où la végétation est plus ou moins dense selon les endroits. On note une végétation plus ouverte, en 1994, à l'intersection des deux transects A et B. Il était intéressant de prospecter un milieu hétérogène. Le transect C, quant à lui, est placé sur une bande de végétation qui semble, a priori, homogène. Quelle que soit la station, les transects sont rigoureusement placés aux mêmes endroits d'une année sur l'autre. La station 1 est une zone ne subissant aucune perturbation depuis l'hiver 1994 d'où une tendance à l'envahissement par le cladium et les ligneux et une végétation herbacée de plus en plus dense.

Sur la station Nord, il a été placé deux transects simples (notés D et E) de 25 mètres sur 2 mètres. Le nombre de sanguisorbes sur cette station étant extrêmement élevé, nous avons installé les deux transects, non pas de manière aléatoire, mais sur des zones homogènes caractérisées par un nombre abondant de sanguisorbes afin de voir si le nombre de plantes-hôtes présente une relation avec le nombre de papillons et / ou de fourmis.

Sur chacune des stations 2 et 3, nous avons installé 2 transects de 26 mètres sur 2 mètres. Les transects de la station 2, distants d'une dizaine de mètres, étaient donc disposés en 1996 dans une zone embroussaillée depuis plusieurs années. Cette zone a subit une forte perturbation en 1997 puisqu'elle a été broyée. Les 2 transects de la station 3, séparés d'environ 70 mètres, échantillonnait durant l'été 1996 une végétation fauchée quelques

mois plus tôt. En automne 1996, la station fut fauchée de nouveau mais pas en totalité. En 1997, une partie de l'un des transects était donc placée dans une zone en défens. En 1998, cette même partie était donc disposée dans de la végétation non fauchée depuis deux années.

Concernant le marais de Chautagne, nous avons installé quatre transects dans la station Les Cris : deux transects parallèles, distants de 75 mètres (notés 1 et 2) dans la partie Ouest que l'on nommera Station A et deux transects croisés (notés 3 et 4) dans la partie Est que l'on appellera Station 2. Les transects 1 et 2 sont disposés de manière à échantillonner une prairie fauchée annuellement et une zone embroussaillée depuis de très nombreuses années. Les transects 3 et 4 sont situés à proximité de bosquets afin de déceler si certaines espèces de *Myrmica* s'y réfugient suite à une fauche annuelle.

III.3.2 - LES MÉTHODES D'ESTIMATION DES POPULATIONS DES 3 ÉLÉMENTS DU SYSTÈME

III.3.2.1 - LES PLANTES-HÔTES

Il s'agit, comme nous l'avons décrit dans le chapitre précédent, d'un comptage exhaustif des pieds de sanguisorbes dans chacun des transects. La taille des individus, le nombre et la maturité des inflorescences ont été relevés.

III.3.2.2 - LES FOURMIS-HÔTES

A l'intérieur des transects, nous avons placé des pièges appâts tous les deux mètres (12 ou 13 pièges par transects suivant leur longueur). Le piège se présente sous la forme d'une petite coupelle de 10 centimètres de diamètre que l'on pose à l'envers, un peu enfoncée dans le sol. Sous chacune des coupelles, on place comme appât un peu de sucre. D'après diverses études, les pics d'activité des fourmis se situent en fin de matinée et le soir (ELMES & WARDLAW, 1982a ; HOCHBERG, comm. pers.). Les pièges ont donc généralement été posés entre 10 heures et 11 heures le matin et les relevés ont été effectués 20 à 30 minutes après la pose de l'appât. Pour chacune des coupelles, le nombre approximatif des fourmis attirées par l'appât et bien sûr, la date, l'heure, le numéro de la station, du transect, de la coupelle ont été relevés. Les individus prélevés sont tués et conservés dans de l'alcool à 70°. Cette manipulation a été répétée plusieurs fois chaque année (six fois la première année), les piégeages étant espacés d'au moins trois jours afin que les fourmis ne subissent pas un phénomène d'accoutumance. De plus, le prélèvement de quelques individus par piège permet de déterminer l'espèce capturée.

Toujours à l'intérieur des transects, toutes les fourmilières ont été recherchées à vue. Un piquet planté à 10 centimètres au nord de chacun des nids de fourmis permet un repérage aisé. Là encore, un échantillon a été prélevé dans chacune des fourmilières afin de déterminer l'espèce.

Une autre série de piégeages a été effectuée en dehors des transects : les pièges sont posés à proximité des sanguisorbes afin d'estimer la probabilité pour la chenille du *Maculinea* d'être trouvée par la bonne espèce de fourmi. Plusieurs séries de pièges ont été placées au pied des plantes-hôtes à des

dates différentes. Le nombre approximatif de fourmis attirées et l'espèce capturée sont relevés.

Outre les stations contenant des transects, un certain nombre de zones ont été échantillonnées de manière semi-aléatoire en plaçant des séries de pièges dans différents faciès (prairies plus ou moins embroussaillées, lisières...) afin de déterminer l'habitat préférentiel de chacune des espèces de *Myrmica*.

III.3.2.3 - LES PAPILLONS

Les méthodes d'estimation ont été développées dans la partie précédente. Nous en avons testé plusieurs afin de proposer celle qui sera le plus adapté aux gestionnaires.

III.3.3 - L'ESTIMATION DE QUELQUES CONDITIONS CLIMATIQUES LOCALES ET PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Lors de la première saison de terrain, les températures minimales et maximales journalières ont été notées sur la station 1. Les valeurs de ces températures ne sont pas des valeurs sous abri et permettent juste d'avoir une idée sur le rayonnement direct du soleil sur la station. Il a également été noté quelques précisions concernant le vent et la couverture nuageuse.

Les températures et les précipitations mensuelles qui ont servi aux analyses proviennent de la station de Belley (Ain).

Dans le protocole expérimental initial, nous avions envisagé de procéder à la dissection de quelques nids de fourmis afin de repérer la présence ou non de chrysalides à l'intérieur. La dissection de fourmilières permet une estimation de la taille du nid, de la taille du couvain et du nombre de papillons hébergés puisque plus le nombre de papillons élevés dans le nid est important, plus la taille du couvain en fin de printemps est faible. Nous voulions donc déterminer si la présence des chrysalides est fonction de la taille des fourmilières. Devant le nombre important de fourmilières recensées sur la station 1 durant l'été 1994, la dissection de quelques unes d'entre elles ne semblait pas poser de problèmes majeurs quant à la survie des fourmis. Quelques fourmilières ont été disséquées avec précaution afin d'essayer de repérer des chrysalides. Le nombre de fourmilières repérées sur cette station est sans doute très supérieur au nombre de nids susceptibles de contenir une chenille de *Maculinea*. La découverte d'un nombre significatif de chenilles passe donc par un nombre élevé de fourmilières à excaver ce qui peut entraîner de fortes perturbations des hôtes.

CHAPITRE IV
RÉSULTATS

Les densités et structures spatiales des différents hôtes du *Maculinea* étant fortement dépendantes des communautés végétales, il convient de rappeler l'historique de gestion de chaque station et donc leur physionomie.

Dans le marais de Lavours, les actions de gestion sont bien connues :

- La végétation de la station 1 fut fauchée il y a une dizaine d'année puis légèrement pâturée par quelques chevaux camarguais. Depuis 1994, elle est laissée à l'abandon n'étant plus ni fauchée, ni pâturée. C'est donc une station qui, au fil des années, est progressivement envahie par les ligneux (notamment la bourdaine) mais également les herbacées (la molinie et les laîches) dont la matière morte n'est prélevée à aucun moment. Les tâches de mariscette semblent également s'étendre d'année en année. En 1998, un feu accidentel a totalement modifié le couvert végétal.

- La végétation de la station 2 a subit un broyage partiel en 1993. La suite de l'intervention ayant été effectué après l'été 1996. Il restait toutefois une zone embroussaillée, gardée à titre expérimental, où les interventions de gestion mécanique ont été effectuées progressivement. Cette station est entretenue depuis plusieurs années par un pâturage équin et les relevés ont donc été réalisés dans une mosaïque de milieux ouverts à végétation herbacée (e.g. molinie, laîches, mariscette) et de milieux plus fermés suite au développement des ligneux (e.g. aulne glutineux, bourdaine).

- La station 3, située en bordure des parcs de pâturage, est un pare-feu créé par deux broyages successifs en 1986 et 1987. Un autre broyage fut nécessaire

en 1991. Depuis, la strate herbacée est maintenue par une fauche régulière. Lors de la dernière fauche, en automne 1996, une partie de la parcelle a été mise en défens à titre expérimental. Un peu plus des deux tiers du transect F sont placés dans la zone de fauche alors que le reste est dans une cladiaie dense non fauchée. Afin d'avoir un échantillon significatif, des piégeages complémentaires ont été effectués dans ce milieu.

- La station Nord fut abandonnée dès la fin de la première année d'étude. Aucun papillon n'a été observé dans cette station particulièrement riche en sanguisorbes. La recherche des fourmilières puis le piégeage nous a rapidement permis de conclure que cette station est en fait totalement dépourvue de *Myrmica*.

Sur le marais de Chautagne, deux stations ont été équipées de transects :

- La station A est une prairie de fauche annuelle dominée par la molinie et le choin qui a la particularité d'être juxtaposée à une zone laissée à l'abandon depuis de nombreuses années donc relativement fermée sans avoir atteint le stade boisé.

- Les transects de la station B sont placés dans une prairie de fauche annuelle semblable à la précédente.

IV.1 - LA DENSITÉ DES PLANTES-HÔTES

IV.1.1 - MARAIS DE LAVOURS

Pour chacun des transects installés dans les trois stations de suivi du marais de Lavours, un comptage exhaustif ainsi que le relevé des coordonnées des différents pieds de *Sanguisorba officinalis* ont été effectués à la même période de l'année pendant 4 années (Figures 8, 9 et 10).

• *DENSITÉ DES SANGUISORBES DANS LES TRANSECTS*

Chaque année, nous avons déterminé le nombre de sanguisorbes par mètre carré trouvé dans chacun des sept transects (Tableau 2).

Tableau 2 : Nombre moyen de sanguisorbes par mètre carré et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) dans les transects du marais de Lavours.

		1994	1996	1997	1998
Station 1	Transect A	2,14±0,61	0,36±0,18	0,60±0,21	0,22±0,15
	Transect B	1,80±0,53	0,22±0,13	0,62±0,27	0,18±0,12
	Transect C	2,06±0,53	0,52±0,22	0,44±0,27	0,40±0,20
		2,00±0,32	0,37±0,11	0,55±0,13	0,27±0,09
Station 2	Transect D	-	0,54±0,28	4,08±1,05	2,12±0,73
	Transect E	-	0,54±0,27	2,58±0,82	1,27±0,38
			0,54±0,19	3,33±0,68	1,69±0,40
Station 3	Transect F	-	2,44±0,62	4,56±1,06	1,50±0,48
	partie fauchée uniquement		*3,14±0,77*	*6,50±0,99*	*2,17±0,57*
	Transect G	-	7,33±1,06	9,31±1,16	1,44±0,44
			4,88±0,78	6,93±0,91	1,47±0,32

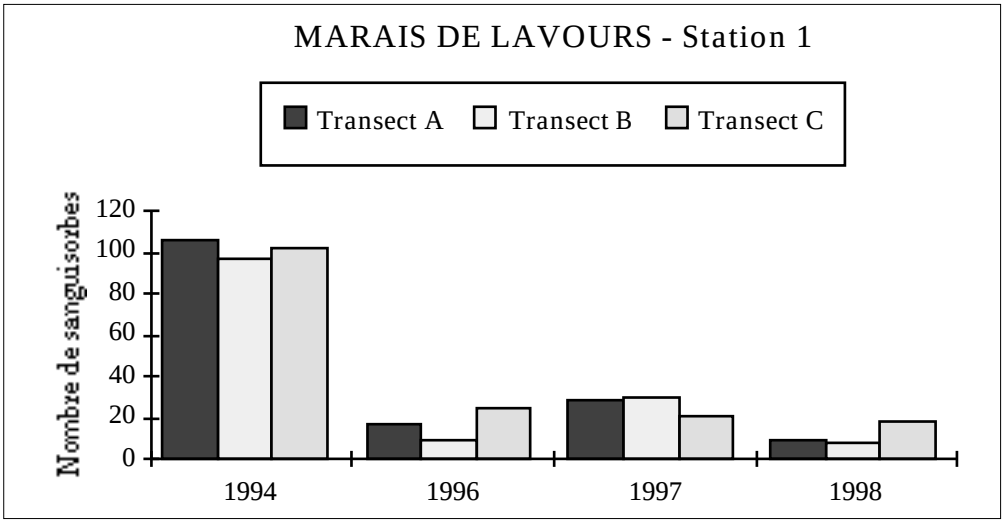


Figure 8 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 1.

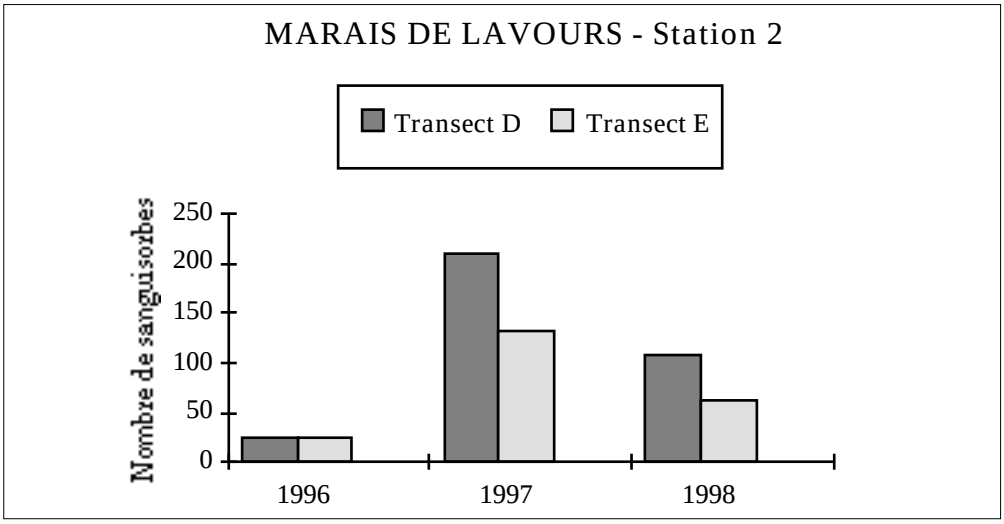


Figure 9 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 2.

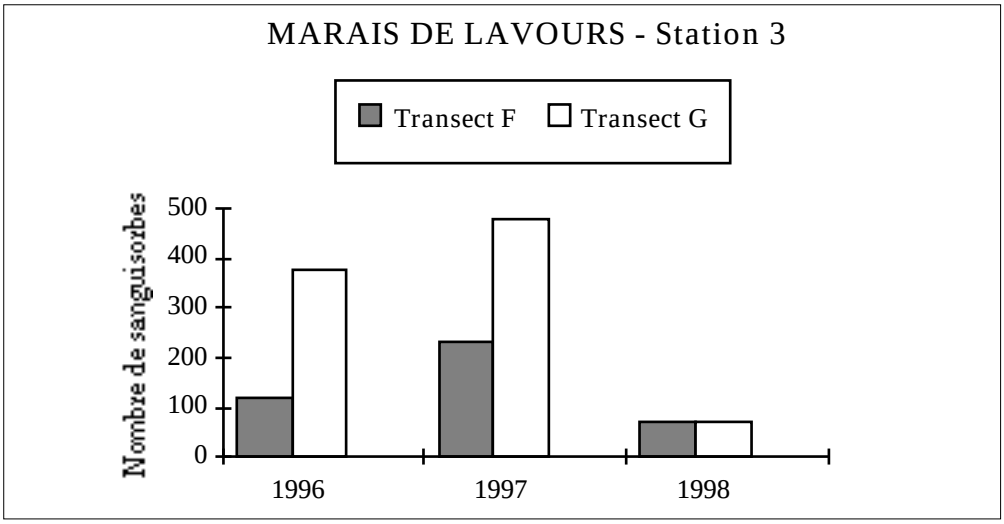


Figure 10 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station 3.

Il apparaît clairement que, dans la station 1, le nombre de sanguisorbes par mètre carré a nettement régressé depuis les relevés effectués en 1994 (Figure 8). Cette année-là, la densité en sanguisorbes était, en moyenne, de 2 plantes / m² (SE=0,16) pour chuter à une moyenne en 1998 de 0,27 plantes / m² (SE=0,05).

Dans les stations 2 et 3, la densité en sanguisorbes fluctue d'une année sur l'autre selon la gestion de la zone. On remarquera l'année 1997 particulièrement "riche" en sanguisorbes (Figure 11).

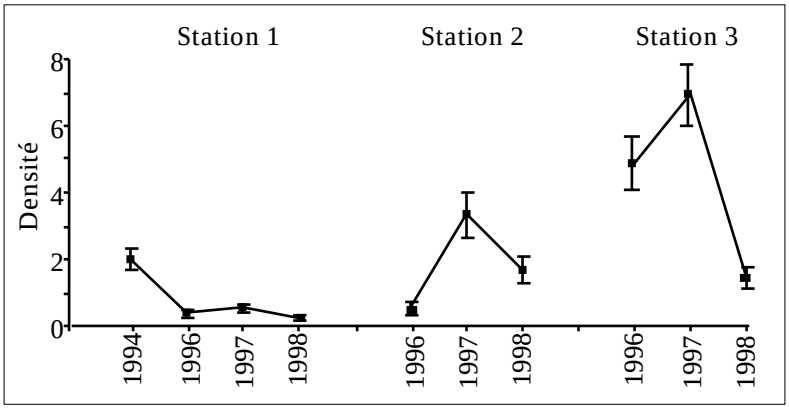


Figure 11 : Nombre moyen annuel de sanguisorbes et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) pour chaque station du marais de Lavours.

A titre indicatif, nous pouvons ajouter que les transects de la station Nord avaient, en 1994, respectivement 4,04 et 7,62 sanguisorbes / m².

IV.1.1.1 - COMPARAISONS INTRA-STATIONS

• *COMPARAISONS INTER-TRANSECTS*

Les trois transects de la station 1 présentent un nombre similaire de sanguisorbes chaque année sauf en 1996 où la différence est faiblement significative. Les deux transects de la station 2 ont un nombre similaire de plantes-hôtes uniquement en 1996 tandis que ceux de la station 3 ne présentent pas de différence significative en 1998 (Tableau 3).

Il n'est généralement pas recommandé de multiplier le nombre des tests mais notre objectif consiste uniquement à dégager des grandes tendances. Aussi, il faut rester prudent quant à la significativité ou non des valeurs proches du seuil de validité mais elles nous indiquent qu'il existe probablement une tendance.

Tableau 3 : Tests de similarité du nombre de sanguisorbes entre les transects d'une même station du marais de Lavours.

	1994	1996	1997	1998
Station 1	χ^2=1,58 ; ddl=2 ; p=0,45	χ^2=6,15 ; ddl=2 ; **p=0,046**	χ^2=1,76 ; ddl=2 ; p=0,42	χ^2=5,15 ; ddl=2 ; p=0,08
Station 2	-	χ^2=0 ; ddl=1 ; p=1	χ^2=17,58 ; ddl=1 ; **p<0,001**	χ^2=11 ; ddl=1 ; **p<0,001**
Station 3	-	χ^2=127 ; ddl=1 ; **p<0,001**	χ^2=84,61 ; ddl=1 ; **p<0,001**	χ^2=0,06 ; ddl=1 ; p=0,81

La station 1 comportant 3 transects, le calcul du χ^2 ne permet pas de connaître la cause du rejet pour 1996. Si l'on détaille les comparaisons des proportions transect par transect, on constate que ce sont les transects B et C qui ont un nombre de plantes significativement différent (Tableau 4).

Tableau 4 : Probabilités critiques des comparaisons inter-transects du nombre annuel de plantes dans la station 1 du marais de Lavours.

		1994	1996	1997	1998
Station 1	Transect A / Transect B	p=0,23	p=0,21	p=0,90	p=0,66
	Transect A / Transect C	p=0,78	p=0,22	p=0,27	p=0,12
	Transect B / Transect C	p=0,35	**p=0,02**	p=0,22	p=0,06

Cette différence n'est toutefois pas extrêmement marquée (valeurs statistiquement similaires à un seuil de 1%) et on peut donc conclure que, **sur la station 1, le nombre de plantes est chaque année très proche entre les 3 transects**. **Dans les autres stations, il existe parfois une forte variabilité inter-transects**.

• *COMPARAISONS INTER-ANNUELLES*

Si le nombre de sanguisorbes diffère selon les années dans la station 1 (χ^2=371,49 ; ddl=3 ; p<0,001), cela est essentiellement dû à un nombre de plantes beaucoup plus élevé en 1994 et, à un moindre degré, en 1997 par rapport aux deux autres années (Tableau 5).

Tableau 5 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes dans la station 1 du marais de Lavours.

	1994/96	**1994**/97	**1994**/98	1996/**97**	1996/98	**1997**/98
Station 1	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**	**p=0,015**	p=0,15	**p<0,001**

Hormis le relevé de 1994, si l'on détaille la comparaison inter-annuelle du nombre de plantes pour chacun des transects de la station 1, on voit que ce nombre est significativement plus élevé en 1997 pour le transect B et le transect A (sauf par rapport à 1996) mais pas pour le transect C (Tableau 6). Sachant que les transects A et B se croisent en leur milieu alors que le transect C est isolé, ceci peut d'ores et déjà laisser présager que la sanguisorbe, à l'échelle de l'are, ne se distribue pas de manière aléatoire.

Tableau 6 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes dans les 3 stations du marais de Lavours.

		1994/96	1994/97	1994/98	1996/97	1996/98	1997/98
Station 1	Transect A	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p=0,09	p=0,21	**p=0,007**
	Transect B	p<0,001	p<0,001	p<0,001	**p=0,005**	p=0,66	**p=0,002**
	Transect C	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p=0,57	p=0,38	p=0,76
Station 2	Transect D	-	-	-	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**
	Transect E	-	-	-	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**
Station 3	Transect F	-	-	-	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**
	Transect G	-	-	-	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**

Le nombre de plantes compté à l'intérieur d'un transect, est également très significativement différent d'une année sur l'autre pour la station 2 (χ^2=145,67 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect D et χ^2=75,9 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect E) et pour la station 3 (χ^2=90,01 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect F et χ^2=288,86 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect G). La comparaison des proportions (Tableau 6) montre bien que le nombre de sanguisorbes compté dans les stations 2 et 3 sont très différents chaque année avec notamment de nombreuses plantes en 1997. Il existe donc **une forte variabilité inter-annuelle du nombre de sanguisorbes**.

IV.1.1.2 - COMPARAISONS INTER-STATIONS

Le nombre de plantes-hôtes est très différent d'une station à l'autre (par exemple, 1 plante tous les 2 m² dans les transects de la station 1 contre plus de 9 plantes / m² dans le transect G de la station 3). La densité en sanguisorbes dépend de facteurs multiples tels que la pédologie, la nature et les groupements des végétaux ou les modes de gestion... La station 1 est constituée de sols hydromorphes organiques à pH inférieur à 6,5 alors que les stations 2 et 3 sont sur des sols hydromorphes organiques à pH, suivant les zones, inférieur ou supérieur à 6,5 (SOGREAH, 1986). Il est cependant regrettable de ne pas avoir un suivi plus précis sur la structure chimique du sol et des variations de la hauteur de la nappe phréatique dans ces différentes stations.

Dans la station 1, le nombre de sanguisorbes entre les transects est donc similaire chaque année.

Dans la station 2, le faible nombre de plantes observé en 1996 s'explique par le fait que, cette année là, les transects étaient placés dans une zone non gérée mécaniquement mais soumise à un pâturage léger depuis plusieurs années. La végétation arbustive (aulnes, bourdaines...) était donc avancée, assez élevée mais la végétation au sol était maintenue ouverte par le pâturage. Entre l'été 1996 et l'été 1997, la végétation a subi un broyage lourd permettant une ouverture du milieu et ainsi la repousse de la sanguisorbe. Comme pour la station 1, le nombre trouvé en 1998 est plus faible qu'en 1997. La différence observée entre les deux transects après le broyage est, sans doute, la conséquence d'une variation de la structure physique du sol. Bien que très proches l'un de l'autre, le transect D est placé dans une zone propice au développement de touradons de molinie alors que le transect E est sur un terrain plus plat.

La différence du nombre de sanguisorbes entre les deux transects de la station 3 en 1996 s'explique par le fait que le transect F est placé, en partie, dans une cladiaie où peu de sanguisorbes se développent. Après l'été 1996, une fauche a été réalisée sur 2 / 3 de la surface. Le transect G est dans la zone fauchée tandis que le transect F démarre dans la partie non fauchée pauvre en sanguisorbes ; il n'est donc pas surprenant de conserver cette différence entre les deux transects. Depuis cette fauche, aucune intervention n'a été effectuée et il est alors étonnant que le nombre de plantes du transect G s'équilibre par rapport à celui du transect F. En effet, il contient un nombre important de phragmites de tailles plus élevées que le transect F. Le nombre moyen de phragmites (±2*SE) était de 4,08±1,20 par mètre carré dans le

transect F et 20,73±2,92 / m² pour le transect G en 1996 et de 7,02±2,06 / m² dans le transect F et 25,02±3,88 / m² dans le transect G en 1997. L'absence de gestion laisse supposer un développement plus intense de la phragmitaie dans le transect G limitant l'extension de la sanguisorbe mais il n'en est rien. Le nombre moyen de phragmites dans le transect G en 1998 est de 18,19±3,20 / m².

• *NOMBRE D'INFLORESCENCES PAR SANGUISORBE*

Il était intéressant de voir si le nombre d'inflorescences par pied de sanguisorbe est similaire dans chaque station et surtout si les papillons se maintiennent préférentiellement dans les zones où les plantes ont un grand nombre de boutons floraux. Selon les stations, les pieds de sanguisorbes sont plus ou moins vigoureux, élevés ou ramifiés. En 1994, nous avons comparé le nombre d'inflorescences par pied dans deux stations aux densités bien différentes. Dans la station 1, où la densité est de 2 plantes / m², les sanguisorbes avaient en moyenne 3,04 (SE=0,15) inflorescences par pied (n=200) alors que dans la station Nord (5,83 sanguisorbes / m²) elles avaient 4,1 (SE=0,15) boutons par pieds (n=360). Au moment du comptage (mi-juillet), le nombre d'inflorescences matures et immatures étaient sensiblement le même mais en aucun cas il n'y avait une corrélation entre le nombre de boutons matures et immatures sur un même pied. En fait, **le nombre d'inflorescences est assez constant** puisqu'en juillet 1996, on trouvait sur la station 3 (n=505) une moyenne de 3,34 (SE=0,14) et de 3,3 (SE=0,17) en 1997 sur la station A du marais de Chautagne (n=112). **Il n'y a pas de corrélation entre la densité des plantes sur une station et leur nombre d'inflorescences**. Par contre, les sanguisorbes les plus riches en inflorescences (on a noté jusqu'à une vingtaine de boutons floraux sur un seul pied) sont les plus élevées. Certaines zones favorisent la pousse de sanguisorbes vigoureuses et bien fleuries, comme dans une partie de la station 2 où la moyenne des inflorescences est égale à 6,57 boutons / m² (SE=0,63) mais ne sont pas les plus riches en *Maculinea*.

• *NOMBRE D'ŒUFS PAR INFLORESCENCE*

Il aurait été intéressant de déterminer s'il existe une corrélation entre le nombre d'inflorescences par pied et le nombre d'œufs pondus par les femelles *Maculinea* ou encore une corrélation entre ce nombre d'œufs pondus et la hauteur des inflorescences. Contrairement aux femelles *M. alcon* qui pondent leurs œufs sur les fleurs et les feuilles de la gentiane, les femelles *M. nausithous* et *M. teleius* pondent profondément entre les fleurs et le comptage passe par la destruction de l'inflorescence. Nous avons toutefois effectué quelques dissections sur des inflorescences ramassées immédiatement après une fauche. Le nombre d'œufs par tête florale est variable mais certaines contiennent jusqu'à 8 œufs. S'il n'est pas surprenant d'en trouver autant dans les inflorescences bien développées aux fleurs bien ouvertes (cf. annexe I, page 180), il est beaucoup plus étonnant de trouver également 8 œufs dans un petit bouton latéral, aux fleurs fermées et serrées, généralement propice uniquement à la ponte de *M. teleius* (cf. annexe I, page 180). Il semblerait, d'après nos observations, que les femelles *M. nausithous* ne pondent pas seulement sur les inflorescences matures mais également sur les immatures. Ceci peut avoir une conséquence sur la

compétition larvaire interspécifique qui peut alors se développer au sein d'une tête florale. Même si nous n'avons disséqué qu'un faible échantillon d'inflorescences contenant des œufs, il est cependant rare de trouver plus de 1 ou 2 œufs.

La dissection des inflorescences d'une sanguisorbe de grande taille, bien ramifiée, nous montre que sur 17 boutons floraux, 13 contiennent une chenille ou une exuvie. Nous ne savons pas si c'est la même femelle qui a pondu sur tous les boutons ni s'il y avait plusieurs œufs par bouton et que seule une chenille a pu se développer. Toutefois, toutes les inflorescences ont été prospectées et seuls les plus petits boutons, sur lesquels les fleurs ne sont pas encore formées, sont restés vierges. Il y a donc peut être chez la femelle un besoin de répartir ses pontes pour éviter toute compétition larvaire intra-spécifique et assurer à la descendance une meilleure survie. Dans les plus grosses inflorescences, plusieurs chenilles *M. nausithous* peuvent se développer. Nous avons trouvé des inflorescences contenant trois chenilles aux stades larvaires avancés.

IV.1.2 - MARAIS DE CHAUTAGNE

La même étude, que celle réalisée à Lavours, a été effectuée dans le marais de Chautagne sur deux sites différents. Ces sites permettent d'étudier d'autres modes d'intervention tels que la fauche annuelle ou l'embroussaillement.

• *DENSITÉ DES SANGUISORBES DANS LES TRANSECTS*

Comme nous avons pu l'observer pour le marais de Lavours, on note un nombre important de sanguisorbes en 1997 (Tableau 7). Nous testerons si cette augmentation d'effectif est liée aux conditions météorologiques.

Tableau 7 : Nombre moyen de sanguisorbes par mètre carré et intervalles de confiance à 95% (moyenne±2*SE) dans les transects du marais de Chautagne.

		1996	1997	1998
Station A	Transect 1	1,69±0,83	5,37±1,85	2,67±0,95
	Transect 2	1,44±0,67	5,79±1,91	4,71±1,38
		1,56±0,53	5,58±1,32	3,69±0,86
zone fauchée	Transect 1	3,68±1,65	11,14±2,82	5,18±1,69
	Transect 2	2,09±0,95	8,59±2,46	6,62±1,71
		2,71±0,86	9,59±1,83	6,05±1,21
Station B	Transect 3	4,98±1,27	13,46±2,60	5,60±1,47
	Transect 4	3,56±1,11	15,35±2,22	5,62±1,32
		4,27±0,85	14,40±1,71	5,61±0,98

IV.1.2.1 - COMPARAISONS INTRA-STATIONS

• *COMPARAISONS INTER-TRANSECTS*

Le nombre de sanguisorbes des deux transects de la station A, similaire depuis de début l'étude, devient différent en 1998 (Figure 12). A l'inverse, les deux transects de la station B, qui avaient un nombre de plantes significativement différent, ont un nombre identique en 1998 (Figure 13 ; Tableau 8).

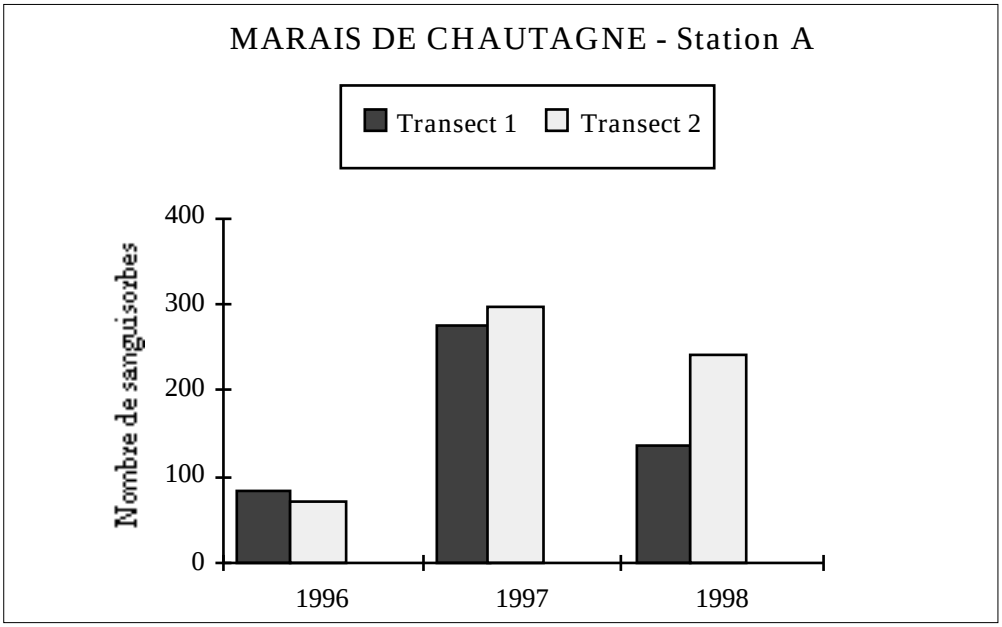


Figure 12 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station A.

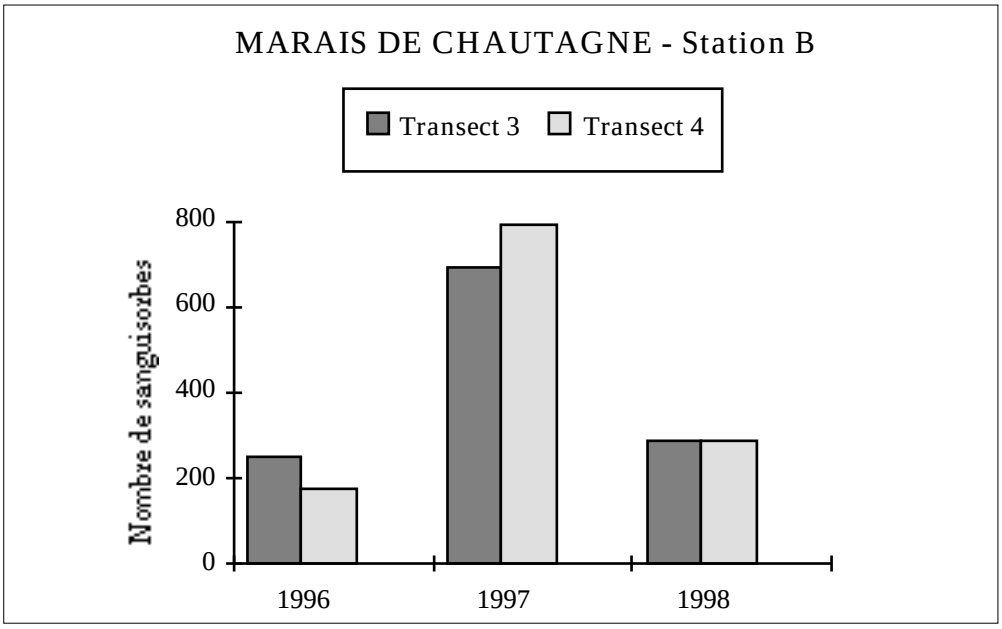


Figure 13 : Histogrammes du nombre annuel de sanguisorbes dans les transects de la station B.

Tableau 8 : Tests de similarité du nombre annuel de sanguisorbes entre les transects d'une même station du marais de Chautagne.

	1996	1997	1998
Station A	χ^2=1,04 ; ddl=1 ; p=0,31	χ^2=0,83 ; ddl=1 ; p=0,36	χ^2=29,26 ; ddl=1 ; **p<0,001**
Station B	χ^2=12,33 ; ddl=1 ; **p<0,001**	χ^2=6,41 ; ddl=1 ; **p=0,011**	χ^2=0,002 ; ddl=1 ; p=0,97

Les transects de cette station B étant des transects se croisant en leur milieu, ces résultats laissent supposer que cette plante peut avoir des structures spatiales fortes à une échelle relativement faible mais également qu'elles peuvent être extrêmement changeantes.

• *COMPARAISONS INTER-ANNUELLES*

A l'intérieur de chacun des transects, le nombre de plantes comptées est significativement différent d'une année sur l'autre pour la station A (χ^2=115,97 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect 1 et χ^2=133,84 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect 2) ainsi que pour la station B (χ^2=290,23 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect 3 et χ^2=504,51 ; ddl=2 ; p<0,001 pour le transect 4) avec notamment, comme pour le marais de Lavours, un nombre plus élevé en 1997. Comme pour le marais de Lavours, **il existe une forte variabilité inter-annuelle du nombre de sanguisorbes**.

Tableau 9 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de plantes du marais de Chautagne.

		1996 / 97	1996 / 98	1997 / 98
Station A	Transect 1	**p<0,001**	**p=0,001**	**p<0,001**
	Transect 2	**p<0,001**	**p<0,001**	**p=0,02**
Station B	Transect 3	**p<0,001**	p=0,17	**p<0,001**
	Transect 4	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**

La comparaison des proportions (Tableau 9) montre que pour le transect 3, il n'y a pas de différence significative entre le nombre trouvé en 1996 et celui trouvé en 1998.

IV.1.2.2 - COMPARAISONS INTER-STATIONS

Les deux stations A et B sont voisines et ne sont séparées que par une barrière forestière d'une quinzaine de mètres et d'un drain. Malgré cette proximité, **il existe une variabilité inter-stations** avec un nombre beaucoup plus élevé de sanguisorbes dans la station B. Les conditions météorologiques, la structure végétative, et la gestion étant semblables, une étude physico-chimique du sol pourrait expliquer cette différence.

IV.2 - LES STRUCTURES SPATIALES DES SANGUISORBES

Connaissant les coordonnées spatiales de chacun des pieds de sanguisorbe, nous avons divisé les transects par placettes de 1 m² afin d'étudier les structures spatiales à différentes échelles.

IV.2.1 - MARAIS DE LAVOURS

• *CALCUL DES INDICES DE DISPERSION*

Nous avons calculé l'indice de dispersion sur l'ensemble des placettes des transects des trois stations (cf. annexe III pour la représentation graphique du nombre de sanguisorbes par placettes de 1 m²) (Tableau 10).

Tableau 10 : Indices de dispersion (I_D) calculés pour l'ensemble des transects des 3 stations du marais de Lavours (L'hypothèse d'une distribution aléatoire est rejetée lorsque ε > 1,96).

		1994	1996	1997	1998
Station 1	I_D (n=150)	1,94 (ε=**6 ,9**)	1,15 (ε=1,4)	1,15 (ε=1,4)	1,21 (ε=1,8)
Station 2	I_D (n=104)	-	2,26 (ε=**7,3**)	3,57 (ε=**12,9**)	2,70 (ε=**9,4**)
Station 3	I_D (n=104)	-	3,22 (ε=**11,5**)	3,10 (ε=**11,1**)	1,86 (ε=**5,4**)

Les résultats indiquent que, dans la station 1, la répartition des sanguisorbes n'était pas aléatoire en 1994 (ε > 1,96) mais le devient en 1996, 1997 et 1998 (ε < 1,96). Ces années-là, le nombre de sanguisorbes était très faible. La puissance du test étant fonction de ce nombre, la significativité ne reflète pas l'agrégativité. La répartition des sanguisorbes n'est pas aléatoire non plus dans les stations 2 et 3. Il y aurait même une structure plus marquée suite au broyage effectué avant l'été 1997 dans la station 2.

Chaque année, nous avons calculé les indices de dispersion pour des tailles de placettes différentes afin de déceler une structure. Étant donné le faible nombre de plantes-hôtes de 1996 à 1998, nous n'avons retenu que les valeurs calculées en 1994 pour la station 1 (Tableau 11).

Tableau 11 : Indices de dispersion par transect selon 5 tailles de placettes différentes.

	Taille des placettes	Transect A	Transect B	Transect C
Station 1	1 x 1	2,26	1,93	1,75
	2 x 1	2,60	2,83	1,53
	2 x 2	1,83	3,81	2,38
	4 x 2	0,90	3,43	2,10
	12 x 2	0,24	0,28	0,04

Il ressort que les sanguisorbes ne se distribuent pas d'une façon aléatoire dans les transects. En modifiant la taille des placettes, on décèle une structure (plaques, agrégats) dans cette répartition. Les sanguisorbes ne se distribuent pas non plus de manière aléatoire dans les transects des stations 2 et 3 (Tableau 12).

Tableau 12 : Indices de dispersion calculés pour chaque transect de la station 2.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
	Taille des placettes	Transect D			Transect E		
Station 2	1 x 1	1,85	3,48	3,31	1,78	3,37	1,46
	2 x 1	2,00	5,28	4,96	1,55	4,65	1,68
	2 x 2	1,69	7,75	8,74	1,85	6,39	1,92
	4 x 2	1,70	12,44	15,62	1,84	12,19	3,24
	13 x 2	0,00	2,28	20,95	7,00	15,79	0,97

Tableau 12 (suite) : Indices de dispersion calculés pour chaque transect de la station 3.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
	Taille des placettes	Transect F			Transect G		
Station 3	1 x 1	2,08	3,20	1,97	1,98	1,87	1,78
	2 x 1	3,38	5,64	2,75	2,43	2,01	2,17
	2 x 2	5,31	10,35	4,83	2,61	3,14	2,66
	4 x 2	9,83	21,32	8,58	1,70	2,12	3,85
	13 x 2	9,65	50,13	13,13	4,41	0,53	8,33

Chaque année, dans les transects de la station 2, la structure spatiale des sanguisorbes diffère. Le broyage de la végétation de cette station avant l'été 1997 a modifié la répartition spatiale puisque le nombre de plantes est beaucoup plus élevé. On décèle une forte hétérogénéité pour des placettes 4 x 2 (plaques de 8 m^2) pour le transect D et un gradient pour le transect E. En 1998, la structure à l'intérieur des 2 transects change encore par rapport à l'année précédente.

Pour le transect F de la station 3, la valeur très élevée de I_D pour des placettes 13 x 2 m en 1997 marque une variation de densité des sanguisorbes entre le nord et le sud du transect. Ceci est dû au fait qu'une partie est disposée dans la zone non fauchée en automne 1996. On retrouve ce phénomène en 1998.

Finalement, concernant la structure spatiale de la sanguisorbe, on retiendra qu'elle est très variable d'une année à l'autre, le maximum d'hétérogénéité étant donné par des tailles de placettes différentes. **A l'échelle globale, la structure n'est jamais de type aléatoire**. Il est alors indispensable de calculer les indices de contagion vraie pour étudier le phénomène à une échelle plus fine.

• *CALCUL DES INDICES DE CONTAGION VRAIE*

Pour la station 1, le nombres de couples en 1996, 97 et 98 est trop faible pour pouvoir calculer cet indice. Pour les relevés de 1994, on a calculé l'indice de contagion vraie pour des placettes de 0,5 mètre et de 1 m de côté (Tableau 13).

Tableau 13 : Probabilités critiques des I_{cv} calculés pour différentes tailles de placettes dans les transects de la station 1 du marais de Lavours.

	Taille des placettes	Transect A	Transect B	Transect C
Placettes de 0,25 m^2	1 x 1 (largeur)	**p=0,002**	p=0,051	p=0,51
	1 x 1 (longueur)	**p=0,03**	p=0,37	p=0,36
Placettes de 1 m^2	1 x 1 (largeur)	**p=0,001**	p=0,19	p=0,84
	1 x 1 (longueur)	**p=0,002**	p=0,98	**p=0,003**

A une échelle très fine, seul le transect A présente une contagion vraie. Les sanguisorbes forment des agrégats sur de petites surfaces. Un phénomène de contagion apparaît pour le transect C pour une taille de placettes de 1 m^2. Les sanguisorbes du transect B forment des agrégats s'étalant sur une surface supérieure à 1 m^2. En effet, pour des placettes de 2 m^2 (2 m de long sur 1 m de large), on trouve un indice égal à 2,23 (p=0,03) dans le sens de la largeur et 3,50 (p<0,001) dans le sens de la longueur.

Pour la station 2, le nombre de couples est trop faible pour calculer l'indice en 1996. En 1997, il y a une forte contagion à l'échelle du mètre carré tandis qu'en 1998, la répartition des sanguisorbes entre deux placettes contiguës est aléatoire. Pour la station 3, il n'y a pas ou peu de contagion à cette échelle (Tableau 14). Il n'y a pas, non plus, de phénomène agrégatif pour des placettes de 2 m^2 sur le transect G alors qu'il peut apparaître sur le transect F.

Tableau 14 : Probabilités critiques des I_{cv} calculés pour des placettes de 1 m^2 dans les transects des stations 2 et 3 du marais de Lavours.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
Station 2	Taille des placettes	Transect D			Transect E		
Placettes	1 x 1 (largeur)	-	**p=0,001**	p=0,28	-	**p<0,001**	p=0,58
de 1 m^2	1 x 1 (longueur)	-	**p=0,02**	p=0,08	-	**p=0,002**	p=0,63
Station 3		Transect F			Transect G		
Placettes	1 x 1 (largeur)	p=0,21	p=045	p=0,71	p=0,29	p=0,41	p=0,89
de 1 m^2	1 x 1 (longueur)	p=0,38	p=0,58	p=0,54	**p=0,04**	**p=0,047**	p=0,11

A une échelle plus fine (placettes de 0,25m^2), une structure contagieuse apparaît dans la station 3 (Tableau 15).

Tableau 15 : Probabilités critiques des I_{cv} calculés pour des placettes de 0,25 m^2 dans les transects des stations 2 et 3 du marais de Lavours.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
Station 2	Taille des placettes	Transect D			Transect E		
Placettes	1 x 1 (largeur)	-	**p<0,001**	-	-	**p=0,001**	-
de 0,25 m^2	1 x 1 (longueur)	-	**p<0,001**	-	-	**p<0,001**	-
Station 3		Transect F			Transect G		
Placettes	1 x 1 (largeur)	p=0,22	p=0,17	-	**p=0,04**	**p=0,007**	-
de 0,25 m^2	1 x 1 (longueur)	p=0,15	**p=0,008**	-	**p=0,003**	p=0,17	-

Selon les années et les transects, la taille des taches de sanguisorbes est donc plus ou moins grande.

IV.2.2 - MARAIS DE CHAUTAGNE

Ces indices ont également été calculés pour les stations A et B.

• *CALCUL DES INDICES DE DISPERSION*

Quelle que soit l'année d'étude, la répartition des sanguisorbes dans le marais de Chautagne n'est pas aléatoire. Au contraire, **il existe une structure forte à grande échelle** (cf. annexe III pour la représentation graphique du nombre de sanguisorbes par placettes de 1 m^2) (Tableau 16).

Tableau 16 : Indices de dispersion calculés pour l'ensemble des 2 transects de chaque station.

		1996	1997	1998
Station A	I_D (n=104)	4,643 (ε=**16,7**)	8,171 (ε=**26,8**)	5,170 (ε=**18,4**)
Station B	I_D (n=104)	4,408 (ε=**15,9**)	5,266 (ε=**18,7**)	4,459 (ε=**16,1**)

Comme précédemment, nous avons calculé l'indice de dispersion pour chaque transect et avec de tailles de placettes différentes (Tableau 17).

Tableau 17 : Indices de dispersion calculés pour chaque transect des stations A et B.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
	Taille des placettes	Transect 1			Transect 2		
Station A	1 x 1	5,25	8,27	4,35	4,01	8,21	5,26
	2 x 1	8,39	14,84	6,19	5,94	14,10	7,53
	2 x 2	15,93	29,25	10,17	9,68	27,32	12,56
	4 x 2	18,97	55,77	17,25	18,74	48,54	18,35
	13 x 2	69,14	225,81	88,64	1,08	1,20	6,21
		Transect 3			Transect 4		
Station B	1 x 1	4,22	6,51	4,99	4,49	4,16	4,02
	2 x 1	5,92	9,78	6,51	4,46	5,74	4,75
	2 x 2	10,23	17,83	9,57	7,06	8,59	7,91
	4 x 2	13,28	20,59	6,80	8,23	8,27	7,63
	13 x 2	25,33	0,02	43,88	39,05	10,15	0,88

Pour le transect 1 de la station A, plus on augmente la taille des placettes et plus l'indice de dispersion est élevé ce qui signifie qu'il y a une variation de densité qui s'exprime sous la forme d'un gradient. Cette structure s'explique aisément par le fait que ce transect est placé en partie dans la zone fauchée riche en sanguisorbes et en partie dans la zone embroussaillée pauvre en sanguisorbes. Pour le transect 2, on note une plus forte hétérogénéité pour des placettes de 8 m² (Tableau 17). Pour les placettes 13 x 2, l'indice n'est pas aussi élevé que pour le transect 1 parce que seulement 1/3 du transect est placé dans la zone embroussaillée et qu'une partie du transect situé dans la zone de fauche est assez pauvre en sanguisorbes.

En détaillant chaque transect de la station B, on voit que d'une année sur l'autre la structure et donc l'hétérogénéité peut être maximale pour des tailles de placettes différentes.

• *CALCUL DES INDICES DE CONTAGION VRAIE*

L'étude de la structure spatiale des plantes à des échelles plus fines montre un phénomène agrégatif dans les deux stations pour des tailles de placettes de 2 m² (dans toutes les situations sauf pour le transect 1 en 1998). Pour des tailles de placettes de 1 m², **il existe un phénomène de contagion dans chacun des transects** même s'il ne s'exprime que dans un seul sens pour le transect 1 en 1996 et 1998 et pour le transect 4 en 1998 (Tableau 18).

Tableau 18 : Probabilités critiques des I_{cv} calculés pour des placettes de 1 m² dans les transects des stations A et B du marais de Chautagne.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
Station A	Taille des placettes	Transect 1			Transect 2		
Placettes	1 x 1 (largeur)	**p=0,008**	p=0,05	p=0,10	**p=0,004**	**p<0,001**	**p<0,001**
de 1 m²	1 x 1 (longueur)	p=0,07	**p<0,001**	**p=0,04**	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**
Station B		Transect 3			Transect 4		
Placettes	1 x 1 (largeur)	**p=0,04**	**p<0,001**	**p=0,002**	**p<0,001**	**p<0,001**	p=0,09
de 1 m²	1 x 1 (longueur)	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**	**p<0,001**	**p=0,008**

La structure agrégative se trouve aussi pour des tailles de placettes plus faibles (Tableau 19).

Tableau 19 : Probabilités critiques des I_{cv} calculés pour des placettes de 0,25 m² dans les transects des stations A et B du marais de Chautagne.

		1996	1997	1998	1996	1997	1998
Station A	Taille des placettes	Transect 1			Transect 2		
Placettes	1 x 1 (largeur)	**p=0,003**	**p<0,001**	-	p=0,06	**p=0,002**	-
de 0,25 m²	1 x 1 (longueur)	p=0,20	**p=0,03**	-	p=0,05	**p<0,001**	-
Station B		Transect 3			Transect 4		
Placettes	1 x 1 (largeur)	**p<0,001**	**p<0,001**	-	**p=0,006**	**p=0,01**	-
de 0,25 m²	1 x 1 (longueur)	**p<0,001**	**p<0,001**	-	**p<0,001**	**p<0,001**	-

Étant donné le nombre élevé de sanguisorbes dans la station B, les indices de contagion vraie sont relativement forts.

IV.2.3 - L'ANALYSE PAR LA STATISTIQUE DE RIPLEY

Pour chacun des transects, la statistique de RIPLEY a été appliquée avec un *r* max. égal à 12 pour les transect de 25 mètres de long (station 1 du marais de Lavours) et un *r* max. égal à 13 pour toutes les autres stations (transects de 26 mètres de long). Le calcul de la statistique et notamment la correction des effets de bordure nécessite que le pattern de points soit homogène. Si la répartition des sanguisorbes dans les transects est très hétérogène avec des zones sans plantes, il est indispensable de tronquer ces zones et de ne conserver que la partie du transect pourvue en sanguisorbes. Dans de nombreux transects, cette troncature est nécessaire ce qui indique qu'à l'échelle du transect, il existe souvent une hétérogénéité spatiale.

Concernant la station 1, en 1994, la densité des sanguisorbes était proche de 2 plantes par mètre carré pour chacun des 3 transects. Bien qu'étant très proches - les transects A et B se croisent perpendiculairement en leur centre et le transect C est placé à quelques mètres - la statistique de RIPLEY décèle des structures différentes. Le transect A présente une structure agrégative à 1 m puis une tendance, plus ou moins significative, à la régularité (Figure 14a). Pour le transect B, la répartition est plus hétérogène puisque les extrémités du transect contiennent peu voire pas de plantes. Sur la partie pourvue en sanguisorbes, celles-ci se distribuent de façon agrégative à 1 m puis de manière proche de l'aléatoire pour les échelles supérieures à l'exception d'une agrégation à 4 m (Figure 14b). Comme pour les transects précédents, le transect C présente une structure agrégative à 1 m que l'on retrouve également pour des distance de 4 à 6 m et 9 m. Il y aurait dans ce cas une dispersion complexe composée de plusieurs agrégats emboîtés (Figure 14c). Étant donné la faible largeur des transects, plus *r* augmente et plus les corrections d'effet de bord sont importantes ce qui influence la précision des calculs. Ceci s'observe d'ailleurs nettement sur les graphes par l'augmentation de la largeur de l'intervalle de confiance. Il faut donc rester prudent quant à l'interprétation des valeurs situées à des distances élevées qui risquent d'être peu précises.

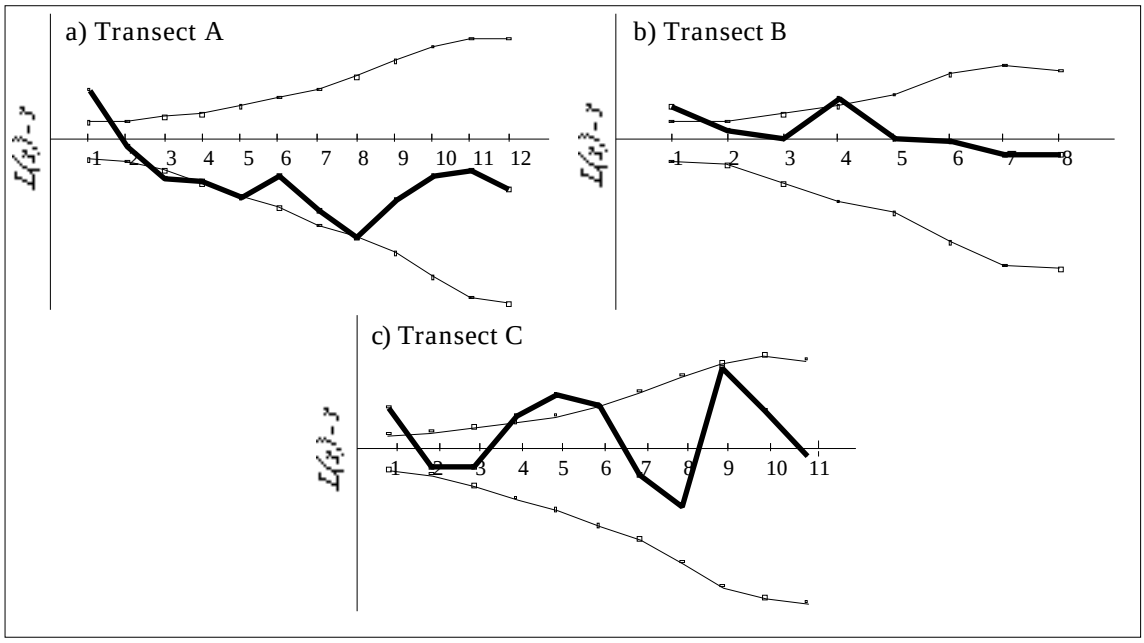


Figure 14 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 1 du marais de Lavours en 1994. Le pas de distance est de 1 m.

Les années suivantes, le nombre de sanguisorbes compté dans chacun de ces 3 transects est très faible. En 1996, le nombre de voisins sur 1 et 2 m étant inférieur à celui que l'on attendrait en présence d'un processus aléatoire, la dispersion tend à être régulière (Figures 15a, b et c). Les années suivantes, on note également une tendance à la régularité mais à une plus grande échelle tandis qu'à une échelle plus fine les plantes sont regroupées. Les individus sont à faible distance les uns des autres puisqu'à 1 m la fonction est proche ou au dessus de la borne supérieure de l'intervalle de confiance (Figures 15 e, g, h, i).

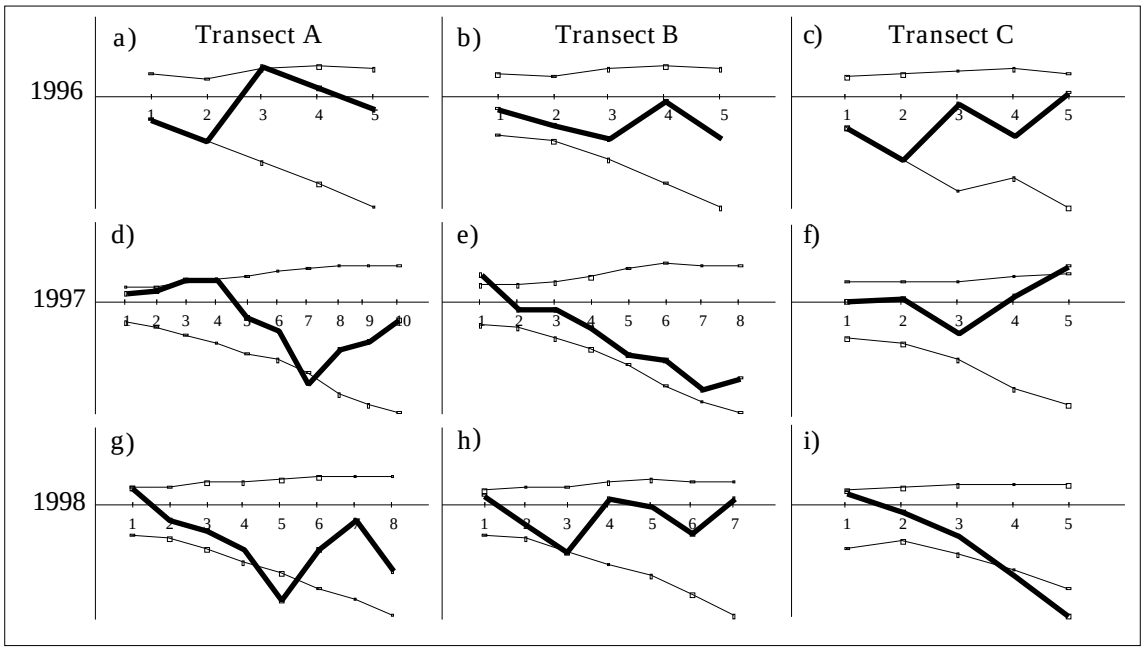


Figure 15 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 1 du marais de Lavours en 1996, 1997 et 1998.

Les transects D et E de la station 2 présentent des structures spatiales similaires avec une agrégation des sanguisorbes lorsque le rayon d'investigation est faible puis une tendance à la régularité lorsque celui-ci est plus élevé (Figures 16). On trouve également ce schéma pour le transect G de la station 3 et les transects 2, 3 et 4 des stations A et B du marais de Chautagne (cf. annexe IV).

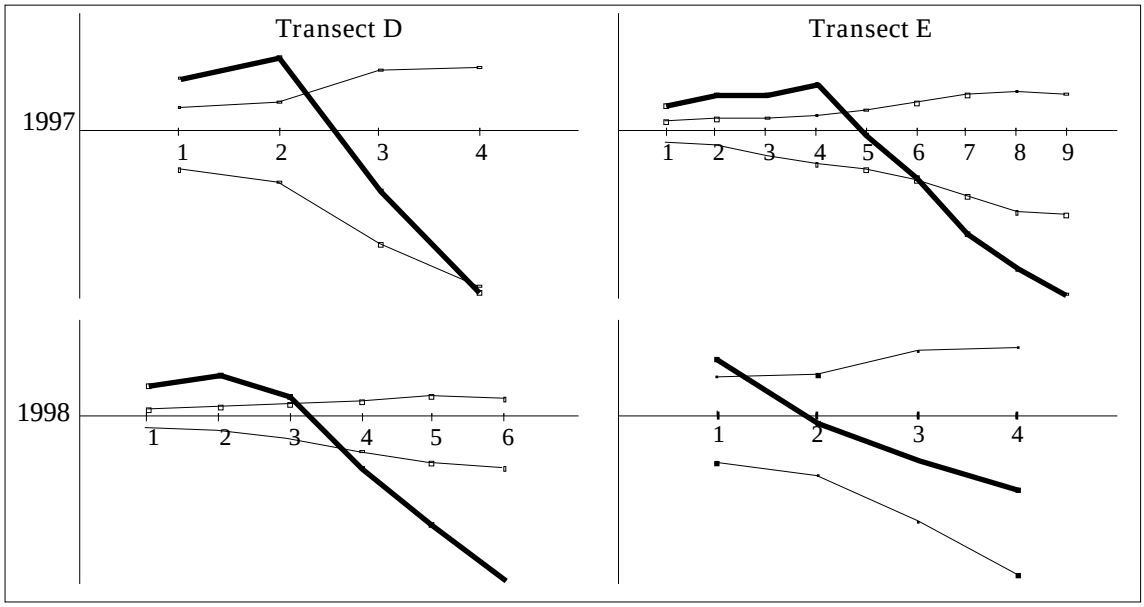


Figure 16 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station 2 du marais de Lavours en 1997 et 1998.

Dans d'autres cas les transects, étant placés sur des milieux différents, présentent une très forte hétérogénéité. La statistique de RIPLEY sur les zones homogènes montre une structure plus ou moins agrégative à faible distance mais la fonction présente un autre pic d'agrégation lorsque la distance est plus élevée (Figure 17).

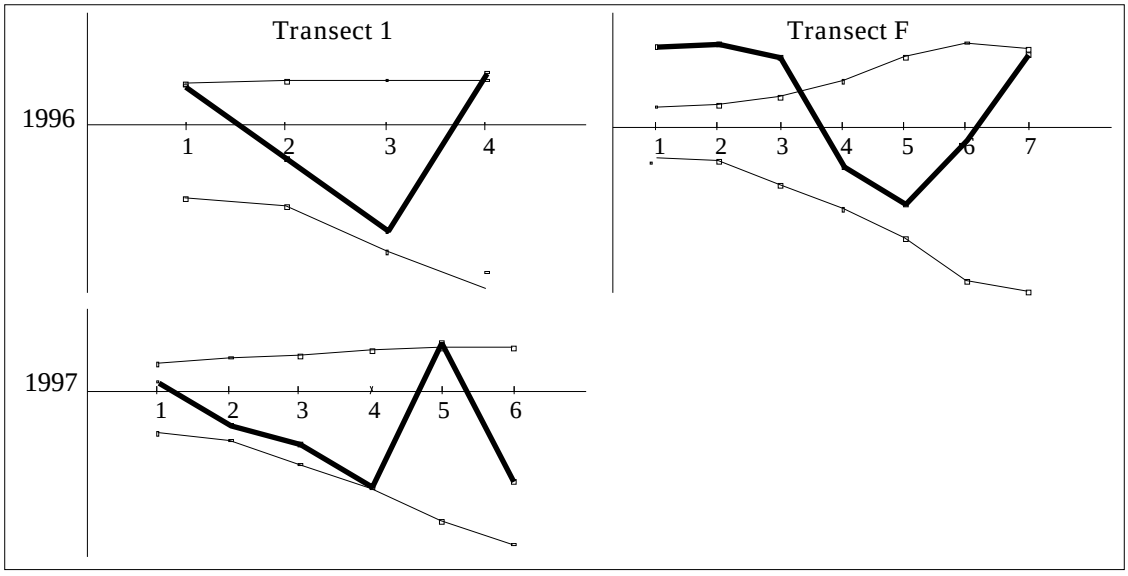


Figure 17 : Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes situées dans les transects de la station A du marais de Chautagne et de la station 3 du marais de Lavours.

La dispersion des sanguisorbes peut donc être relativement complexe et présenter une combinaison de plusieurs types de répartition spatiale comme par exemple des agrégats d'agrégats.

Même si elles ont des allures différentes selon les transects et les années, les courbes s'écartent sensiblement d'une répartition aléatoire stricte. D'autre part, **la statistique de RIPLEY met en évidence le caractère souvent agrégatif de la sanguisorbe dans un rayon de 1 mètre**.

IV.3 - LA VARIATION DU NOMBRE DE SANGUISORBES PAR MÈTRES CARRÉS ENTRE ANNÉES

IV.3.1 - MARAIS DE LAVOURS

Pour chaque placette de 1 mètre carré de chacun transect, nous avons compté le nombre de sanguisorbes. Les transects étant rigoureusement placés aux mêmes endroits d'une année sur l'autre, nous pouvons analyser l'évolution du nombre de sanguisorbes pour chaque placette au temps t+1 (Tableau 20).

Tableau 20 : Calcul des corrélations entre le nombre annuel de sanguisorbes dans chacune des placettes de 1 m^2 des 3 stations du marais de Lavours.

	Transect A	Transect B	Transect C	Transect D	Transect E	Transect F	Transect G
1996/97	0,05 ; p=0,72	0,04 ; p=0,79	0,14 ; p=0,34	0,05 ; p=0,74	0,42 ; **p=0,002**	0,58 ; **p<0,001**	0,49 ; **p<0,001**
1997/98	0,22 ; p=0,13	0,08 ; p=0,59	0,18 ; p=0,21	0,63 ; **p<0,001**	0,26 ; p=0,06	0,60 ; **p<0,001**	0,22 ; p=0,12

Les coefficients de corrélation sont faibles dans la station 1 ce qui signifie le nombre de sanguisorbes dans une placette est variable d'une année sur l'autre. Là encore, il faut rappeler que la puissance du test est fonction du faible nombre de plantes par transect. Dans les stations 2 et 3, selon les années, **les sanguisorbes ont tendance à repousser dans les mêmes placettes**.

IV.3.2 - MARAIS DE CHAUTAGNE

La situation est ici un peu différente puisque les coefficients de corrélation sont toujours significatifs (Tableau 21).

Tableau 21 : Calcul des corrélations entre le nombre annuel de sanguisorbes dans chacune des placettes de 1 m^2 des 2 stations du marais de Chautagne.

	Transect A	Transect B	Transect C	Transect D
1996/97	0,76 ; **p<0,001**	0,66 ; **p<0,001**	0,56 ; **p<0,001**	0,50 ; **p<0,001**
1997/98	0,86 ; **p<0,001**	0,63 ; **p<0,001**	-	-

Les plantes qui poussaient dans une placette ont tendance à repousser dans la même placette l'année suivante.

IV.4 - L'ANALYSE DES DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES

Nous nous sommes servis de quelques paramètres météorologiques (pluviométrie et température) pour analyser leurs effets sur le développement des plantes-hôtes. On cherche notamment à déterminer si un de ces deux paramètres peut expliquer la forte densité en sanguisorbes en 1997.

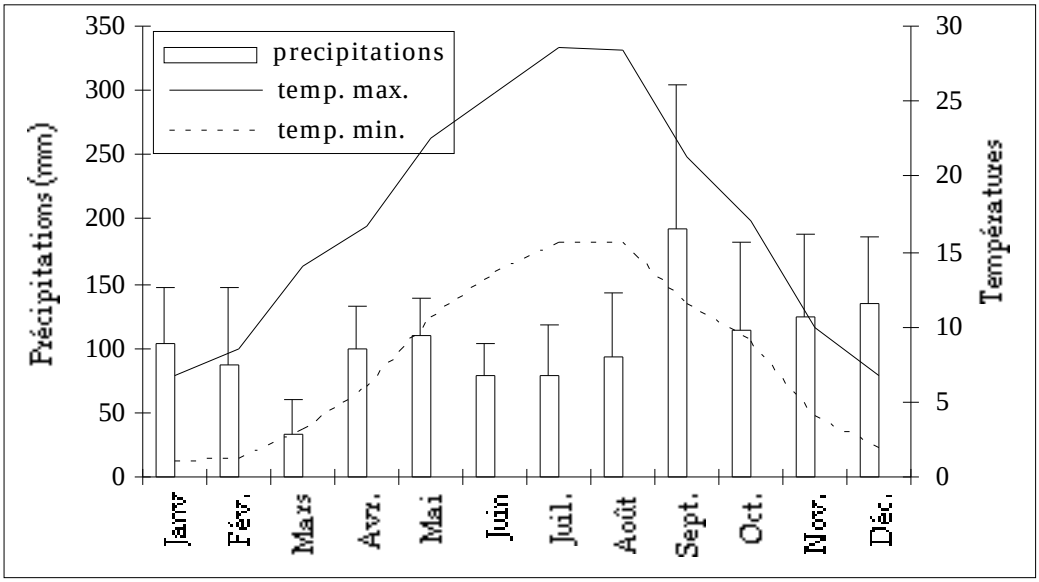


Figure 18 : Précipitations mensuelles moyennes et intervalle de confiance (moyenne+(2*SE)), températures maximales et minimales moyennes relevées dans la station météorologique de Belley (Ain) entre 1993 et 1998.

Le mois le plus sec est le mois de mars et le plus pluvieux est le mois de septembre (Figure 18). On remarquera toutefois que l'intervalle de confiance pour ce mois est très grand indiquant une forte variabilité entre les années.

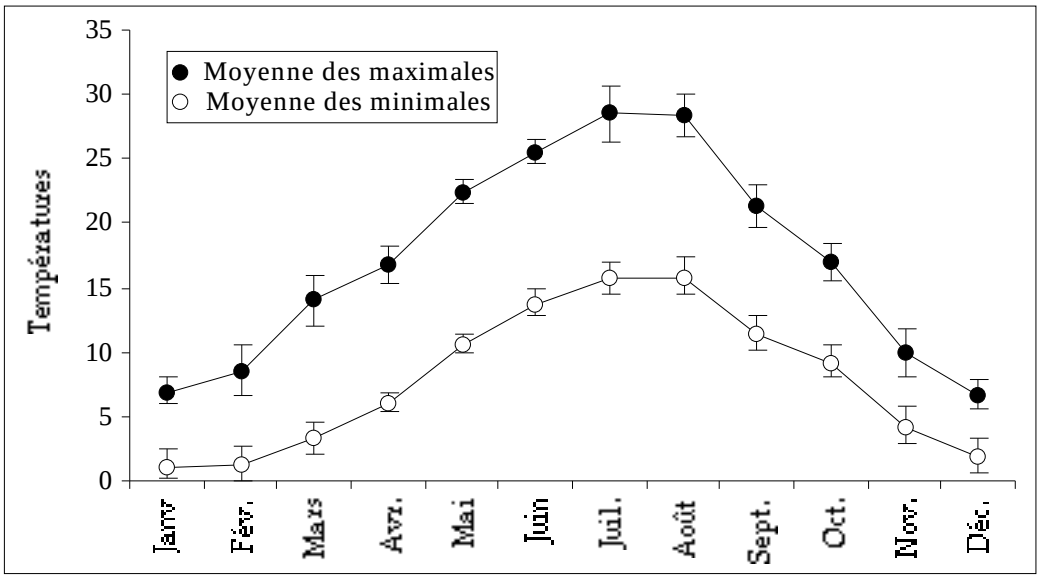


Figure 19 : Températures minimales et maximales moyennes et intervalles de confiance (moyenne±2*SE) enregistrées sur 6 années (1993-1998) dans la station de Belley (Ain).

Le graphe des températures mensuelles minimales et maximales montre une certaine régularité et des intervalles de confiance réduits donc une **faible variabilité des températures entre les années** (Figure 19).

Un thermomètre, placé dans la station 1, indique que les températures, sans abri, avoisinent les 40°C. A cette température, très peu de *Maculinea* sont actifs.

Nous avons effectué une Analyse en Composantes Principales en regroupant les données par saison. Classiquement, l'hiver est représenté par les mois les plus froids (décembre, janvier et février) et l'été par les mois les plus chauds (juin, juillet et août).

L'analyse discrimine assez bien les quatre saisons, notamment le printemps et l'été où les mois de juillet et d'août 1994 et 1998 étaient un peu plus secs et chauds que lors des autres années. Les précipitations durant l'hiver 1994 ont été plus fortes que lors des autres années. Enfin, la plus forte variabilité inter-annuelle s'observe pour l'automne qui, en 1993, était particulièrement pluvieux tandis que les températures du mois de septembre 1997 étaient élevées (Figure 20).

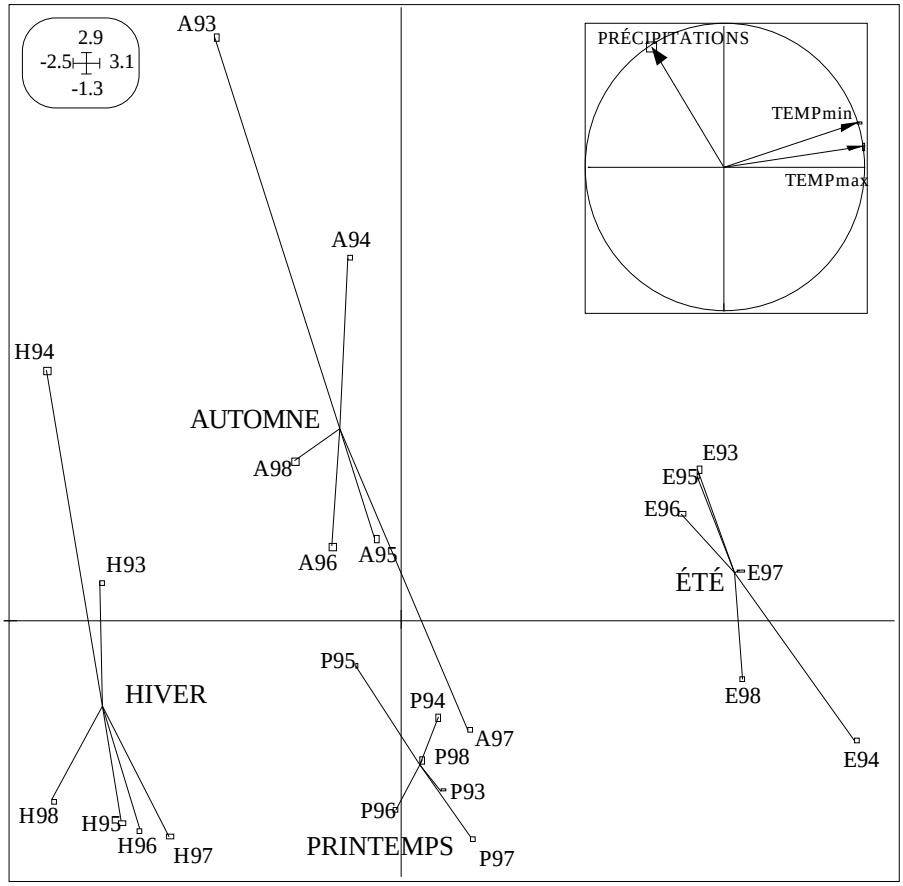


Figure 20 : Analyse en Composantes Principales sur les saisons entre 1993 et 1998.

L'ACP ne dégage pas, dans les mois qui précèdent l'été 1997, de tendances particulières des paramètres étudiés qui pourraient expliquer les densités importantes de sanguisorbes cette année-là.

IV.5 - LA VARIATION DU NOMBRE DE FOURMILIÈRES

Nous avons recensé toutes les fourmilières à l'intérieur des transects en recherchant les solariums.

IV.5.1 - MARAIS DE LAVOURS

IV.5.1.1 - ANALYSE DE LA DENSITÉ DES FOURMILIÈRES DU GENRE *MYRMICA* (espèces *M. rubra* et *M. scabrinodis* confondues)

• *COMPARAISONS INTER-ANNUELLES*

Sur la station 1, ce sont 150 m² qui sont prospectés chaque année (Tableau 22).

Tableau 22 : Nombre de fourmilières trouvées par mètre carré pour l'ensemble des 3 transects de la station 1 du marais de Lavours.

Surface échantillonnée 150 m²	1994	1996	1997	1998
Nombre de fourmilières / m²	0,31	0,45	0,37	0,40

La comparaison de proportion montre que le nombre total de fourmilières de *Myrmica* (*M. rubra* + *M. scabrinodis*) trouvées chaque années est similaire dans la station 1 (χ^2=3,72 ; ddl=3 ; p=0,29) et dans la station 3 (χ^2=3,6 ; ddl=2 ; p=0,17) mais est significativement différent dans la station 2 (χ^2=10,9 ; ddl=2 ; p=0,004) (Figure 22) bien qu'il soit similaire (χ^2=0,72 ; ddl=1 ; p=0,4) entre 1996 et 1997 (Figure 21 ; Tableau 23).

Tableau 23 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica* dans le marais de Lavours.

	1994/96	1994/97	1994/98	1996/97	1996/98	1997/98
Station 1	p=0,07	p=0,43	p=0,21	p=0,28	p=0,54	p=0,64
Station 2	-	-	-	p=0,40	**p=0,02**	**p=0,004**
Station 3	-	-	-	p=0,31	p=0,07	p=0,38

• *COMPARAISONS INTER-TRANSECTS*

Le nombre de fourmilières détectées entre les deux transects de la station 2 (χ^2=11,66 ; ddl=1 ; p<0,001) et de la station 3 (χ^2=5,4 ; ddl=1 ; p=0,02) est différent (Figure 22).

Il est toutefois plus intéressant d'analyser le nombre de fourmilières-hôtes de chacune des deux espèces de *Maculinea*.

IV.5.1.2 - ANALYSE DE LA DENSITÉ DES FOURMILIÈRES DES ESPÈCES *M. RUBRA* ET *M. SCABRINODIS*

• *COMPARAISONS INTER-ANNUELLES*

Sur la station 1, la comparaison des proportions montre que le nombre de fourmilières de *M. rubra* d'une part (χ^2=4,15 ; ddl=3 ; p=0,25) (Tableau 25) et de *M. scabrinodis* (χ^2=5,61 ; ddl=3 ; p=0,13) d'autre part est similaire chaque année (Figure 23). Le test effectué sur le nombre trouvé en 1994 et 1996 (37

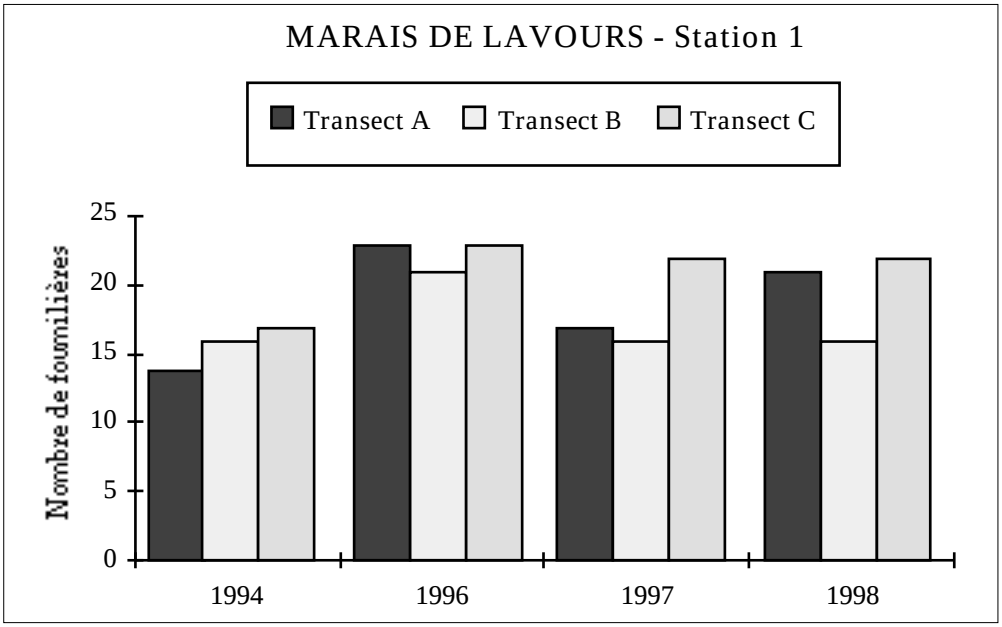


Figure 21 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières dans les transects de la station 1.

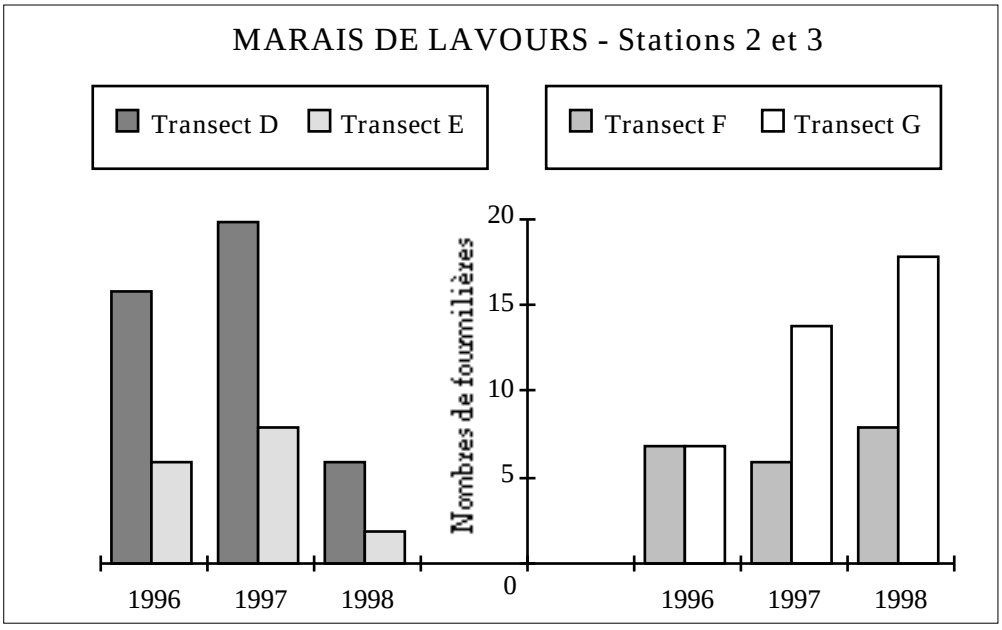


Figure 22 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières dans les transects des stations 2 et 3.

fourmilières de *M. scabrinodis* trouvés dans l'ensemble des transects de la station 1 en 1994 contre 59 en 1996 ; 9 fourmilières dans le transect A en 1994 contre 21 en 1996) indique qu'il y aurait peut être entre ces années une différence significative (Tableau 26). Comme nous l'avons expliqué précédemment, la valeur (p=0,04) étant proche du seuil de significativité à 5%, elle indique que les valeurs de ces deux dates sont plus éloignées que toutes les valeurs des autres dates. Même si elles ont tendance à indiquer une différence dans le nombre de fourmilières entre 1994 et 1996, le nombre de fourmilières de *M. scabrinodis* trouvé dans chacun des transects de la station 1 est sensiblement similaire chaque année.

Même en l'**absence de différence statistiquement significative du nombre de fourmilières de *M. rubra* et *M. scabrinodis***, on s'aperçoit que le nombre de nids dans la station 1 évolue au cours du temps (Tableau 24).

Tableau 24 : Nombre total de fourmilières des 2 espèces de *Myrmica* détectées chaque année dans la station 1 du marais de Lavours.

	1994	1996	1997	1998
M. rubra	10	8	4	4
M. scabrinodis	37	59	51	56

Le nombre de *M. rubra* a tendance à diminuer avec l'enfrichement de la station tandis que le nombre de *M. scabrinodis* après une augmentation entre 1994 et 1996 a tendance à se stabiliser. N'ayant qu'un faible nombre d'années d'étude, il faut toutefois rester très prudent devant l'interprétation de ces résultats.

Dans la station 2, si aucune fourmilière *M. rubra* n'a été trouvée en 1996, nous en avons découvert 4 en 1997 et de nouveau aucune en 1998 (Figure 24). Comme pour la station 2, nous n'avons pas dénombré de fourmilière de *M. rubra* en 1996 dans la station 3, mais nous en avons compté 4 en 1997 et 2 en 1998 (Figure 25 ; Tableau 25).

Tableau 25 : Comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica rubra*.

	M. rubra	1994/96	1994/97	1994/98	1996/97	1996/98	1997/98
Station 1	Transect A	p=0,30	p=0,30	p=0,17	p=1	p=0,58	p=0,58
	Transect B	p=0,49	p=0,66	p=1	p=0,30	p=0,49	p=0,66
	Transect C	p=0,58	p=0,32	p=0,32	p=0,48	p=0,48	p=1
Station 2	Transect D	-	-	-	p=0,48	p=1	p=0,48
	Transect E	-	-	-	p=0,22	p=1	p=0,22
Station 3	Transect F	-	-	-	p=1	p=0,48	p=0,48
	Transect G	-	-	-	p=0,16	p=0,48	p=0,25

On décèle une faible différence statistique du nombre annuel de fourmilières de *M. scabrinodis* dans la station 2 (χ^2=8,44 ; ddl=2 ; p=0,02) due à un nombre plus faible en 1998. Il n'y a pas de différence dans la station 3 (χ^2=3,11 ; ddl=2 ; p=0,21) (Tableau 26). Nous pouvons conclure que, **dans chaque station, le nombre de fourmilières de *M. scabrinodis* détectées est similaire**.

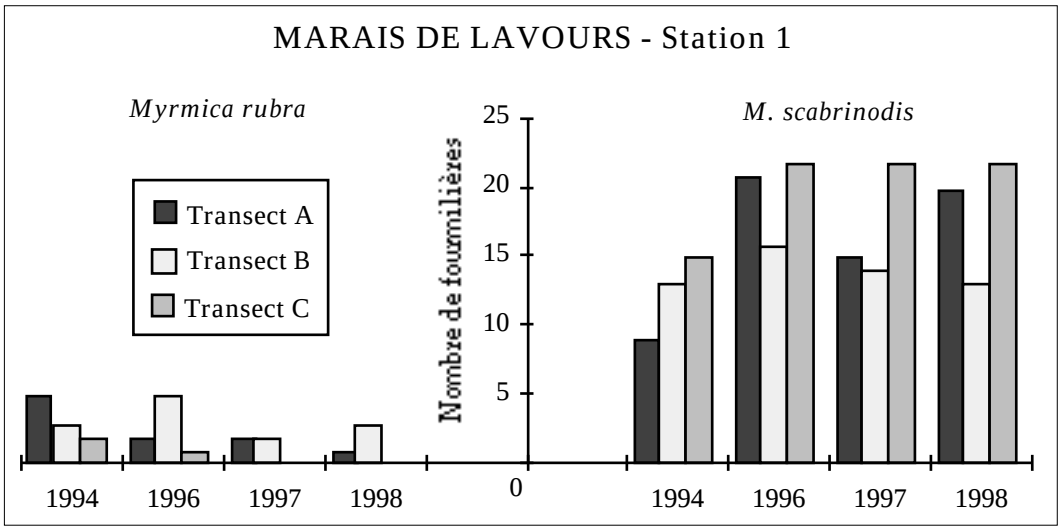


Figure 23 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 1.

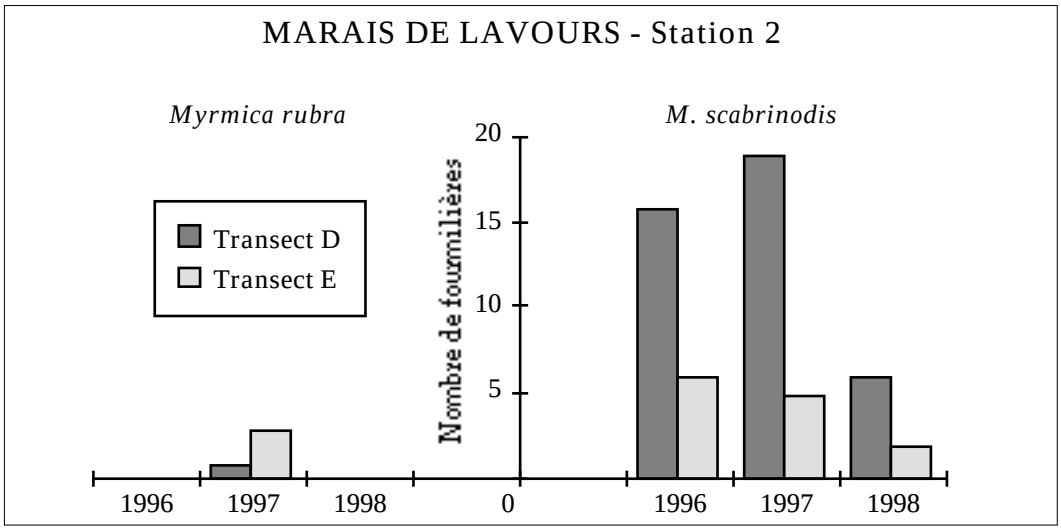


Figure 24 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 2 (aucune fourmilière de *M. rubra* n'a été détectée en 1996 et 1998).

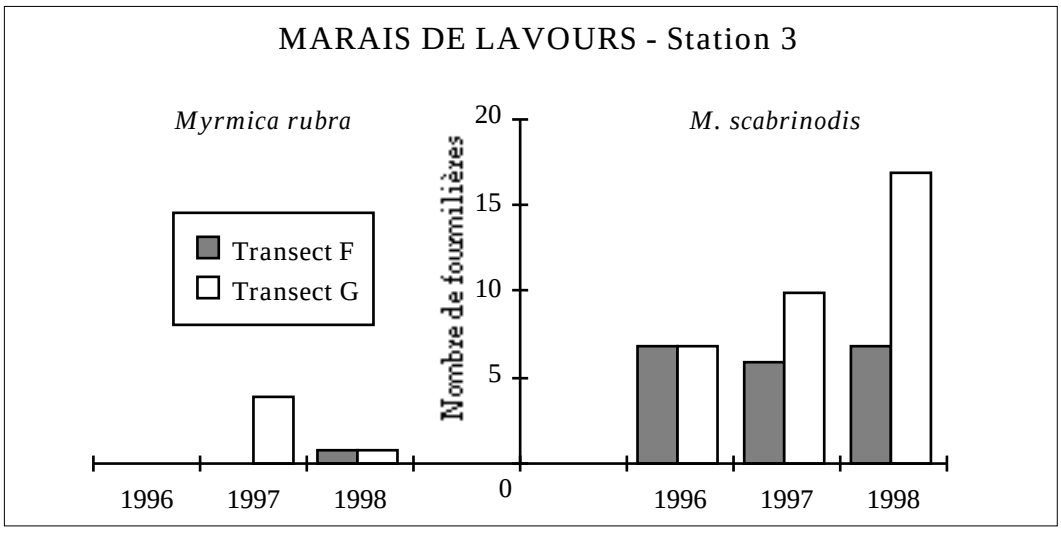


Figure 25 : Nombre de fourmilières détectées dans les transects de la station 3 (aucune fourmilière de *M. rubra* n'a été détectée en 1996).

Tableau 26 : Comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica scabrinodis*.

	M. scabrinodis	1994/96	1994/97	1994/98	1996/97	1996/98	1997/98
station 1	Transect A	**p=0,04**	p=0,24	p=0,06	p=0,32	p=0,88	p=0,40
	Transect B	p=0,58	p=0,85	p=0,85	p=0,72	p=0,72	p=1
	Transect C	p=0,26	p=0,26	p=0,26	p=1	p=1	p=1
station 2	Transect D	-	-	-	p=0,61	p=0,05	**p=0,02**
	Transect E	-	-	-	p=0,76	p=0,21	p=0,30
station 3	Transect F	-	-	-	p=0,78	p=1	p=0,78
	Transect G	-	-	-	p=0,47	p=0,06	p=0,19

La végétation de la station 2 ayant été broyée entre 1996 et 1997, on peut se demander si la découverte de nids de *M. rubra* est une conséquence de ce broyage ou un biais d'échantillonnage.

Le fait que l'on trouve 2,5 fois plus de fourmilières dans le transect D que dans le transect E provient de l'emplacement des transects. Nous avons vu que, par rapport au transect E, le transect D est placé sur une zone où la molinie forme des touradons et permet donc la construction de solarium. Les fourmilières dans le transect E sont donc moins facilement repérables et on soulève là les limites d'une méthode consistant à repérer les fourmilières à vue. Il est indispensable d'associer une méthode comme le piégeage pour conclure de façon certaine à l'absence de fourmis du genre *M. rubra* en 1996. Si c'est le cas, on pourra se questionner sur la fiabilité du comptage des nids puisque selon la topographie et/ou l'hygrométrie les fourmilières sont endogées et donc indécelables.

• *COMPARAISONS INTER-TRANSECTS*

Dans les stations 2 et 3, on note une différence inter-transects du nombre de fourmilières. Dans ces stations, les nids étant surtout endogés, il ne faut sans doute pas donner trop de valeur à ce résultat. Lorsque les nids sont visibles, comme dans la station 1, on trouve un nombre similaire entre les transects.

• *COMPARAISONS INTERSPÉCIFIQUES*

Il n'est pas nécessaire d'appliquer un test statistique pour monter que **le nombre de fourmilières de *M. rubra* est toujours très significativement différent de celui de *M. scabrinodis*** dans tous les transects de toutes les stations.

Suite à 4 années de relevés, nous avons estimé un nombre moyen de 17 fourmilières de *M. scabrinodis*/transect (SE=1,25) soit une densité de 0,34 nid par mètre carré. A titre de comparaison, toujours dans la vallée du Rhône, THOMAS (1984a) estimait cette densité entre 0,48 et 0,65/m² tandis qu'aux Pays-Bas, certaines stations ont plus de 0,8 nid/m² (WYNHOFF, 1996). Le nombre moyen de fourmilières de *M. rubra* est beaucoup plus faible (2/m² ; SE=0,47) donnant une densité de 0,04 nid/m². En 1984, l'estimation de THOMAS s'élevait à 0,25 nid/m². Il existe une très forte variabilité de la densité entre les sites puisqu'en Pologne on enregistre 0,4 nid/m² alors que certains sites, exceptionnels, aux Pays-Bas ont 6,25 nids/m² (WYNHOFF, 1996).

• *COMPARAISONS INTER-STATIONS*

Malheureusement, il est très difficile de comparer les stations car la proportion de nids totalement épigés, et donc la détection des fourmilières, varie fortement et entraîne un biais dans toute tentative de comparaison. Seule la station 1, composée de touradons élevés de carex et de molinie dans lesquels les fourmis construisent leurs solariums, semble avoir été échantillonnée d'une manière quasi-exhaustive à partir des fourmilières observables en surface. On notera que, dans les autres stations, peu de fourmilières (voire aucune dans la station B du marais de Chautagne) sont visibles alors que le piégeage révèle la présence de *Myrmica*.

IV.5.1.3 - ÉCHANTILLONNAGE DES FOURMILIÈRES HORS TRANSECTS

Nous avons échantillonné 3 transects dans la station 1 soit 150 m² pour une densité de 0,31 fourmilière / m² en 1994 (pas de différence significative avec les autres années). Nous avons également échantillonné autour des transects, sur 1,5 mètre, puisque les transects peuvent être prospectés par des ouvrières provenant de colonies extérieures. Ce sont donc 270 m² de plus qui sont échantillonnés dans les lesquels la densité est de 0,33 fourmilières / m². La densité des fourmilières, en dehors des transects, est similaire à celle trouvées à l'intérieur les transects. En définitive, à partir de l'échantillonnage de 420 m² de la station 1, on trouve en moyenne une fourmilière de *Myrmica* pour 3 m².

Le rayon d'activité des *Myrmica* étant d'au moins 2 mètres, il est intéressant de voir que **le nombre de fourmilières est, dans le cas de la station 1, potentiellement suffisant pour que les fourmis prospectent la totalité des transects A, B et C** (Figure 26). Dans un premier temps, si l'on occulte les problèmes de compétition interspécifique entre les fourmis et de proportion entre les différentes espèces, on voit qu'une chenille de *Maculinea*, présente dans l'un des trois transects, se situe dans le champ d'investigation des *Myrmica*.

IV.5.2 - MARAIS DE CHAUTAGNE

Des fourmilières ont pu être décelées dans la station A mais pas dans la station B où elles sont endogées. Le nombre total de fourmilières trouvées d'une année sur l'autre dans cette station A est similaire (χ^2=0,3 ; ddl=2 ; p=0,86). Le nombre de fourmilières de *M. rubra* est très faible chaque année et le nombre de fourmilières de *M. scabrinodis* n'est statistiquement pas différent d'une année sur l'autre (χ^2=0,2 ; ddl=2 ; p=0,91 pour le transect A et χ^2=0,46 ; ddl=2 ; p=0,79 pour le transect B) (Tableau 27).

Tableau 27 : Probabilités critiques des comparaisons inter-annuelles du nombre de fourmilières de *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* dans le marais de Chautagne.

M. rubra	1996 / 97	1996 / 98	1997 / 98
Transect 1	p=0,48	p=0,48	p=1
Transect 2	p=0,48	p=0,48	p=1
M. scabrinodis			
Transect 1	p=0,66	p=0,83	p=0,82
Transect 2	p=0,63	p=0,87	p=0,52

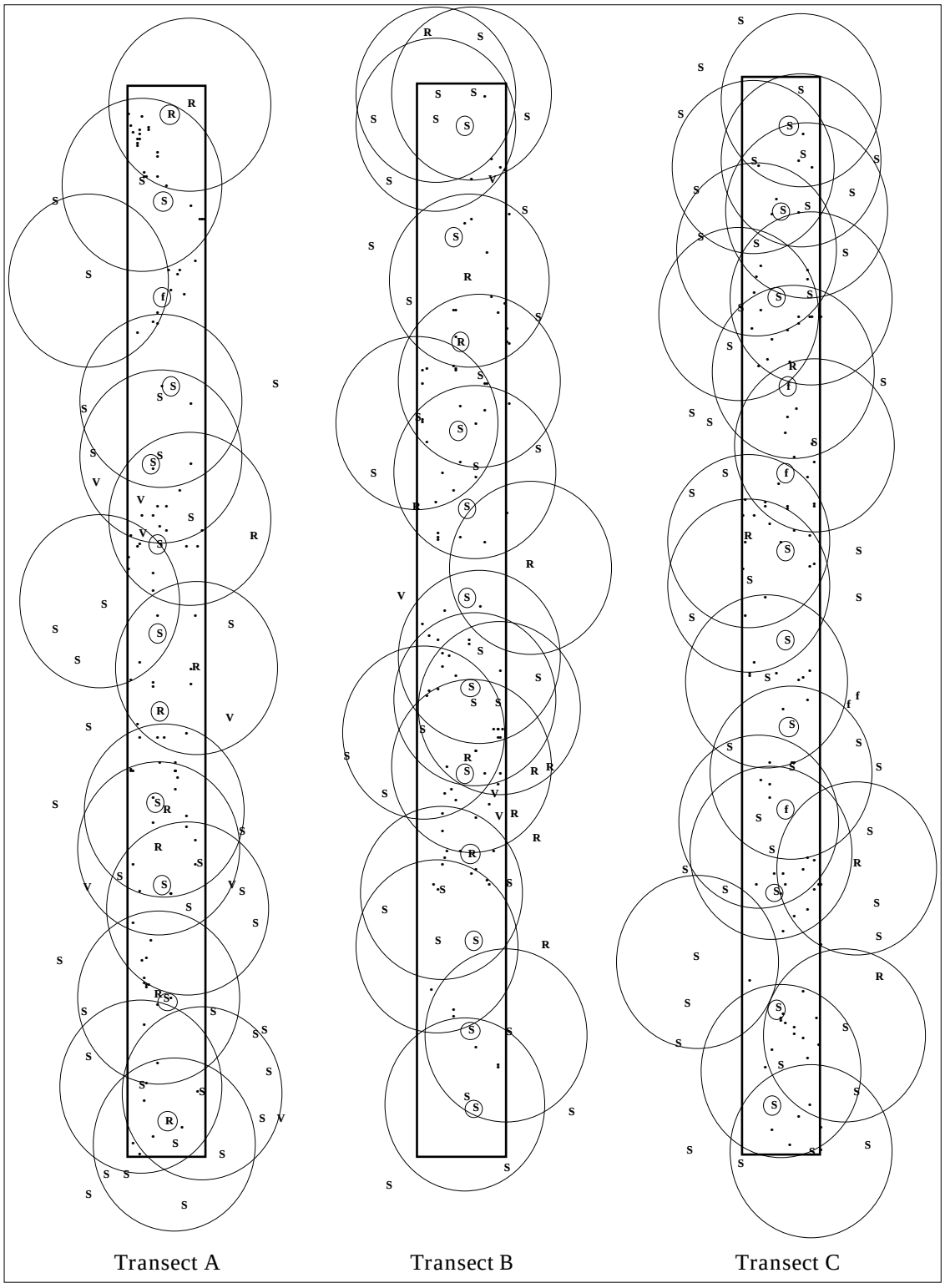


Figure 26 : Représentation graphique des plantes-hôtes, des fourmilières-hôtes et des pièges dans chacun des 3 transects de la station 1.

• = pied de *Sanguisorba officinalis*
S = fourmilière de *Myrmica scabrinodis*
R = fourmilière de *Myrmica rubra*
f = fourmilière de *Formicinae*
V = fourmilière vide
○ = piège

= rayon d'activité des fourmis
(2 mètres autour de la fourmilière)

Entre les deux transects, le nombre de fourmilières de *M. scabrinodis* est différent (χ^2=7,86 ; ddl=1 ; p<0,01) (Figure 27).

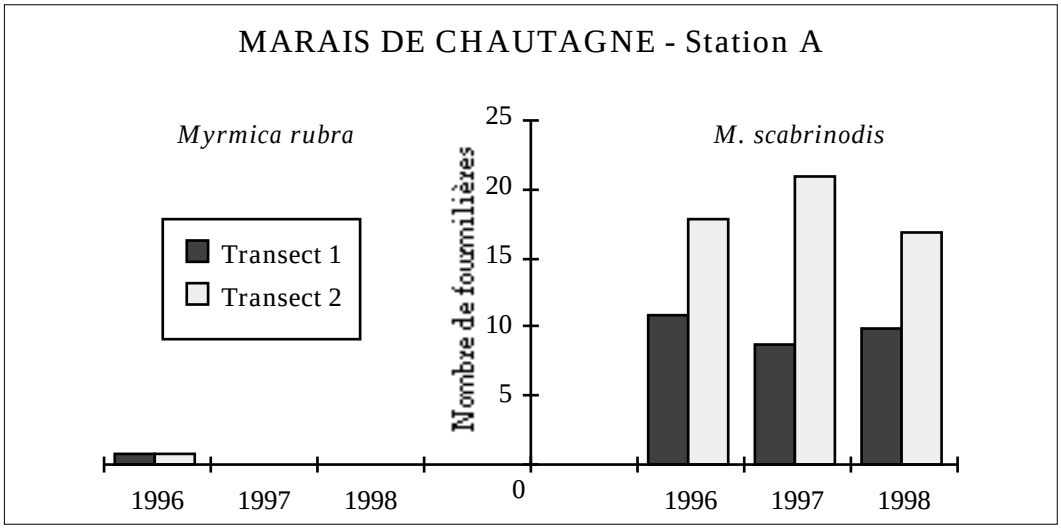


Figure 27 : Histogrammes du nombre annuel de fourmilières de *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* dans les transects de la station A (aucune fourmilière de *M. rubra* n'a été détectée en 1997 et 1998).

Il est difficile de conclure sur cette différence. Y a-t-il réellement une variation du nombre de nids entre deux transects disposés dans la même prairie et distants d'environ 75 mètres ou est-ce dû à un biais de l'échantillonnage ? Nous pouvons seulement conclure que le nombre de fourmilières épigées est différent mais il est surtout intéressant de déterminer s'il existe suffisamment de fourmilières endogées afin que la totalité de la surface des transects soit prospectée par les fourmis.

La représentation graphique de la répartition spatiale des sanguisorbes, des fourmilières et des pièges est donnée pour chacun des transects des marais de Lavours et de Chautagne (cf. annexe V).

IV.6 - LA VARIATION ENTRE LE NOMBRE DE FOURMILIÈRES ET LE NOMBRE DE SANGUISORBES

Cette étude ne porte que sur la station 1 du marais de Lavours. Dans toutes les autres stations, les interventions mécaniques empêchent la formation de touradons de molinie ou de carex sur lesquels les nids sont plus facilement repérables.

S'il est évident que les fourmilières de *Myrmica* peuvent s'installer même en l'absence des plantes-hôtes, on peut se demander si elles se placent à proximité des sanguisorbes lorsqu'elles sont présentes. En 1994 pour chacun des transects A, B et C, nous avons compté dans chaque carré de 1 mètre de long sur 1 mètre de large le nombre de sanguisorbes et le nombre de fourmilières dont le rayon d'activité des ouvrières recouvre ce même carré afin de calculer la corrélation entre les plantes-hôtes et les fourmilières-hôtes. Les coefficients de corrélation sont faibles pour les

transects A et B (r=-0,08 ; p=0,59 pour le transect A et r=-0,11 ; p=0,45 pour le transect C) ce qui suggère qu'**il n'y a pas de corrélation entre le nombre de plantes et le nombre de fourmilières**. Pour le transect B, le coefficient de corrélation est significatif (r=0,34 ; p=0,02). Étant donné la faible valeur du coefficient de détermination (r^2=0,12) et les résultats trouvés pour les autres transects, il y a peut être pour ce transect une tendance mais il ne faut pas conclure trop rapidement qu'il existe une corrélation entre le nombre de fourmilières et le nombre de sanguisorbes dans des placettes de 1 m^2. D'ailleurs, pour l'ensemble de la station, le coefficient de corrélation est très faible r=0,04 ; p=0,65.

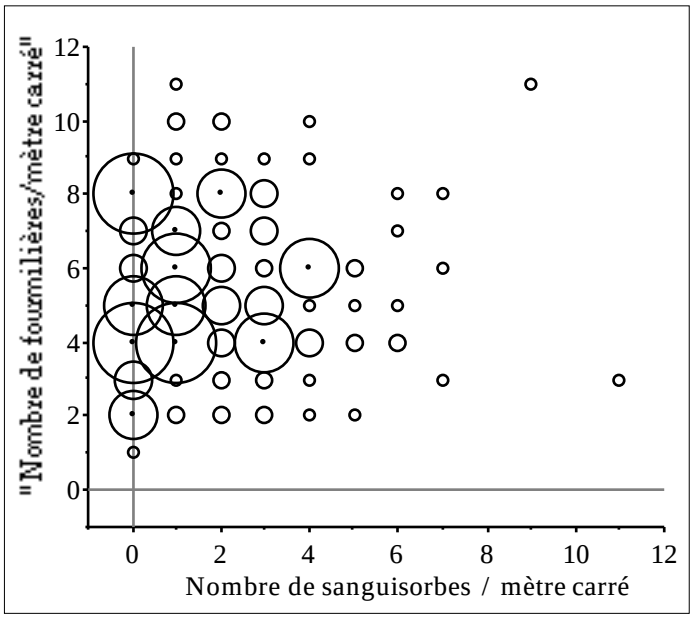


Figure 28 : Relation entre le nombre de sanguisorbes et le "nombre de fourmilières".
La taille des cercles est proportionnelles au nombre de fois où on trouve chaque combinaison.

On peut également calculer le coefficient de corrélation entre le nombre de sanguisorbes et le nombre "réel" de fourmilières dans chaque mètre carré des 3 transects de la station 1. Ces coefficients sont très faibles dans chacun des trois transects (r=-0,04 ; p=0,78 pour le transect A ; r=0,004 ; p=0,98 pour le transect B et r=0,05 ; p=0,76 pour le transect C).

La même opération est réalisée pour des placettes de 4 mètres carrés afin d'avoir dans les placettes les agrégats entiers. Les coefficients de corrélation sont toujours très faibles (r=-0,04 ; p=0,91 pour le transect A ; r=0,13 ; p=0,69 pour le transect B et r=0,04 ; p=0,89 pour le transect C). A cette échelle, les fourmilières ne semblent pas non plus s'installer à proximité des zones riches en sanguisorbes.

Nous avons vu que le nombre de sanguisorbes a fortement chuté depuis 1994. Par contre, le nombre de fourmilières qui a augmenté entre 1994 et 1996 semble s'être stabilisé. Devant le faible nombre de répétitions, il ne s'agit que d'une tendance mais l'absence de prélèvement de la matière morte, si elle a un effet sur les plantes, n'a pas forcément un effet, en 3 ans, sur les fourmilières.

IV.7 - LA RÉPARTITION SPATIALE DES FOURMILIÈRES

A chaque fourmilière trouvée, nous avons regardé, dans un rayon de 2 mètres, à quelle espèce appartient son plus proche voisin. Sur un échantillon de 43 fourmilières de *M. scabrinodis*, il apparaît que 84% des fourmilières les plus proches sont également des nids de *M. scabrinodis* et 16% sont des *M. rubra*. Toutefois, sur la zone étudiée, la proportion de fourmilières de *M. scabrinodis* n'est pas identique à celle de *M. rubra*. Sur l'ensemble des nids détectés, 80% appartiennent à l'espèce *M. scabrinodis* et 20% à *M. rubra*. Si le plus proche voisin d'une fourmilière a autant de chance d'appartenir à l'une ou l'autre des deux espèces, un nid aura alors comme plus proche voisin une fourmilière de *M. scabrinodis* dans 68% des cas et une fourmilière de *M. rubra* dans 32% des cas. Sur la station 1, **les fourmilières de *M. scabrinodis* ont fréquemment comme plus proche voisin un nid de la même espèce** (χ^2=5,19 ; ddl=1 ; p=0,02). Par rapport à ce qui est attendu, elles ont donc moins rarement un nid de *M. rubra* comme plus proche voisin. Ceci n'est pas étonnant puisque l'on sait que les *Myrmica* sont capables d'occuper un espace par bourgeonnement de la colonie. Il est d'ailleurs fort probable que les fourmilières les plus proches forment une même colonie.

Étant donné le nombre plus réduit de fourmilières de *M. rubra* observables en prairie, nous n'avons qu'un échantillon de 11 nids de *M. rubra* pour lesquels nous avons cherché le plus proche voisin : 27% sont de la même espèce tandis que 73% sont des nids de *M. scabrinodis*. Nous avons donc des proportions semblables à celles attendues dans le cas où **le plus proche voisin de *M. rubra* est indifféremment l'une des deux espèces** (χ^2=0,10 ; ddl=1 ; p=0,75). Nous ne retrouvons pas la même tendance que précédemment peut être à cause du faible échantillon que nous avons à notre disposition. Une étude de ELMES (1974) montre que les colonies de *M. rubra* sont en moyenne à environ 1,8 mètre de leur voisin le plus proche qui est également un nid de *M. rubra*. Dans notre situation, on peut noter que dans le cas des fourmilières de *M. scabrinodis*, le plus proche voisin, que ce soit *M. scabrinodis* ou *M. rubra*, est souvent situé à plus de 1 mètre alors que les voisins de *M. rubra* notamment lorsqu'il s'agit de la même espèce sont plus proches (Tableau 28). Les échantillons sont malheureusement très faibles et il faut donc émettre quelques réserves quant à la fiabilité de tels résultats.

Tableau 28 : Nombre de fourmilières voisines réparties dans quatre classes de distances

	0m - 0,5m	0,5m - 1m	1m - 1,5m	1,5m - 2m
M. scabrinodis - M. scabrinodis	2	9	19	6
M. scabrinodis - M. rubra	0	1	4	2
M. rubra - M. rubra	1	2	0	0
M. rubra - M. scabrinodis	0	2	4	2

IV.8 - LE PIÉGEAGE DES FOURMIS

En raison des difficultés à trouver les fourmilières, il était indispensable de procéder à des piégeages de fourmis pour compléter l'échantillonnage.

IV.8.1 - LES PIÉGEAGES DANS LES TRANSECTS

• *VARIATIONS INTRA-ANNUELLES*

Douze pièges sont installés chaque année dans les transects de la station 1. Ils sont distants de 2 mètres ce qui correspond à la distance d'activité d'une *Myrmica*. Au cours d'une même année, plusieurs piégeages ont été réalisés pour voir si ce sont toujours les mêmes espèces qui sont attirées. On prend toutefois le soin d'espacer les piégeages de quelques jours afin qu'il n'y ait pas de phénomène d'accoutumance au sucre (Tableau 29 ; Figure 29).

Tableau 29 : Résultats des piégeages de *Myrmica sp.* à l'intérieur des transects en 1994.

		Transect A	Transect B	Transect C
	Espèces attirées		nombre de pièges	
Date 1	*Myrmica rubra*	3	2	1
	Myrmica scabrinodis	6	7	10
	autres ou pièges vides	3	3	1
Date 2	*Myrmica rubra*	4	2	0
	Myrmica scabrinodis	6	5	6
	autres ou pièges vides	3	5	6
Date 3	*Myrmica rubra*	2	2	0
	Myrmica scabrinodis	8	4	9
	autres ou pièges vides	2	6	3
Date 4	*Myrmica rubra*	4	3	0
	Myrmica scabrinodis	7	7	8
	autres ou pièges vides	2	2	4
Date 5	*Myrmica rubra*	5	2	0
	Myrmica scabrinodis	5	6	6
	autres ou pièges vides	3	4	6
Date 6	*Myrmica rubra*	3	4	0
	Myrmica scabrinodis	7	7	9
	autres ou pièges vides	2	1	3

Le total par date peut dépasser 100%, un piège pouvant attirer plusieurs espèces

Une analyse de variance à 2 facteurs montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les trois transects ($F=0,1$; $p=0,91$), c'est à dire que sur les 12 pièges d'un transect, le nombre de *M. rubra*, *M. scabrinodis*, ainsi que le nombre de pièges vides ou attirant des fourmis d'un autre genre est le même dans chacun des trois transects. Par contre, il existe une différence significative entre les espèces attirées ($F=66,39$; $p<0,001$) donc, pour chaque transect, le nombre de pièges attirant des *M. rubra* est différent de celui attirant des *M. scabrinodis*.

Le test de comparaison de proportions pour chaque groupe entre chaque transect nous montre que les espèces de fourmis ne sont pas attirées par le même nombre de pièges ($\chi^2=20,66$; ddl=4 ; $p<0,001$). Dans le transect C, le nombre de pièges attirant des *M. rubra* est plus faible que dans les transects A et B. A l'inverse, le nombre de pièges attirant des *M. scabrinodis* est plus

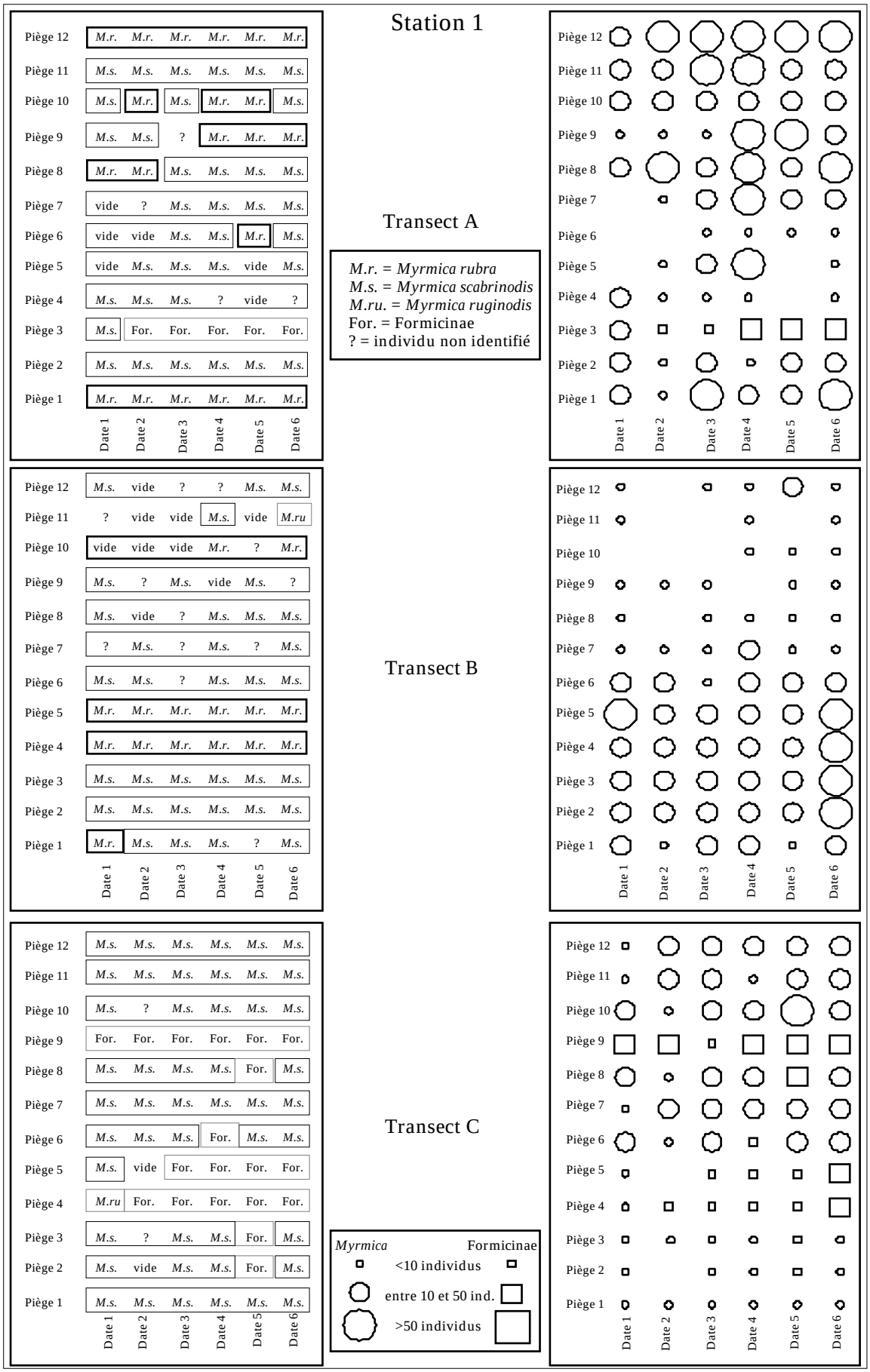


Figure 29 : Nombre et espèces piégées à différentes dates dans les transects de la station 1.

élevé dans ce transect C que dans le transect B. En ce qui concerne le nombre de pièges vides ou attirant des fourmis d'un autre genre que celui des *Myrmica*, les trois transects ne présentent pas de différences significatives.

Dans le transect A, le nombre de *M. scabrinodis* attiré est significativement différent du nombre de pièges vides ou attirant des fourmis d'une autre espèce que *Myrmica*. Dans ce transect, les pièges attirent essentiellement *M. rubra* et *M. scabrinodis*. Dans le transect B, le nombre de *M. rubra* est plus faible alors que le nombre de pièges vides ou attirant une autre espèce de fourmis est plus élevé. Enfin, dans le transect C, on trouve principalement des *M. scabrinodis* et pratiquement pas de *M. rubra.*

En observant l'espèce de fourmi capturée par un même piège placé rigoureusement au même endroit à chaque date, on constate que dans le transect A, 92% (n=60) des espèces piégées sont les mêmes que celles des dates précédentes. Pour le transect B, lorsque le piège n'est pas vide, il s'agit, à une exception près, toujours la même espèce qui est capturée d'une date à l'autre (n=29). Pour le transect C, l'installation de Formicinae fait que 83% des pièges attirent la même espèce entre 2 dates (n=52). Dans les autres stations du marais de Lavours mais également dans les stations du marais de Chautagne, les variations intra-annuelles entre deux dates de piégeage montre une tendance similaire puisque **plus de 80% des pièges attirent la même espèce entre deux dates de piégeage**.

• *VARIATIONS INTRA-ESTIVALES*

Nous avons, dans les transects de la station A du marais de Chautagne, répété les piégeages à plusieurs dates clés de l'été. Nous avons deux dates en juillet durant la période de vol des *Maculinea* (dates 1 et 2), une date en août après une fauche récente et lorsque les populations de *Maculinea* commencent à décliner (date 3) et une date tardive, en septembre, où plus aucun *Maculinea* adulte n'est visible mais avec un début de régénération de la végétation (date 4). Les espèces piégées à chaque date sont sensiblement toujours les mêmes mais il est intéressant de voir que le nombre d'individus fluctue. Avant la fauche, tous les pièges du transect 1 attiraient des fourmis ce qui n'est plus le cas après la fauche. Seulement 1 piège sur les 6 en zone de fauche attire des fourmis à la date 4 (Tableau 30).

Tableau 30 : Pourcentage de pièges attirant des fourmis avant et après une fauche.

	avant la fauche		après la fauche	
	date 1	date 2	date 3	date 4
Transect 1 (6 pièges en zone fauchée)	100%	100%	67%	17%
Transect 2 (9 pièges en zone fauchée)	78%	67%	56%	0%

Dans le transect 2, le nombre de pièges attirant des fourmis est également plus faible après la fauche. On peut se demander si **le pourcentage de pièges attirant des fourmis décroît** suite à la perturbation ou s'il y a simplement un effet de la date. Or, ce déclin s'observe également pour les pièges situés dans la partie embroussaillée de la parcelle. Dans le transect 2, aucun piège n'attire de fourmis à la date 4. Comme il n'y a pas eu d'intervention dans cette zone, on penchera donc plus pour un effet date que pour un effet

fauche. D'ailleurs, la cartographie des fourmilières effectuée avant la fauche permet un suivi de chacun des nids et, une fois la fauche réalisée, il a été possible de retrouver toutes les fourmilières. Le solarium qui se développe sur les petites touffes de molinie et de carex permettant de repérer chaque fourmilière est détruit par l'action mécanique de la fauche mais la structure principale du nid, souterraine, est conservée. Notre échantillon est ici très faible et les valeurs doivent être perçues que comme indicatrices de tendances. Même à la suite d'une perturbation, des individus sont potentiellement piégeables et leur absence lors de l'ultime piégeage en septembre est sans doute une conséquence de la date tardive.

• *VARIATIONS INTER-ANNUELLES*

Environ 90% des pièges capturaient la même espèce fourmi en 1996 et en 1997 pour la station 1 (n=35). Pour les stations 2 (n=21) et 3 (n=16) le pourcentage s'élève à près de 70%. Au total, sur le marais de Lavours, nous avons 3 chances sur 4 (n=72) pour qu'un piège attire la même espèce d'une année sur l'autre. Entre 1997 et 1998, les résultats sont semblables puisqu'environ 80% pièges pour les station 1 (n=33) et 3 (n=21) et près de 95% pour la station 2 (n=17) attirent la même espèce. En définitive, ce sont plus de 80% des pièges (n=71) du marais de Lavours qui attirent la même espèce.

D'une manière générale, **un piège attire donc la même espèce de fourmi (*Myrmica* ou autres formicidae) d'une année sur l'autre** mais la composante "fourmilière" n'est pas figée et peut évoluer rapidement avec de nombreux déplacements des colonies.

Malgré le faible nombre de répétitions, il semblerait que l'évolution spontanée de la végétation soit défavorable aux espèces de *Myrmica* et favorise le développement des Formicinae (Tableau 31).

Tableau 31 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 1 du marais de Lavours.

	1994	1996	1997	1998
M. rubra	31%	19%	19%	11%
M. scabrinodis	75%	92%	81%	55%
Formicinae	11%	8%	22%	33%

Le total par année peut dépasser 100%, un piège pouvant attirer plusieurs espèces

Suite au broyage de la végétation de la station 2, le nombre de pièges attirant *M. rubra* a chuté puis il est encore plus faible après une année. Le milieu est alors relativement ouvert et l'insolation élevée. Le nombre de pièges hébergeant *M. scabrinodis* après une diminution remonte progressivement peut être à cause d'une destruction des nids pendant l'hiver au moment de l'intervention. Le pourcentage de Formicinae reste faible par contre, le nombre de pièges vide augmente (Tableau 32). Là encore, nous n'avons pas assez d'années d'études pour confirmer ou infirmer ces tendances.

Tableau 32 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 2 du marais de Lavours.

	1996	1997	1998
M. rubra	12%	8%	4%
M. scabrinodis	85%	65%	69%
Formicinae	8%	8%	4%
vide	-	19%	23%

Le total par année peut dépasser 100%, un piège pouvant attirer plusieurs espèces

Dans la station 3, la fauche a eu lieu entre l'été 1996 et l'été 1997. Il est normal d'observer un décalage d'une année dans la diminution du nombre de pièges attirant *M. rubra*. En effet, c'est durant l'été 1997 que cette espèce, qui se développe préférentiellement dans les milieux ombragé (cf. annexe I, page 184), a dû subir une insolation élevée défavorable à son développement et perceptible l'année suivante. *M. scabrinodis*, espèce des milieux ouverts, profite par contre de conditions optimales en 1997 pour s'implanter ce qui explique le fort pourcentage de ces fourmis piégées en 1998 (Tableau 33).

Tableau 33 : Pourcentage de pièges attirant chaque espèce dans la station 3 du marais de Lavours.

	1996	1997	1998
M. rubra	23%	23%	4%
M. scabrinodis	46%	65%	81%
Formicinae	-	8%	4%
vide	31%	8%	12%

Le total par année peut dépasser 100%, un piège pouvant attirer plusieurs espèces

• *ÉTUDE SPATIALE DE LA RELATION FOURMILIÈRE - PIÈGE*

Nous avons également étudié l'espèce piégée et la proximité des différentes fourmilières environnantes. On remarque que **généralement les pièges attirent des individus de la (ou des) fourmilière(s) la (ou les) plus proche(s)**. Parfois, les pièges peuvent attirer plusieurs espèces si leurs colonies ne sont pas trop éloignées. Plus rarement, les pièges attirent plusieurs genres si leurs fourmilières sont à proximité. Ce cas est plus rare car il y a souvent, entre les genres, une compétition et donc un genre dominant. Enfin, il arrive que certains pièges attirent une espèce alors que ce sont des nids d'une autre espèce qui sont plus proches. Il faut peut être corréler ce phénomène à la topographie : une fourmilière peut être située à 50 centimètres d'un piège mais la végétation, la structure ou le degré d'inondation du sol peut gêner la progression des ouvrières ou le marquage de la piste phéromonale par rapport à une fourmilière qui serait plus éloignée mais dont l'accès au piège serait direct et non perturbé. Il faut également envisager le fait que les fourmis, autour de leur nid, ont des directions privilégiées de recherche de nourriture sur lesquelles elles s'engagent préférentiellement lors de l'affouragement. Dans ce cas, elles peuvent ne pas percevoir immédiatement une source de nourriture située à proximité de leur fourmilière.

Lorsque l'on regarde le nombre approximatif de fourmis capturées par piège, on s'aperçoit qu'il ne semble pas y avoir de relation entre un

pourcentage élevé d'individus piégés et la proximité des nids par rapport aux pièges. On peut avoir une fourmilière relativement proche du piège et trouver, suivant les dates de piégeage, des effectifs plus ou moins forts. Pour certains pièges, malgré la présence d'une fourmilière à quelques centimètres, peu ou pas de fourmis sont récoltées. Pour d'autres, la proximité d'une fourmilière permet la capture d'un grand nombre d'individus. Ceci s'explique par le fait que, sur de faibles distances autour du nid, les ouvrières privilégient certaines pistes (cf. annexe I, page 189). Il semble que certains pièges attirent un plus grand nombre de fourmis que d'autres et donc que l'activité est plus élevée dans certaines zones des transects (Figure 26).

Concernant les pièges attirant les deux espèces de *Myrmica*, on remarque qu'il est rare de trouver en même temps les deux espèces sous le même piège à la même date. Lorsque c'est le cas, il s'agit souvent d'un individu d'une espèce parmi plusieurs individus de l'autre espèce. Une fourmilière de *Myrmica* peut parfois héberger des individus d'une autre espèce (cf. annexe I, page 191) et ce sont donc peut être les fourmis d'une même colonie qui sont attirées sous le piège. Plus généralement, suivant les dates de piégeage, c'est une espèce qui est piégée puis l'autre. On peut alors se demander si cela est dû à un phénomène de compétition interspécifique où si la dynamique des fourmilières est extrêmement rapide et que certains nids peuvent s'installer entre certaines dates de piégeage.

IV.8.2 - LES PIÉGEAGES HORS TRANSECTS

Des piégeages complémentaires nous apportent d'autres informations. **Dans la région Rhône-Alpes, *Myrmica rubra* évolue essentiellement dans les bois** et non pas dans les prairies abandonnées depuis 3 à 5 ans (WARREN, 1987c ; WYNHOFF, 1996). En effet, que ce soit en Chautagne (barrière boisée entre deux parcelles de la station C) ou à Lavours (bois entre les stations 2 et 3) 85% des pièges (n=60) attirent cette espèce. A l'inverse, ces zones ombragées où la végétation herbacée au sol est éparse voire absente sont défavorables à *M. scabrinodis* puisque moins de 10% des pièges en sont pourvus. Les pièges restants sont vides ou attirent d'autres genres de fourmis. De la même façon, des piégeages sur la station B du marais de Chautagne indiquent que *M. rubra* nidifie essentiellement dans le bois qui sépare cette station à la station A. Contrairement à notre attente, les pièges situés dans les bosquets arbustifs situés au milieu de la prairie n'attirent que très peu cette espèce. Malgré l'ombrage, les températures estivales très élevées semblent défavorable à leur implantation.

Lorsque l'on compare le peuplement de fourmis des pairies et des lisières, plusieurs cas de figures se présentent selon les caractéristiques topographiques, hygrométriques, floristiques et de gestion spécifiques. Deux prairies de fauche dans le marais de Chautagne, apparemment semblables, présentent des résultats différents. Dans une station située au sud, proche du lac du Bourget, 2/3 des pièges placés en lisière (n=45) attirent *M. rubra*, 10% *M. scabrinodis* et le reste étant vides ou attirant d'autres espèces. Dans une station plus au nord, toujours en lisière, 2/3 des pièges attirent des Formicinae (*Lasius sp.*), les pièges restant attirant autant de *M. rubra* que *M. scabrinodis*. Concernant les piégeages en milieu ouvert (centre de la prairie), près de la moitié des pièges de la première station sont vides ou attirent des

fourmis d'un autre genre tandis que l'autre moitié attire préférentiellement *M. scabrinodis* (80% contre 20% *M. rubra*) (n=45). Dans la deuxième station, si l'on excepte les 3/4 des pièges qui n'attirent ni *M. rubra* ni *M. scabrinodis*, seule l'espèce *M. scabrinodis* est observée sous les pièges restant. Ces résultats confirment que *M. rubra* se développe essentiellement dans les milieux avancés où la végétation est élevée tandis que *M. scabrinodis* nécessite des milieux plus ouvert où l'insolation est plus forte. Toutefois, chaque prairie est spécifique et doit être analysée individuellement. Il est, par exemple, important de bien connaître l'historique de la gestion des stations étudiées. En effet, le piégeage dans une zone embroussaillée depuis plusieurs années puis restaurée par broyage peut donner des résultats un peu différents. Si les résultats sont similaires en lisière de bois où les *Myrmica* attirées appartiennent toujours à l'espèce *M. rubra*, il est a priori plus surprenant de constater qu'en pleine prairie on trouve surtout cette espèce et rarement *M. scabrinodis*. Il est probable que, suite à une perturbation récente, les fourmilières de *M. rubra* n'ont pas eu le temps de décliner et celles de *M. scabrinodis* de s'installer. La première insolation estivale va progressivement provoquer le déclin de *M. rubra* et inversement permettre l'implantation de *M. scabrinodis*.

Plusieurs séries de piégeages ont été effectués, dans la station 1 du marais de Lavours, à la base des sanguisorbes. Comme pour les piégeages réalisés dans les transects, l'espèce capturée majoritairement est *M. scabrinodis* alors que quelques pièges contenaient *M. rubra* ou des Formicinae. **Il n'y a pas de relations privilégiées entre les *Myrmica* et les sanguisorbes**, les ouvrières de différents genres de Formicidae ayant été observés patrouillant sur ces plantes.

IV.9 - LA DENSITÉ DES POPULATIONS DE *M ACULINEA*

IV.9.1 - LES ÉTUDES PILOTES

• *SUR LE MARAIS DE LAVOURS*

Le comptage des papillons, le long de transects de longueurs connues, a débuté en 1996 sur les station 2 et 3. Il concerne des strates végétatives diverses puisque les transects sont alors placés dans des milieux ouverts de plus ou moins grande surface et des milieux arbustifs. Nous avons échantillonné un milieu ouvert de faible surface coincée entre un bois et une zone embroussaillée et un autre, de plus grande surface, au sud de la même station. Nous avons retenu le nombre maximal de contacts visuels obtenu lors d'un passage sur un transect de 65 mètres et nous avons pu calculer quelle serait, au mieux, la longueur de transect à échantillonner (Tableau 34) sur chacune des zones.

Tableau 34 : Longueur estimée des transects à échantillonner dans le marais de Lavours à partir des étude pilotes effectuées en 1996.

$\hat{L}$: Longueur estimée (en mètres) du transect à parcourir
L : Longueur (en mètres) du transect parcouru
%CV : Coefficient de Variation

Lavours			$\hat{L}$ (m)			
			%CV			
	L (m)	n	5%	10%	15%	20%
Station 2						
milieu ouvert Nord	65	26	3000	750	333	188
broussailles	65	21	3714	929	412	232
milieu ouvert sud	65	38	2053	513	228	128
Station 3						
milieu ouvert	65	15	5200	1300	578	325

Sur la station 2, en milieu ouvert, on estime la longueur à parcourir à environ 150 mètres pour obtenir une précision de 20 %, 600m pour 10% et 2 500m pour un coefficient de variation de 5%. Pour la station 3, ce sont des transects de 1 300 mètres qu'il faut parcourir pour avoir une précision de 10% et de plus de 5 kilomètres pour obtenir une précision de 5%.

• *SUR LE MARAIS DE CHAUTAGNE*

Quatre parcelles différentes ont été prospectées et dans le meilleur des cas, selon les parcelles, nous avons obtenu 13 à 15 contacts sur 65 mètres de transect (Tableau 35).

Tableau 35 : Longueur estimée des transects à échantillonner dans le marais de Chautagne à partir des étude pilotes effectuées en 1996.

$\hat{L}$: Longueur estimée (en mètres) du transect à parcourir
L : Longueur (en mètres) du transect parcouru
%CV : Coefficient de Variation

Chautagne			$\hat{L}$ (m)			
			%CV			
	L (m)	n	5%	10%	15%	20%
	65	13	6000	1500	667	375
	65	15	5200	1300	578	325

En Chautagne, les longueurs de transect doivent être sensiblement similaires à la station 3 du marais de Lavours.

Certaines zones étudiées sont restreintes et il est difficile de placer un grand nombre de transects. Par exemple, sur une petite parcelle du marais de Chautagne, une étude pilote nous a permis de détecter en moyenne 8 individus sur 2 transects de 65 m. Si on considère que cette parcelle ne peut supporter que 3 transects et étant donné le nombre de détections observées, on estime qu'au mieux on obtiendra un $CV(\hat{D})$ d'environ 50%. On voit donc que la précision de l'estimation de la densité est faible et l'étude de la densité

par la méthode du *Line transect* n'apportera probablement pas d'informations utiles.

IV.9.2 - L'ÉTUDE DU *LINE TRANSECT*

Nous avons donc mis en place des transects non délimités en largeur et noté la distance perpendiculaire par rapport à la ligne du transect de chaque papillon observé. Comme il a été précisé précédemment, il faut que certaines conditions soient respectées :

- tous les papillons situés sur le transect doivent être détectés,
- si le papillon est en vol, l'observateur doit estimer la distance au moment de sa perception,
- les distances doivent être mesurées le plus précisément possible et il ne faut pas compter plus d'une fois le même individu.

Lorsque les animaux observés apparaissent en groupes, l'estimation de la densité doit être corrigée par la taille des groupes. Le coefficient de variation est alors plus élevé, et donc moins précis, que lorsque l'analyse porte sur des individus (SOUTHWELL & WEAVER, 1993). Pour le comptage des *Maculinea*, chaque individu est considéré comme un objet indépendant.

Sur le terrain, nous avons procédé à une troncature des distances extrêmes c'est à dire les distances supérieures à 10 mètres. En effet, le faible nombre de *Maculinea* et de papillons morphologiquement proches permet un repérage fiable jusqu'à une dizaine de mètres mais, au delà de cette distance, la détermination des individus devient délicate. Nous avons ensuite procédé à un découpage par classes, plusieurs troncatures étant testées. Le découpage minimal est de quatre classes et le découpage maximal correspond à 10 intervalles de distance de 1 mètre chacun. Par exemple, pour estimer la densité, en 1998, de *M. teleius* de la station 2 du marais de Lavours, nous avons parcouru à différentes dates un transect d'une longueur totale de 1 810 mètres. Le transect est divisé en 17 portions d'une centaine de mètres.

La visibilité depuis la ligne étant identique pour chaque date, la probabilité de détection est calculée, à chaque troncature, pour l'ensemble des valeurs relevées lors des différentes dates. Chacun des 3 modèles décrits précédemment est ajusté aux données observées et celui ayant le meilleur AIC est retenu. Après différents tests, il nous a semblé judicieux d'éliminer le modèle *hazard rate* qui surestime constamment les valeurs des densités. La meilleure troncature a été sélectionnée en se basant sur la plus forte valeur de Chi-p. Dans cet exemple concernant 5 dates de suivi, les meilleures estimations de densité sont données lorsque l'on conserve 7 classes d'intervalle de 1 mètre (Tableau 36).

Tableau 36 : Densités estimées de *Maculinea teleius* dans la station 2 du marais de Lavours pour différentes troncatures.
L : Longueur totale (en mètres) des transects parcourus
T : Longueur de la troncature (en mètres)
n : Nombre d'objets observés
hn / cos : modèle semi-normal ajusté aux cosinus ; unif / cos : modèle uniforme ajusté aux cosinus
AIC : valeur du critère d'Akaike
Chi-p : probabilité d'ajustement du test du Chi2
f(0) : valeur de la fonction densité de probabilité sur la ligne de marche
p : probabilité d'observer un objet dans une surface donnée
ESW : largeur efficace
D : Densité estimée par hectare avec, entre parenthèses, le coefficient de variation.

L (m)	9050	9050	9050	9050	9050	9050	9050
T (m)	4	5	6	7	8	9	10
n	310	336	361	368	378	379	382
modèle	hn / cos	hn / cos	hn / cos	unif / cos	hn / cos	hn / cos	hn / cos
m	2	3	4	5	5	5	5
AIC	780,93	965,66	1149,4	1220,6	1320,7	1336,7	1376,7
Chi-p	0,49	0,65	0,67	**0,78**	0,03	0,01	0,01
f(0)	0,55	0,52	0,50	0,47	0,45	0,44	0,41
p	0,45	0,39	0,34	0,30	0,28	0,25	0,25
ESW	1,80	1,94	2,01	2,11	2,23	2,29	2,47
D (d1)	179 (11,7)	176 (11,8)	177 (11,8)	**170** (11,5)	161 (11,7)	157 (11,4)	146 (11,2)
D (d2)	95 (14,6)	104 (13,9)	111 (13,6)	**109** (13,2)	109 (13,2)	106 (12,9)	100 (12,7)
D (d3)	55 (18,2)	58 (17,4)	59 (17,1)	**56** (16,9)	56 (16,8)	54 (16,6)	52 (16,3)
D (d4)	104 (14,1)	101 (14,1)	106 (13,8)	**103** (13,5)	99 (13,6)	98 (13,3)	91 (13,1)
D (d5)	41 (20,6)	40 (20,4)	43 (19,6)	**43** (18,9)	43 (18,6)	42 (18,4)	40 (18,1)
D	95 (26,4)	96 (25,6)	99 (25,0)	**96** (24,4)	94 (23,7)	91 (23,5)	86 (23,0)

D'après les résultats, on conclut qu'il y avait une centaine de papillons à l'hectare sur cette station. Le coefficient de variation, proche de 25%, donne un intervalle de confiance à 95% s'étalant de 52 *M. teleius* à l'hectare à 179 / ha. Les comptages ont tous été effectués en fin de matinée du 23 juillet au 10 août. On s'aperçoit que les densités estimées sont très différentes selon les dates ce qui peut être dû aux conditions météorologiques parfois défavorables ou à la décroissance du nombre d'individus en fin de saison. Trois jours de pluie ont précédé les comptages de la date 3 caractérisée par fréquents passages nuageux et un peu de vent et donc jouant sans doute sur le faible nombre d'observations et la faible valeur estimée. Lors de la dernière date, le 10 août, la période de vol maximale du *M. teleius* est passée et le nombre d'individus chute progressivement.

• *LE MARAIS DE LAVOURS*

Devant le faible nombre de papillons observés sur la station 1, la méthode du *Line transect* n'a pas été utilisée. Les résultats concernent donc les parcelles 2 et 3. Concernant la parcelle 2, un comptage a été réalisé en milieu ouvert et un autre en milieu embroussaillé. Dans un premier temps, l'estimation des densités a été réalisée sur l'ensemble des *Maculinea* observés c'est à dire en confondant les deux espèces *M. teleius* et *M. nausithous* puis en ne tenant compte que des *M. teleius*. En général, le nombre peu élevé de *M. nausithous* empêche toute analyse par cette

méthode. Nous avons trois années de comptage, de 1996 à 1998, et l'objectif est de pouvoir dégager une comparaison spatiale et temporelle des densités.

En 1996 et 1997, le protocole consistait à parcourir des transects de longueur relativement réduite - 65 ou 100 mètres - plusieurs fois afin d'avoir un certain nombre de répétitions. Ce protocole était imposé par la configuration des stations (la parcelle 2 était hétérogène en 1996 et donc fragmentée en sous-unités tandis que la station 3, plus homogène, est de faible surface) et il nous semblait que l'attention des observateurs pouvait rapidement diminuer s'ils avaient de longs transects à parcourir et notamment si le nombre de contacts est important. Mais tracer un transect qui n'échantillonne pas toute la parcelle ne permet pas d'avancer une densité de façon correcte sur une surface autre que celle observée et il est donc difficile d'énoncer un nombre d'individu *N* pour l'ensemble d'une parcelle sans qu'il soit biaisé. Les densités estimées ne sont alors que des indices que l'on cherchera à comparer d'une année sur l'autre.

Un échantillonnage systématique est sans doute préférable mais souvent difficilement réalisable car extrêmement coûteux en temps et en concentration. Devant le nombre restreint de contacts observés sur un transect de 100 mètres de long, nous avons testé, en 1998, un comptage sur un transect de longueur plus conséquente. Nous avons donc placé sur la station 2, dont la majeure partie a été broyée avant l'été 1997, un transect d'une longueur totale de 1 810 mètres.

Tableau 37 : Densités estimées par la méthode du *Line transect*
I : du nombre total de *Maculinea* (*M. teleius* + *M. nausithous*) observés
II : du nombre de *M. teleius* observés
III : du nombre de *M. nausithous* observés
en milieu ouvert dans la station 2 du marais de Lavours.

	I			**II**			**III**
	1996	1997	1998	1996	1997	1998	1996
L (m)	910	1365	9050	910	1365	9050	650
T (m)	9	7	6	10	6	7	10
n	292	97	390	233	94	368	78
modèle	unif / poly	hn / poly	unif / cos	unif / cos	unif / cos	unif / cos	unif / cos
m	1	1	4	1	1	5	2
AIC	1254,8	354,23	1255,4	1057,5	330,15	1220,6	341,60
Chi-p	0,19	0,30	0,90	0,27	0,21	0,78	0,80
f(0)	0,15	0,22	0,46	0,14	0,24	0,47	0,15
p	0,74	0,65	0,36	0,73	0,70	0,30	0,67
ESW	6,69	4,58	2,16	7,25	4,19	2,11	6,74

Tableau 37 (suite) : Densités estimées par la méthode du *Line transect*
I : du nombre total de *Maculinea* (*M. teleius* + *M. nausithous*) observés
II : du nombre de *M. teleius* observés
III : du nombre de *M. nausithous* observés
en milieu ouvert dans la station 2 du marais de Lavours.

	I						**II**						**III**	
	1996		1997		1998		1996		1997		1998		1996	
	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV
21/07	-	-	71*	12,1	-	-	-	-	69*	19,3	-	-	-	-
22/07	184	31,5	50*	33,6	-	-	191	18,8	55*	34,7	-	-	-	-
23/07	-	-	-	-	167	11,2	-	-	-	-	170	11,5	-	-
26/07	250	11,7	-	-	-	-	175	14,9	-	-	-	-	60	24,6
28/07	-	-	25*	33,6	-	-	-	-	28*	34,7	-	-	-	-
29/07	-	-	23*	18,0	120	12,5	-	-	22*	19,2	109	13,2	-	-
	-	-	109**	8,9	-	-	-	-	119**	12,3	-	-	-	-
30/07	239	33,6	-	-	-	-	122	30,1	-	-	-	-	111	43,4
31/07	-	-	227**	19,0	-	-	-	-	248**	20,8	-	-	-	-
01/08	259	22,5	-	-	-	-	225	16,8	-	-	-	-	103	16,7
04/08	-	-	-	-	63	15,9	-	-	-	-	56	16,9	-	-
05/08	-	-	101**	14,3	-	-	-	-	110**	16,6	-	-	-	-
06/08	-	-	-	-	106	13,1	-	-	-	-	103	13,5	-	-
10/08	-	-	-	-	42	18,8	-	-	-	-	43	18,9	-	-
	234	7,0	78	30,8	100	23,3	176	14,4	82	33,4	96	24,4	89	25,3

* parcelle située au nord de la station 2
** parcelle située au sud de la station 2

Les *Maculinea* sont des papillons qui volent aussi bien dans les milieux ouverts (milieux perturbés par une fauche, un broyage ou un pâturage) que dans les milieux un peu plus fermés (milieux ne subissant pas d'interventions pendant plusieurs années et donc envahis par les aulnes et la bourdaine) à condition que la plante-hôte soit encore présente. Toutefois, il semblerait que les individus aient tendance à se maintenir préférentiellement à l'interface de ces deux milieux ou en bordure de prairies, à proximité des lisières arborées, lorsqu'il n'y a pas de zones embroussaillées. En 1996, les comptages ont donc été réalisés, au nord de la station, autour d'un îlot de végétation non perturbé depuis plusieurs années. Avant l'été 1997, cette zone a subi un broyage lourd. Il nous a semblé intéressant de replacer des transects aux mêmes endroits que l'année précédente (résultats marqués *) et de compléter nos comptages par des transects placés à proximité d'une zone de broussailles (résultats marqués **). En 1998, l'échantillonnage a été effectué, nous l'avons vu, d'une manière différente. Pour toutes ces raisons, nous ne pouvons pas comparer les densités totales estimées chaque année. Nous ne prendrons pas le risque d'affirmer que la population de *Maculinea* était trois fois supérieure en 1996 qu'en 1997. D'une part, avec un coefficient de variation supérieur à 30%, la précision de l'estimation est faible pour 1997 (les intervalles de confiance des deux années sont chevauchants) et d'autre part, on se rend compte que, selon l'emplacement des transects, les densités peuvent être très différentes. **Bien que broyage de la végétation de la partie nord ait eu une conséquence positive sur le nombre de plantes hôtes, il a eu une conséquence négative**

sur le nombre de *Maculinea* observé. Le nombre de contacts visuels sur des transects placés au voisinage de broussailles est plus élevé.

En 1996 et 1997, l'emplacement subjectif des transects permet d'obtenir une forte probabilité d'observer un individu (p). En 1998, cette probabilité est plus faible puisque la mise en place des transects a été plus objective.

Nous ne pouvons comparer les largeurs de bande efficace chaque année, les troncatures n'étant pas réalisées aux mêmes distances.

Sur la même station, une analyse similaire a été réalisée pour un milieu végétativement plus avancé : les herbacées (molinie, choin, carex...) sont plus élevées et les arbustes (aulnes, bourdaines...) plus développés. Les relevés de 1996 concernent la partie nord de la station, ceux de 1997 et 1998 la zone embroussaillée située plus au sud. Les résultats obtenus en 1997 sont à prendre avec précaution puisque le nombre minimum d'individus préconisé par BUCKLAND *et al.* (1993) pour modéliser correctement la fonction de détection n'est pas atteint. En effet, nous sommes en-dessous des 60 individus recommandés et la fonction de détection n'est peut être pas très fiable. Cette année-là, aucun *M. nausithous* n'a été observé dans ce milieu et la valeur de 322 *M. teleius* par hectare du 31 juillet est sans doute surestimée (Tableau 38).

Tableau 38 : Densités estimées par la méthode du *Line transect*
I : du nombre total de *Maculinea* (*M. teleius* + *M. nausithous*) observés
II : du nombre de *M. teleius* observés
dans un milieu embroussaillé de la station 2 du marais de Lavours.

	I						**II**					
	1996		1997		1998		1996		1997		1998	
L (m)	390		455		2250		390		455		2250	
T (m)	9		8		7		9		8		7	
n	101		49		180		81		49		170	
modèle	unif / poly		hn / cos		hn / cos		unif / poly		hn / cos		hn / cos	
m	1		3		3		1		3		3	
AIC	413,57		189,42		549,74		336,84		189,42		511,90	
Chi-p	0,75		0,68		0,64		0,76		0,68		0,67	
f(0)	0,17		0,35		0,51		0,17		0,35		0,53	
p	0,64		0,36		0,28		0,66		0,36		0,27	
ESW	5,78		2,87		1,96		5,91		2,87		1,87	
	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV
21 / 07	-	-	134	48,1	-	-	-	-	134	48,1	-	-
23 / 07	-	-	-	-	165	20,3	-	-	-	-	154	21,1
26 / 07	220	10,8	-	-	-	-	173	13,6	-	-	-	-
29 / 07	-	-	-	-	238	17,4	-	-	-	-	238	17,6
30 / 07	233	4,9	-	-	-	-	182	8,5	-	-	-	-
31 / 07	-	-	322	37,8	-	-	-	-	322	37,8	-	-
04 / 08	-	-	-	-	193	19,0	-	-	-	-	190	19,3
05 / 08	-	-	134	22,7	-	-	-	-	134	22,7	-	-
06 / 08	-	-	-	-	267	16,7	-	-	-	-	267	16,8
10 / 08	-	-	-	-	159	20,6	-	-	-	-	160	20,8
	224	4,8	208	47,8	204	13,1	176	5,3	208	47,8	202	13,4

Comme précédemment, on s'aperçoit qu'**il y a de grosses fluctuations de densité entre les différentes dates de comptage** en 1998. Si l'on compare les deux types de milieux en 1998 (mêmes dates donc mêmes conditions de comptage), on remarque que, mis à part pour le 23 juillet, **les densités de *Maculinea* sont plus importantes dans les milieux un peu plus fermés**.

Concernant la station 3, le modèle le plus souvent sélectionné est le modèle uniforme (Tableau 39).

Tableau 39 : Densités estimées par la méthode du *Line transect*
I : du nombre total de *Maculinea* (*M. teleius* + *M. nausithous*) observés
II : du nombre de *M. teleius* observés
dans la station 3 du marais de Lavours.

	I			II		
	1996	1997	1998	1996	1997	1998
L (m)	520	1490	1000	520	1490	1000
T (m)	9	8	6	9	8	6
n	79	130	83	67	110	71
modèle	unif / cos	unif / cos	unif / cos	unif / cos	hn / cos	unif / cos
m	1	4	4	1	4	4
AIC	334,4	516,21	251,81	287,7	442,65	214,72
Chi-p	0,91	0,60	0,11	0,95	0,73	0,03
f(0)	0,18	0,31	0,59	0,17	0,29	0,61
p	0,62	0,41	0,28	0,66	0,43	0,27
ESW	5,61	3,27	1,70	5,97	3,43	1,64

	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV
22 / 07	-	-	133	20,1	-	-	-	-	105	21,5	-	-
28 / 07	-	-	118	17,2	-	-	-	-	105	24,8	-	-
29 / 07	-	-	131	20,1	206	30,9	-	-	106	24,8	198	26,1
01 / 08	154	18,1	-	-	-	-	132	22,6	-	-	-	-
04 / 08	-	-	-	-	294	23,2	-	-	-	-	304	23,5
05 / 08	-	-	145	15,7	323	21,7	-	-	113	16,4	274	25,4
06 / 08	117	19,6	-	-	-	-	71	23,2	-	-	-	-
08 / 08	117	10,3	-	-	-	-	97	12,3	-	-	-	-
10 / 08	-	-	-	-	198	22,8	-	-	-	-	152	18,7
	135	13,0	134	13,3	243	17,4	108	19,8	108	16,1	216	20,7

Les densités estimées pour 1998 sont sans doute surestimées. La valeur du Chi-p est, dans les deux cas, très faible. Nous sommes ici dans le cas où, par rapport au modèle théorique, nous avons un trop grand nombre d'observations sur la ligne de marche ou à 1 mètre. La fuite des animaux avant leur détection est un problème dans l'estimation des densités par la méthode du *Line transect* et peut entraîner un bais. Ce biais est beaucoup plus important lorsque le mouvement de fuite est dirigé vers la ligne du transect (BUCKLAND *et al.*, 1993) comme cela semble être le cas ici.

• *LE MARAIS DE CHAUTAGNE*

Les comptages ont essentiellement concerné les stations B et C. Sur la station A, le faible nombre de papillons ne permet pas une analyse par la méthode du *Line transect*. Certaines autres stations ont fait l'objet de comptages ponctuels. La station C, la plus riche en *Maculinea*, est composée de plusieurs parcelles de différentes tailles mais aux faciès semblables. D'ailleurs, toutes les prairies du marais de Chautagne sont des groupements végétatifs composés essentiellement de molinie, choin et carex dont la fauche annuelle confère un aspect relativement semblable. La probabilité de détection d'un papillon est donc identique dans chacune des parcelles et est calculée, chaque année, en considérant l'ensemble des transects des différentes parcelles. Devant le faible nombre de contacts lors d'une seule journée de comptage, nous avons dû regrouper les différentes dates de comptage sur une parcelle. Pour chaque année, nous avons donc une estimation du nombre de *Maculinea* pour chaque parcelle et une estimation globale pour le marais. La densité étant très variable entre les parcelles lors d'une même année (Tableau 40), il est clair que la densité globale variera selon les parcelles choisies pour le suivi ainsi que leur nombre et la fréquence des relevés au cours de la saison.

Tableau 40 : Densités estimées par la méthode du *Line transect*
I : du nombre total de *Maculinea* (*M. teleius* + *M. nausithous*) observés
II : du nombre de *M. teleius* observés
III : du nombre de *M. nausithous* observés
dans le marais de Chautagne

	I			**II**			**III**
	1996	1997	1998	1996	1997	1998	1997
L (m)	1300	3220	9970	1300	2600	9470	2030
T (m)	9	8	6	8	8	6	6
n	136	310	273	123	204	259	80
modèle	unif / poly	unif / cos	hn / cos	hn / cos	unif / cos	hn / cos	hn / cos
m	1	4	2	0	4	2	2
AIC	597,43	1262,9	970,48	511,54	835,45	903,48	284,53
Chi-p	0,27	0,51	0,44	0,54	0,77	0,46	0,43
f(0)	0,13	0,25	0,33	0,13	0,24	0,32	0,26
p	0,87	0,50	0,50	1,0	0,51	0,52	0,63
ESW	7,84	4,00	3,02	8,0	4,1	3,1	3,79

stations	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV	D	%CV
B	-	-	-	-	43	16,7	-	-	-	-	42	17,3	-	-
C 1	100	13,3	139	18,9	94	16,0	91	12,4	116	23,5	111	20,2	45	19,8
C 2	-	-	80	44,9	-	-	-	-	49	22,9	-	-	112	24,8
C 3	93	9,5	115	22,4	-	-	91	5,3	109	24,4	-	-	-	-
C 4	29	21,3	-	-	-	-	22	23,4	-	-	-	-	-	-
C 5	78	21,3	-	-	-	-	70	19,0	-	-	-	-	-	-
	67	28,3	121	17,1	49	33,3	59	30,9	96	24,8	46	37,4	52	42,1

Les parcelles 1, 2, 3 et 4 de la station C, sont très disparates puisque la densité estimée est environ 3 fois supérieure dans la parcelle 3 que dans la

parcelle 4 et la valeur de 67 *Maculinea*/ha ne doit pas être perçue comme étant une densité à extrapoler à l'échelle du marais mais bien une densité concernant les zones de prospection. Les différentes stations du marais de Chautagne sont de grandes prairies difficiles à échantillonner dans leur totalité. **Les *Maculinea* ont tendance à se confiner en certains points de ces prairies, généralement à proximité des lisières**, où les transects ont été subjectivement installés.

Comme pour le marais de Lavours, nous avons installé, en 1998, un transect plus long sur la station B. La configuration de la station et la disposition d'un transect de 1 500 mètres de long nous ont permis un échantillonnage de l'ensemble de la zone et le relevé d'un nombre suffisant de contacts pour estimer une densité. La valeur estimée est donc sans doute plus révélatrice de ce que l'on peut observer sur le terrain à l'échelle d'une station.

La comparaison inter-annuelle des indices est rendue très difficile, voire impossible, à cause de la fauche plus ou moins précoce des parcelles. Sur le marais de Chautagne, les agriculteurs ont pour seule obligation de ne faucher qu'après le 15 juillet. Chaque année, à partir de cette date, les différentes stations sont donc plus ou moins rapidement fauchées empêchant un suivi régulier des sites et nous obligeant à échantillonner des parcelles différentes influençant alors la valeur de la densité globale. En 1998, les émergences des imagos de *Maculinea* ont été plus tardives que les autres années et la fauche de la parcelle 1 plus précoce. Les comptages n'ont pu être réalisés que sur une petite zone en défens qui sert de refuge aux papillons survivants mais, comme l'indiquent les estimations de densité, bon nombre d'entre eux ont péri suite au passage des machines. Il est également regrettable qu'il n'existe pas une concertation entre agriculteurs et gestionnaires afin de connaître, *a priori*, les dates d'intervention. Cela éviterait que l'investissement d'un suivi soit brusquement interrompu par une fauche dévastatrice.

IV.9.3 - L'ÉTUDE DES INDICES D'ABONDANCE

Nous avons également calculé des indices d'abondance pour connaître les pics journalier et saisonnier. Pour définir la meilleure période de vol au cours d'une journée, nous nous sommes intéressé au nombre de contacts obtenus sur un transect d'une longueur donnée et d'une largeur connue. Afin, d'être sûr de recenser tous les individus, le transect, long de 100 mètres, était limité à une largeur de 5 mètres de part et d'autre de la ligne. Nous avons choisi une journée "moyenne" c'est à dire bien ensoleillée et chaude durant laquelle nous avons parcouru le transect, toujours placé au même endroit, à différentes heures de la journée (Figure 30).

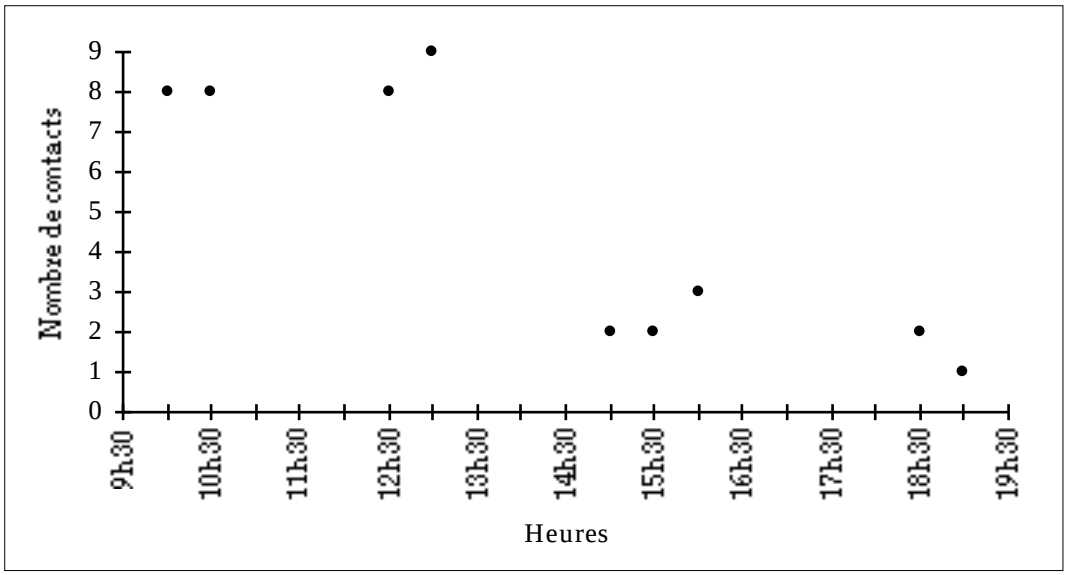


Figure 30 : Évolution journalière du nombre de *Maculinea teleius* observés.

On constate que le 30 juillet 1997, sur la station C du marais de Chautagne, le nombre de *Maculinea teleius* repéré est plus important en fin de matinée, début d'après midi et que, dès 15 heures, le nombre de *Maculinea* détecté est plus faible. **Il y a une baisse de l'activité aux heures les plus chaudes de la journée**. Les individus au repos sont parfois enfouis dans la végétation ce qui empêche leur détection. De nombreuses autres observations quotidiennes, quelles que soient les années, suivent cette tendance.

Pour déterminer la période de vol maximale des *Maculinea* au cours de l'été, nous avons donc calculé des indices d'abondance. De la même façon que précédemment, nous avons échantillonné les papillons sur une surface connue. En effet, pour une meilleure comparaison, il nous a semblé préférable de limiter la largeur de la bande d'observation.

• *LE MARAIS DE LAVOURS*

Nous avons donc pu comparer certaines stations sur plusieurs années. Par exemple, l'analyse de la zone ouverte au nord de la station 2 du marais de Lavours nous montre que le nombre de *Maculinea teleius* a nettement diminué entre 1996 et les deux années suivantes (Figure 31). Ceci s'explique par le fait que la végétation de cette partie de la station a subi un broyage entre l'été 96 et l'été 97. Pour l'année 1996, la meilleure période de vol du papillon se situait lors de la dernière semaine de juillet. Pour les années suivantes, le faible nombre d'observations empêche de dégager réellement une période de vol maximale bien qu'il y ait plus d'observations au début de la troisième semaine de juillet. **Il existe donc un effet défavorable du broyage sur le nombre des individus**.

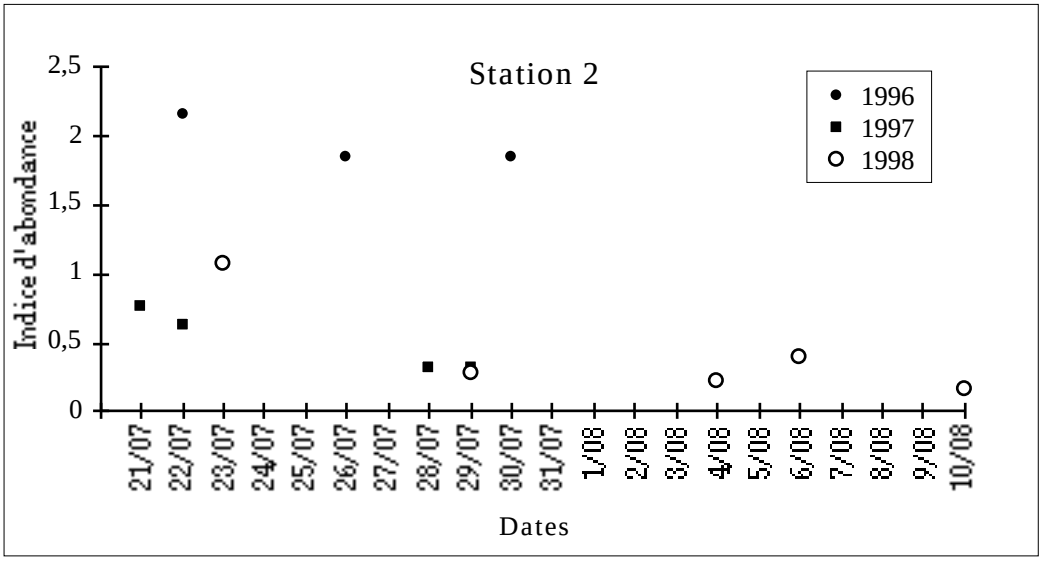


Figure 31 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2.

Sur cette même station, les indices montrent que, dans la zone embroussaillée, *Maculinea teleius* fut surtout présent à la fin du mois de juillet (Figure 32). Dans la zone ouverte, même si les comptages n'ont pas eu lieu aux mêmes endroits, les indices semblent fluctuer dans le même sens que ceux de la zone embroussaillée avec un nombre maximal de papillons détectés le dernier jour du mois de juillet.

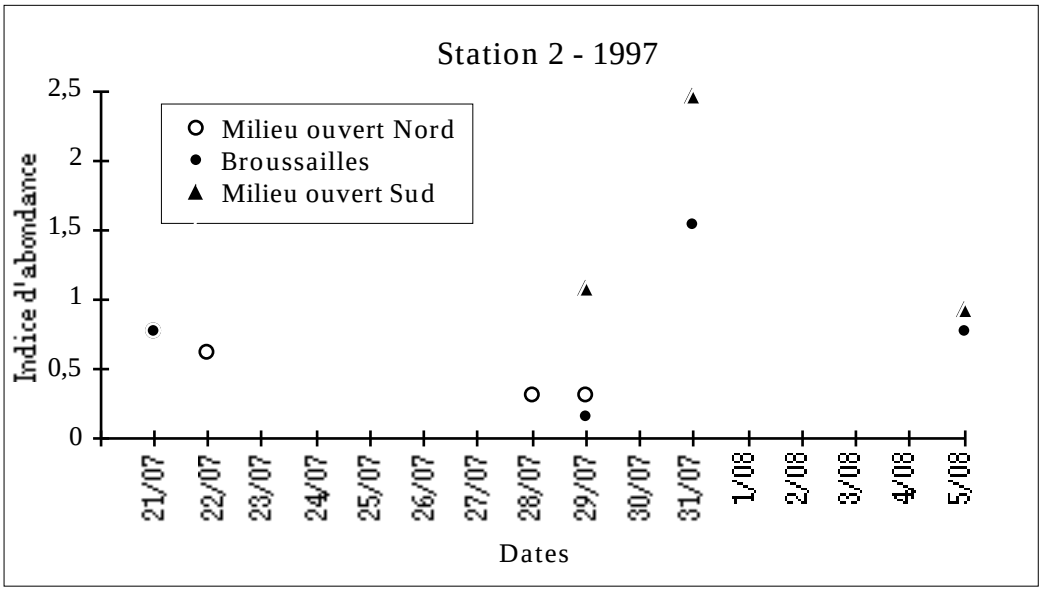


Figure 32 : Évolution des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2 en 1997.

Les indices de 1998, qui ont été calculés pour l'ensemble de la station, évoluent aussi dans le même sens. Curieusement, bien que la période de prospection couvre une longue période, on ne met pas en évidence de pic de détection (Figure 33).

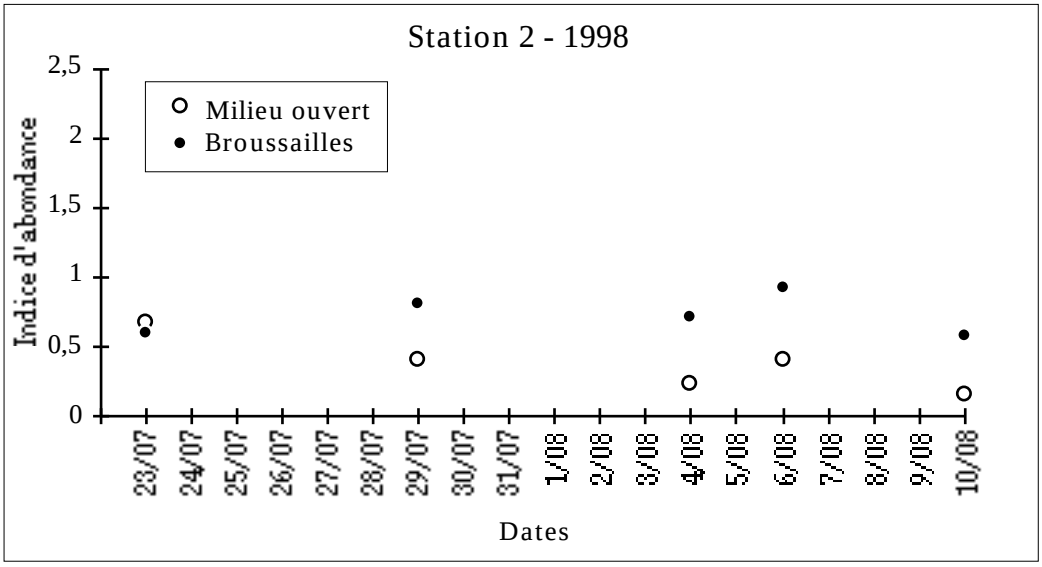


Figure 33 : Évolution des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 2 en 1998.

Les comptages effectués sur la station 3 nous montrent qu'il y un décalage et donc **une variabilité inter-annuelle du pic d'activité maximale des individus** (Figure 34).

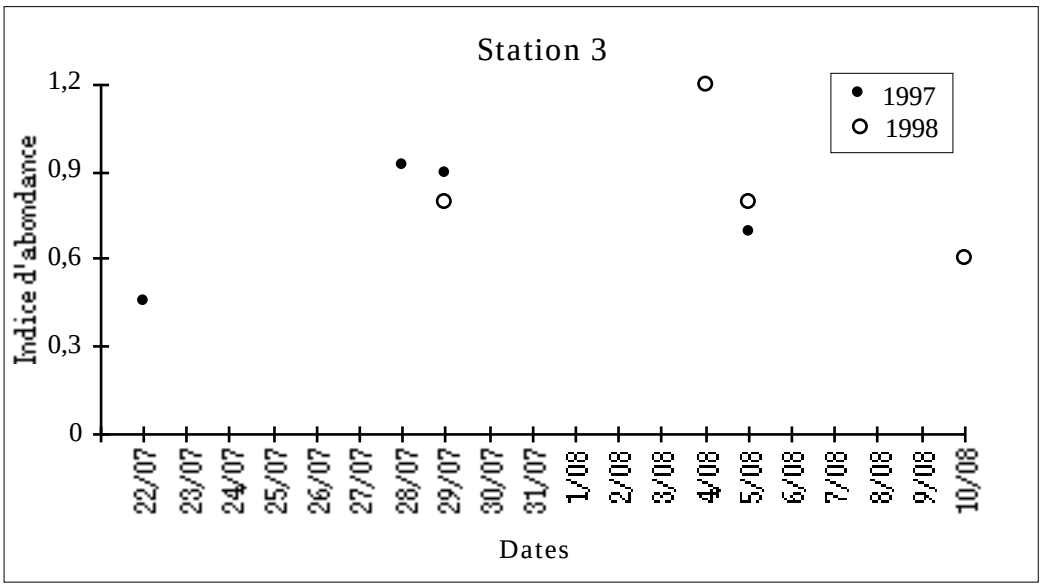


Figure 34 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station 3.

• *LE MARAIS DE CHAUTAGNE*

On s'aperçoit qu'en 1997 le pic de détection maximale se situait la dernière semaine de juillet. Pour 1998 il y a, comme pour le marais de Lavours, un retard dans les émergences et donc **une variabilité inter-annuelle dans les périodes de vol** (Figure 35).

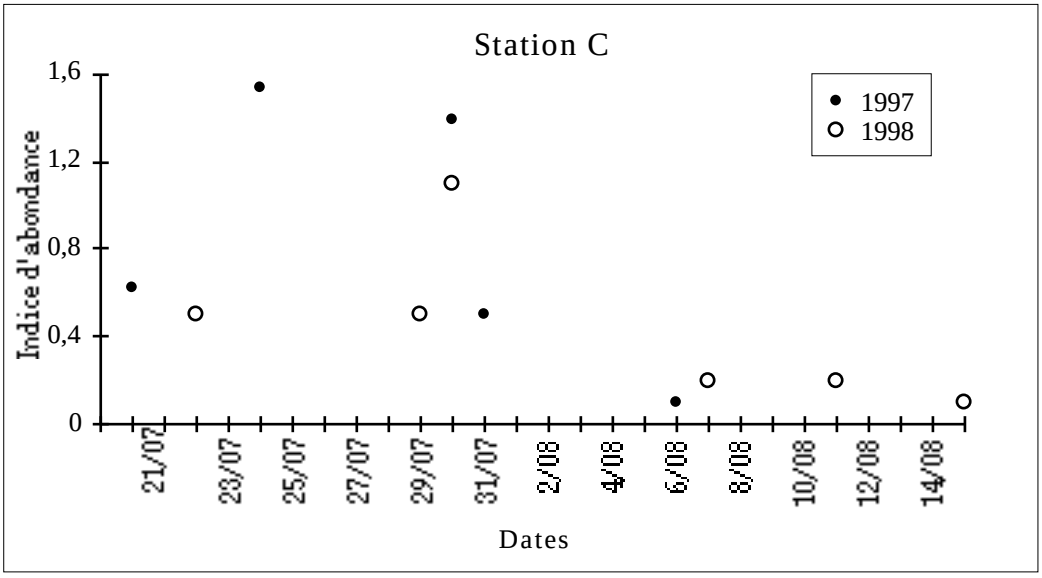


Figure 35 : Évolution annuelle des effectifs de *Maculinea teleius* dans la station C.

IV.9.4 - L'ÉTUDE DE LA VARIATION ENTRE 2 PASSAGES CONSÉCUTIFS SUR UN TRANSECT

Certains transects ont été parcouru 2 fois de suite pour estimer la variance entre 2 passages. Les deux variables étant toutes deux aléatoires, une régression orthogonale est réalisée. Pour les comptages effectués dans le marais de Lavours, nous avons une bonne corrélation entre le nombre de contacts obtenu lors du premier passage et celui obtenu lors du deuxième passage $r=0,89$; $p<0,001$ ($n=43$). Cette corrélation est encore plus forte pour les comptages effectués dans le marais de Chautagne $r=0,94$; $p<0,001$ ($n=44$). Pour l'ensemble des comptages ($n=87$), la corrélation est donc très élevée $r=0,92$; $p<0,001$ (Figure 36).

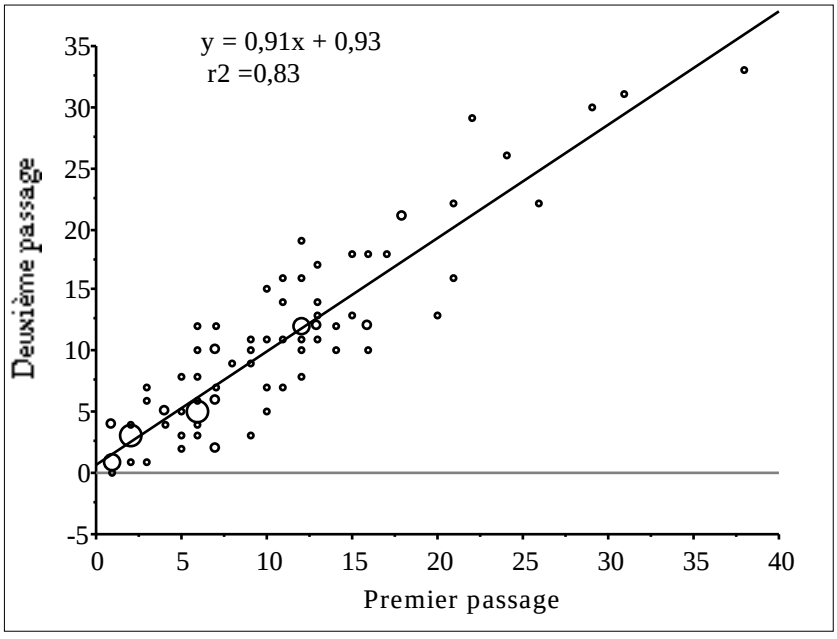


Figure 36 : Régression orthogonale entre deux passages sur un même transect.
La taille des cercles est proportionnelles au nombre de fois où on trouve chaque combinaison.

Le nombre de papillons observés lors d'un passage est semblable à celui obtenu lors d'un deuxième passage effectué quelques minutes plus tard indiquant **une faible variabilité et donc une bonne précision des mesures**.

IV.9.5 - L'ANALYSE DE LA DENSITÉ DES POPULATIONS DE *MACULINEA*

Après plusieurs études pilotes, une des caractéristiques des populations de *Maculinea* réside dans le fait que le nombre de contacts pour des longueurs de transect d'une centaine de mètres est relativement faible. Ceci implique une multiplication du nombre de transects ou une augmentation de la longueur de ces transects. Étant donné la configuration de certaines stations et la sédentarité des individus, il n'est pas toujours possible d'augmenter la longueur des transects ou de multiplier leur nombre.

En effet, les stations à *Maculinea* que nous avons prospectées sont plus ou moins vastes et plus ou moins "hétérogènes". Nous qualifions ici par hétérogène les stations dont les structures végétatives sont à différents stades évolutifs et ne présentent donc pas le même faciès. A l'inverse, une station "homogène" présente une végétation "uniforme" c'est à dire des groupements floristiques semblables. Pour les *Maculinea* évoluant dans des milieux ouverts homogènes de faibles surfaces, l'effet lisière est conséquent et les individus occupent l'intégralité de la zone. Dans les milieux ouverts, toujours homogènes, mais de grandes superficies il semble que les individus se maintiennent préférentiellement en bordures des stations. Enfin, lorsque le milieu est hétérogène et donc composé d'une mosaïque de zones ouvertes et de zones plus ou moins embroussaillées, l'effet lisière est accru et les individus se répartissent souvent sur l'ensemble de la station.

La structure du milieu et le comportement du *Maculinea* posent donc un problème pour le suivi. Dans le cas de stations de faibles surfaces, abritant souvent de faibles effectifs, il est difficile voire impossible de placer des transects d'une longueur suffisante ou de multiplier le nombre de ces transects. Pour les stations de grandes surfaces, un échantillonnage systématique est souvent trop contraignant et l'emplacement des transects sera subjectif puisque l'on choisira d'échantillonner les zones favorables au lépidoptère. Enfin, lorsque le milieu est hétérogène, il faut veiller à découper les transects selon le type de végétation traversé ce qui limite parfois considérablement la longueur des transects et donc le nombre de contacts.

Une façon de surmonter ce manque de données consiste à regrouper les données récoltées, par les mêmes observateurs, dans un même habitat mais à des dates différentes afin d'obtenir une bonne estimation de la fonction de densité des probabilités de détection.

La méthode d'échantillonnage effectuée en 1996 et 1997 ne permettant pas d'extrapoler les résultats sur une surface autre que celle échantillonnée, les estimations de densité sont considérées comme des indices. Bien que difficile à mettre en place lorsque la superficie des stations est importante, nous avons alors voulu tester un échantillonnage systématique de certaines zones. Nous avons donc modifié le protocole en 1998 en échantillonnant, sur les marais de Lavours et de Chautagne, de grandes surfaces. Les résultats sont sans doute plus conformes aux densités que l'on pourrait attendre à

l'échelle de la station mais il est évident qu'un tel suivi prend beaucoup de temps et limite le nombre des prospections. Il faut près d'une heure et demi pour parcourir le transect, long d'environ 2 kilomètres, de la station 2 du marais de Lavours. Les conditions défavorables pour l'observateur telles que le soleil, la chaleur, les difficultés de déplacement, les moustiques, les taons, la fatigue et parfois le faible nombre d'animaux provoquent une diminution de la concentration. Il faut donc trouver un compromis entre des transects de courtes distances et le nombre de transects à parcourir.

Une bonne estimation des densités ne peut s'accomplir que sous certaines conditions. L'hypothèse nécessitant que tous les papillons se trouvant sur la ligne de marche soient détectés semble respectée. Une seule personne peut parcourir les transects mais elle peut rapidement être débordée puisqu'il lui faut à la fois détecter les individus et noter les observations ce qui n'est pas toujours aisé surtout lorsque le nombre d'individus devient important. En cas d'obligation, nous recommandons l'usage d'un dictaphone qui permet de ne pas perdre de vue les individus susceptibles de s'envoler. Il est donc souhaitable qu'il y ait deux personnes pour effectuer les relevés : une personne peut se charger des observations et l'autre de la transcription des données ou alors chaque personne se concentre sur l'observation d'un des deux côtés du transect ce qui permet un champ de prospection plus large. Sauf cas exceptionnels, nos comptages ont été effectués par deux observateurs différents et il y a donc peu de chances que des papillons situés sur la ligne de marche aient été oubliés. Certains relevés ont même pu être réalisés par trois personnes : deux observateurs et un script. Il est clair que dans ces conditions l'hypothèse qui veut que g(0)=1 est respectée mais cela peut fausser l'hypothèse qui consiste à mesurer les distances précisément. En effet, selon les observateurs, les distances perpendiculaires risquent d'être surestimées ou sous-estimées et plus les observateurs sont différents, plus les imprécisions sont grandes. Le suivi idéal nécessite donc la présence de deux personnes, l'observateur étant toujours le même chaque année. Toutefois, les imprécisions dans les mesures, générées par la présence d'observateurs différents, sont dans notre cas amoindries par deux facteurs. D'une part, nos distances d'observations sont courtes et donc plus faciles à estimer que si nous devions travailler à l'échelle de la centaine de mètres et d'autre part, nous avons regroupé nos données en intervalles de distances de 1 mètre. Bien que les estimations basées sur des données regroupées en classes soient généralement moins précises (BUCKLAND *et al.*, 1993), ces regroupements ne semblent pas avoir d'effet ni sur le coefficient de variation et ni sur le pourcentage de biais pour certains modèles (SOUTHWELL & WEAVER, 1993).

Une autre hypothèse essentielle consiste à détecter les individus dans leur position initiale. On peut vérifier cette hypothèse en analysant les histogrammes donnés par le logiciel DISTANCE. Si la première barre de l'histogramme est plus basse que les suivantes cela signifie qu'il y a eu une fuite des animaux avant leur détection (Figure 37).

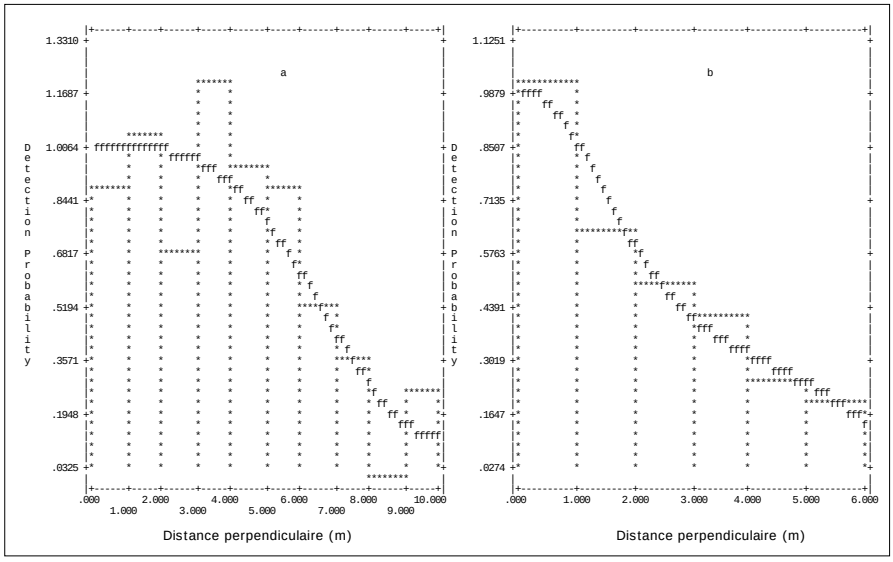


Figure 37 : Exemples d'histogrammes donnés par le logiciel DISTANCE et représentant la quantité de papillons détectés dans des intervalles de 1m. La courbe donne la fonction de détection estimée. a) met en évidence un phénomène de fuite des animaux avant la détection. b) sans phénomène de fuite.

Un mouvement des individus avant leur détection peut entraîner un biais dans les estimations. Il faut faire attention au regroupement en classes de distance qui peut masquer les hétérogénéités. Lorsqu'il y a peu de classes, il devient difficile de savoir s'il y a eu fuite avant la détection et il faut donc s'intéresser aux découpages plus fins. Certains de nos histogrammes, issus des comptages sur la station 2 en 1996, présentent cet aspect sans que le phénomène soit très marqué. Les mouvements avant la détection n'engendrent un biais que s'ils sont dus à la présence des observateurs. Ce biais est moins important que celui créé lorsque le mouvement de fuite est dirigé non pas à l'opposé de la ligne du transect mais vers cette ligne (BUCKLAND *et al.*, 1993). C'est ce qu'il semble se passer pour les relevés de la station 3 en 1998 où on dénote un grand nombre d'observations à proximité de la ligne. Il n'est pas rare qu'un individu dérangé traverse le transect mais généralement sa position initiale est bien repérée par les observateurs. Nous verrons quelle peut être la cause d'un grand nombre de détections à proximité de la ligne.

Le double comptage qui peut entraîner une surestimation de la taille des populations est surtout problématique lorsque les papillons sont nombreux. Le nombre de *Maculinea* rencontré sur un transect est rarement élevé et les individus sont ne sont généralement pas comptés plusieurs fois. Si cela devait arriver, un nombre restreint de double comptage n'engendre qu'un biais négligeable (BUCKLAND *et al.*, 1993).

Enfin, pour ne pas biaiser les estimations, il est nécessaire que les observations soient indépendantes. C'est un problème qui concerne surtout les individus qui sont en groupes et dont la taille pourrait influencer la détection. Cette hypothèse peut aussi être violée quand l'abondance est élevée et que l'envol de certains individus provoque celui des autres individus (SHERMAN *et al.*, 1995). Concernant le *Maculinea*, il y a bien équiprobabilité des observations.

Cette méthode semble bien s'appliquer pour les populations de Lépidoptères à faibles effectifs telles que les populations en voie de disparition. En effet, dès que le nombre d'individus en vol est important, plusieurs hypothèses de départ peuvent être violées.

Concernant le modèle le plus fréquemment sélectionné, il apparaît que les estimateurs non paramétriques (séries de Fourier) sont très robustes et leur utilisation semble d'ailleurs généralisable (BUCKLAND, 1985). Le modèle *semi-normal* ajusté aux cosinus présente également souvent les plus faibles valeurs d'AIC. Concernant la distance de troncature, nous avons vu que le choix est important et nous avons donc considéré les critères de robustesse, de forme et d'efficacité. En effet, la distribution théorique du nombre d'observations en fonction de la distance au transect doit suivre fidèlement la distribution des données observées, les écarts entre ces deux distributions ne doivent pas introduire de biais dans l'estimation des densités et un modèle doit produire des estimations précises c'est à dire de faible variance.

• *LES AVANTAGES DU* LINE TRANSECT

La méthode du *Line transect* présente plusieurs avantages par rapport à d'autres méthodes de comptage telles que le *Strip transect* ou les méthodes de *Captures-Marquages-Recaptures*.

Par rapport à la méthode du *Strip transect*, qui consiste en un recensement exhaustif des individus sur une surface connue, le *Line transect* ne nécessite pas la détection de tous les objets. Un individu non compté n'introduira pas de sous-estimation systématique de la densité s'il se trouve en dehors de l'axe de marche de l'observateur (BURNHAM *et al.*, 1985). En conditions naturelles, la détection de tous les animaux est souvent impossible et la méthode du *Line transect* est alors plus efficace et moins biaisée que celle du *Strip transect*. Aucune limite d'observation n'est fixée lorsque l'on pratique le *Line transect*. La surface d'échantillonnage est donc plus vaste et les estimations de densité plus fiables. La contrainte consiste de tout recenser uniquement sur une bande étroite autour de la ligne. Ceci permet, en théorie, une meilleure flexibilité des périodes de comptage. En effet, les recensements d'insectes sont fortement dépendants des conditions météorologiques, les papillons étant actifs surtout lors des journées bien ensoleillées. Lorsque la température est moins favorable, le nombre d'individus posé sur la végétation est donc plus important et plus difficile à détecter et on sera confronté à un certain nombre d'oublis. Si les *Maculinea* proches de la ligne de marche sont repérés, ce qui est souvent le cas puisqu'ils fuient à l'approche des observateurs, les conditions météorologiques auront moins de conséquences sur le biais de l'estimation. Toutefois, la précision peut être affectée si le nombre d'individus détectés est faible. Sur les quatre dates de comptage effectuées sur la station 3 en 1998, deux l'ont été durant des journées nuageuses (4 et 5 août) ce qui peut expliquer que nos détections ont essentiellement eu lieu à proximité de la ligne de marche. Lorsque les conditions météorologiques ne sont pas optimales, les densités peuvent être surestimées.

Par rapport à la méthode des *Captures-Marquages-Recaptures*, la méthode du *Line transect* présente l'énorme avantage de ne pas traumatiser les individus ce qui n'est, bien sûr, pas négligeable lorsque l'on travaille sur des

espèces rares. De plus, le *Line transect* permet un comptage journalier, rapide. Procéder à des *Captures-Marquages-Recaptures* sur une journée demande un travail considérable, l'exactitude des résultats nécessitant un nombre important de captures. Une méthode plus rapide permet l'analyse de plusieurs zones. Elle permet également d'avoir un comptage quasi-instantané, donc sûrement plus précis, éliminant les problèmes d'émigration-immigration, de mortalité-natalité affectant les populations d'insectes sur une échelle de temps réduite et pouvant peut être jouer sur le nombre d'individus marqués lors d'une procédure de *Captures-Marquages-Recaptures*. S'il est possible de retrouver les cadavres des grands mammifères afin de les comptabiliser comme recapture, on imagine le biais que peut engendrer la mortalité chez les papillons. Il existe bien des modèles de *Captures-Marquages-Recaptures* qui tiennent compte de la mortalité mais ceci entraîne également un biais supplémentaire. La méthode du *Line transect* semble donc plus rapide et plus souple à appliquer que la méthode des *Captures-Marquages-Recaptures*. Cependant, il ne faudrait pas que cette souplesse et cette rapidité soient altérées par l'installation des transects qui est susceptible de provoquer un biais et une perte de temps pour le gestionnaire. En effet, la pose des transects, juste avant chaque comptage, est un problème puisqu'elle génère une perturbation. La végétation étant souvent assez élevée, le passage des observateurs lors de la mise en place des transects provoque un dérangement et l'envol des papillons. La solution idéale serait de laisser les transects sur place ou de les installer plusieurs heures avant le comptage. Sans un stress préalable, il serait plus facile de détecter les individus dans leur position initiale. Pour un suivi sur le long terme, il est recommandé de marquer précisément les transects et sur un long parcours, il est nécessaire que le tracé soit déjà en place lors des relevés. Ceci peut poser un certain nombre de problèmes puisque la visualisation du transect par des cordes est à proscrire à cause des animaux (zones de pâturage, passage de sangliers, chevreuils...) et un marquage par des piquets n'est pas toujours efficace dans les zones embroussaillées et gênant lors des fauches ou broyages.

Si on ajoute que le *Line transect* ne nécessite aucune condition particulière sur la répartition spatiale des animaux, cette méthode de quantification permet donc un assouplissement de l'hypothèse de l'exhaustivité du recensement (BURNHAM & ANDERSON, 1984). L'agrégativité des individus augmente la variance de l'estimation mais ne biaise pas les estimations.

• *LES CONTRAINTES DU* LINE TRANSECT

Il existe toutefois un certain nombre de contraintes à cette méthode. La principale concerne le nombre de décisions qu'il faut prendre : les objets sont-ils des individus ou des groupes d'animaux ; l'analyse est-elle plus fiable lorsque l'on utilise des mesures exactes ou lorsque l'on regroupe les données en classes ; pour les données groupées, quel nombre d'intervalles de distances faut-il utiliser ; faut-il tronquer les données ; quel estimateur faut-il choisir... ? Ce sont autant de questions auxquelles il est parfois difficile de répondre et auxquelles il est nécessaire de réfléchir avant toute analyse. La méthode du *Line transect* est une méthode dont le recueil des données peut être relativement long et l'analyse assez lourde.

Un suivi par la méthode du *Line transect* nécessite de s'adjoindre d'un personnel compétent, sérieux et motivé pour réduire les erreurs humaines. Pour cela, une formation préalable des observateurs est indispensable et consiste à reconnaître les azurés des autres papillons par leurs couleurs, leurs déplacements, à identifier les différentes espèces de *Maculinea* mais également à s'entraîner à estimer les distances.

• *QUELLE MÉTHODE CHOISIR ?*

Le *Line transect* est une méthode de suivi qui permet un ajustement des différences de détection parmi les sites. Un certain nombre de facteurs affectent cette détection comme la mobilité des espèces ou la structure de la végétation. Les méthodes de transects dites classiques ou non ajustées sont spécifiques aux espèces et aux sites. Les indices sont des mesures relatives d'abondance mais comme la possibilité de voir des papillons dépend de facteurs de détection dépendant du site, une proportion de papillons vus dans un site peut ne pas être égale à la proportion vue dans un autre site. Par exemple, si deux sites ont le même indice mais qu'un site a une végétation plus ouverte que l'autre, la densité sera différente (plus basse) puisque la proportion de papillons vus dans ce cas est meilleure. Toutefois, en utilisant la méthode de POLLARD-YATES, les différences dans la structure de la végétation sont amoindries puisque l'on suit seulement une bande étroite. Le placement subjectif de la ligne peut entraîner un biais dans les indices quand cette méthode est utilisée.

La méthode du *Line transect* permet, contrairement aux indices relatifs d'abondance, d'estimer une densité c'est à dire un effectif ramené à une unité de surface. Ceci peut s'avérer être un avantage (connaissance des amplitudes de variation des densités) mais également un inconvénient. En effet, la densité par unité de surface peut n'avoir aucune réalité biologique. La notion de densité est intimement liée à celle de la répartition spatiale des individus dans la population. Par exemple, pour un effectif de population constant, la densité de la population peut énormément varier si les individus se répartissent selon un gradient. En fait, les notions de densité et d'effectif ne correspondent que dans le cas d'une répartition aléatoire des individus. Nous avons vu que les papillons ont tendance à se maintenir dans des zones privilégiées biaisant alors le calcul des densités. De plus, suivre la même ligne chaque année pose le problème de ne pas pouvoir évaluer un éventuel changement de répartition à l'intérieur de la zone. L'échantillonnage stratifié peut permettre d'atténuer ces problèmes de répartition spatiale mais reste néanmoins plus ou moins subjectif. Seul l'échantillonnage exhaustif de la zone d'étude peut permettre de calculer une densité moyenne des différents transects qui sera alors considérée comme représentative de l'effectif.

En définitive, les indices relatifs d'abondance constituent un moyen facile et rapide de suivre les variations relatives d'effectifs au sein d'une même population au cours du temps et semblent suffisants pour les gestionnaires qui souhaitent connaître la tendance de cette population. Par contre, s'il importe de comparer des densités de population (ainsi que la précision de leur estimation) dans des sites d'études différents, on privilégiera la méthode du *Line transect*.

CHAPITRE V
DISCUSSION

Les populations de *Maculinea* sont entièrement dépendantes de la répartition spatiale de leurs hôtes et leur maintien passe par une gestion adéquate de cette répartition. Si un hôte devient trop rare ou absent durant seulement une ou deux saisons, les populations de *Maculinea* peuvent disparaître d'un site (THOMAS, 1980).

V.1 - LA DENSITÉ DES PLANTES-HÔTES

Selon leur intensité, les perturbations du milieu par la fauche ou le pâturage jouent un rôle plus ou moins favorable sur la densité des plantes-hôtes. Par exemple, le pâturage extensif, tel qu'il est effectué sur le marais de Lavours, entraîne une diminution progressive des pieds de sanguisorbes et de gentianes (MAJCHRZAK, 1992 ; MORAND *et al.*, 1998) (cf. annexe VI). La tendance à l'incompatibilité entre une gestion pastorale par les herbivores et le maintien du système *Maculinea* - *Sanguisorba (Gentiana)* - *Myrmica* (MORAND *et al.*, 1994) est confirmée.

L'utilisation de machines agricoles pour ouvrir le milieu sur les stations 2 et 3 du marais de Lavours semble, dans un premier temps, provoquer une augmentation de la densité des plantes-hôtes mais nous n'avons pas assez de recul pour déterminer l'impact à long terme. Même si la pratique, depuis de nombreuses années, de la fauche annuelle dans les prairies du marais de

Chautagne semble permettre le maintien d'une densité élevée de sanguisorbes, à long terme la sanguisorbe ne supporte ni l'exploitation intensive ni l'amendement de ses surfaces. Un fauchage régulier et pluriannuel se traduit par la diminution de la taille des plants, par une diminution progressive du nombre de pousses florifères, puis par la disparition de la plante (THOMAS, 1984a).

A l'inverse, un embroussaillement trop intense du milieu est également néfaste au développement de ces plantes. Nous avons pu le vérifier à plusieurs occasions :

- dans la station A du marais de Chautagne où, dans la partie des transects qui échantillonne la lande arbustive riche en molinie, le nombre de sanguisorbes est très faible par rapport à la zone de fauche,
- dans la station 3 du marais de Lavours et plus précisément dans la partie du transect F placée dans la zone en défens où, sans intervention, le nombre de sanguisorbes diminue progressivement,
- dans la station 1 du marais de Lavours où l'arrêt du pâturage extensif permet le développement de gros touradons d'herbes (molinie, carex, choin) qui, sans prélèvement de matière, "étouffent" progressivement les autres plantes dont la sanguisorbe. L'ombre provoquée par ces grosses touffes herbacées défavorise certainement le développement au printemps de la rosette de la sanguisorbe et l'empêche de monter. Il est toutefois remarquable que le nombre de sanguisorbes ait chuté d'une manière aussi significative entre 1994 et 1996 passant de 2 sanguisorbes / m^2 à 0,37 plantes / m^2. Il est probable que la réduction du nombre de pieds de sanguisorbes, suite à une absence de gestion, est plus ou moins rapide selon les caractères physico-chimiques du sol de chacune des stations. Il ne faudrait pas en déduire trop rapidement que la sanguisorbe peut devenir limitante après seulement quelques années sans interventions.

V.1.1 - LA DENSITÉ DES SANGUISORBES

Nous avons mis en évidence une fluctuation inter-annuelle de la densité en sanguisorbes. Le nombre élevé trouvé dans toutes les stations en 1997 suggère que certains paramètres (conditions météorologiques, durée d'inondation, hauteur de la nappe phréatique...) peuvent jouer un rôle important dans le développement et la phénologie de cette plante. Il serait toutefois erroné de penser que plus le nombre de plantes-hôtes est élevé, plus le nombre de papillons est important l'année suivante. Si on observe les résultats de la station 3, on s'aperçoit que l'augmentation de la densité des sanguisorbes entre 1996 et 1997 coïncide avec l'augmentation du nombre des adultes entre 1997 et 1998. On pouvait alors se demander si le nombre élevé de sanguisorbes en 1997 a engendré une meilleure distribution des pontes et ainsi une meilleure densité de papillons l'été suivant. Sur la station 2, malgré une forte augmentation du nombre de sanguisorbes en 1997, la densité en *Maculinea* reste à peu près stable entre 1997 et 1998. Les fluctuations annuelles de la densité des plantes-hôtes n'occasionnent donc pas obligatoirement une plus forte densité de papillons. La densité de sanguisorbes au mètre carré a sans doute moins d'importance que leur répartition spatiale. ELMES & THOMAS (1987b) précisent même que les plantes nourricières doivent être assez dispersées car si elles sont trop concentrées, les femelles risquent de pondre sur des plantes très proches les

unes des autres et les chenilles seront recueillies par un trop petit nombre de fourmilières et mourront de faim après avoir épuisé les réserves du couvain (cf. annexe I, page 193). La taille des populations de papillons peut donc être limitée par une densité excessive mais également par une densité trop faible. S'il est vrai que *Maculinea nausithous* est une espèce qui se concentre fréquemment sur de petites surfaces n'ayant que quelques touffes de sanguisorbes, voire parfois pas plus de 2 ou 3 plantes-hôtes (GONSETH, 1993), un nombre trop restreint de sanguisorbes peut fortement limiter leur succès reproducteur et donc la population. Dans ce cas, le nombre de pontes est trop élevé sur chaque plante et donc potentiellement vulnérables aux prédateurs et aux parasitoïdes (cf. annexe I, page 195). De plus, les femelles ne vont sans doute pas pondre tous leurs œufs et il y aura un risque de surexploitation des fourmis-hôtes. Outre ces cas extrêmes de densité, il est possible de trouver de fortes populations de *Maculinea* dans des sites où les fourmis sont abondantes et les plantes-hôtes rares à condition qu'elles soient correctement réparties (THOMAS *et al.*, 1991). La répartition spatiale des plantes par rapport aux fourmilières est primordiale et la densité plutôt secondaire. D'ailleurs, concernant les populations de *M. rebeli*, il a été montré que le nombre de plantes-hôtes n'est pas un des paramètres les plus influents. Ceux-ci sont : la densité des nids de fourmis, le nombre de papillons élevés par nid et la survie au parasitisme (HOCHBERG *et al.*, 1992). On pourrait penser que la station 1 du marais de Lavours, avec une densité de 1 plante tous les 2 ou 3 mètres carrés lors des dernières années, a atteint une densité défavorable au maintien du *Maculinea* puisque très peu d'individus volent depuis 1996 alors que le nombre de fourmilières trouvé est suffisant pour une prospection totale des transects. Toutefois, la densité n'est sans doute pas le seul facteur puisque le nombre de papillons était également réduit (jamais plus de 5 ou 6 contacts sur 100 m dans le meilleur des cas) lorsqu'il y avait 2 plantes / m^2 en 1994. D'autre part, avec une densité similaire de sanguisorbes (0,5 / m^2) dans la station 2, la densité estimée de papillons l'année suivante atteint 80 individus à l'hectare.

V.1.2 - LA DENSITÉ DES GENTIANES

La découverte de *M. alcon* sur le marais de Lavours ayant eu lieu au cours de l'été 1998, un comptage des gentianes a été effectué le long des 2 260 m de transect servant au comptage du *Maculinea* sur la station 2. Le premier comptage a été effectué le jour où nous avons découvert les œufs de *M. alcon*. Nous avons échantillonné les plantes sur une surface de 10 m de part et d'autre de la ligne du transect. Le 4 août 1998, 76 plants sont recensés le long du transect dont la plupart au sud de la station. Cette date correspond au début de la floraison des gentianes pneumonanthes. Le nombre moyen de tiges florales par pied est de 1,53±0,89. Deux semaines plus tard, la gentiane a fleuri sur toute la station avec notamment plus de cent contacts par 100 m de transect dans la partie sud. Le nombre moyen de tiges florales est de 1,57±0,89. Il en résulte que, sur cette station, la gentiane commence à fleurir début août mais atteint un développement optimal lors de la deuxième quinzaine d'août. Ceci explique que la période de vol de *M. alcon* est décalée par rapport aux autres espèces. Un suivi plus approfondi doit être envisagé car nous ne pouvons actuellement pas savoir si la répartition spatiale de la gentiane est en adéquation avec le maintien de *M. alcon*.

En général, les gentianes doivent présenter une densité raisonnable pour réduire la compétition densité-dépendante lors des 3 premiers stades larvaires. Suite à l'abaissement des nappes phréatiques et/ou une gestion inadaptée, les populations de gentianes pneumonanthes sont souvent petites et fragmentées. L'abaissement des nappes phréatiques provoque une réduction de ces populations en les confinant aux zones topographiques les plus humides et donc les plus basses. Outre la fragmentation des populations, ce phénomène augmente la durée d'immersion des plantes lors des périodes de fortes inondations entraînant leur mortalité ou l'inhibition de la floraison l'été suivant d'où un nombre réduit de boutons pour la ponte (WYNHOFF *et al.*, 1996). De plus, afin d'échapper à la noyade suite aux inondations de longue durée des zones les plus exposées, les fourmis vont éviter ces secteurs à gentianes pneumonanthes (BOOMSMA & ISAAKS, 1982) (cf. annexe I, page 185). Une végétation très ouverte, voire un sol dénudé, permet une régénération optimale des populations de gentianes (OOSTERMEIJER *et al.*, 1994). Il est important que les plantes soient vigoureuses et présentent un bon nombre de boutons car il existe une corrélation entre le nombre d'œufs déposés et le nombre de boutons présents (SCHEPER *et al.*, 1995). S'il est préférable que les œufs des espèces *prédatrices* du couvain soient pondus sur des plantes assez distantes les unes des autres afin que les chenilles soient recueillies dans des fourmilières différentes, les œufs des espèces *coucou* peuvent être pondus en grand nombre sur une même plante. De par leur comportement, plusieurs chenilles de *M. alcon* peuvent être adoptées par une même fourmilière.

V.2 - LA RÉPARTITION SPATIALE DES PLANTES-HÔTES ET DES FOURMILIÈRES-HÔTES

V.2.1 - LA DISTRIBUTION DES PLANTES

Nous avons mis en évidence que le nombre de sanguisorbes dans les transects d'une même station (excepté la station 1) varie notablement. Pourtant, ces transects sont parfois très proches les uns des autres. Ceci suggère que sur des placeaux d'environ 50 m^2, il existe une structure forte dans la répartition spatiale des sanguisorbes. En fait, quelle que soit la perturbation subit par la végétation, le calcul des indices de distribution spatiale (Indice de Dispersion, Indice de Contagion Vraie, Statistique de RIPLEY) montre que la sanguisorbe est une plante qui ne se répartit pas de manière aléatoire dans son environnement. A l'échelle du transect, la répartition des individus est variable selon les transects et selon les années mais, à chaque fois, présente une structure caractéristique. Si l'on parvient parfois à décrire cette structure type (agrégats, plaques, gradient, etc.), il est souvent difficile d'en dégager une image précise, la dispersion pouvant être complexe et résulter de plusieurs phénomènes différents. A une échelle plus fine, les sanguisorbes forment des agrégats sur des surfaces s'étalant sur une surface de 1 à 2 m^2. Dans certains cas, le phénomène de contagion apparaît pour des tailles de placettes de seulement 0,25 m^2. Là encore, la taille des agrégats semble indépendante du mode de gestion du milieu. La statistique de RIPLEY, qui utilise comme information la distance entre les

individus, dégage souvent une agrégation des individus lorsque le rayon d'investigation est de 1 m. Ceci est une conséquence de la biologie de la plante dont le rhizome souterrain porte des bourgeons permettant une reproduction végétative. Nous avons également montré que, lorsque le nombre de plantes est élevé, celles qui poussent dans une placette ont tendance à repousser dans la même placette l'année suivante. L'extension se fait à partir des pieds déjà présents c'est à dire des noyaux préexistants.

Il convient alors d'analyser la manière dont se répartissent les fourmilières dans le milieu et notamment si elles sont spatialement corrélées avec les sanguisorbes.

V.2.2 - LA DISTRIBUTION DES FOURMILIÈRES

Elle va dépendre des exigences écologiques de chacune des espèces de *Myrmica* qui ne vivent que sous des conditions environnementales bien particulières.

• *LES EXIGENCES ÉCOLOGIQUES DES* MYRMICA*-HÔTES*

Myrmica rubra préfère les zones broussailleuses tandis que *M. scabrinodis* préfère les milieux herbacés plus ouverts (ELMES & THOMAS, 1987a). Le milieu de prédilection de *M. ruginodis* est intermédiaire puisque l'on trouve rarement cette espèce dans les milieux découverts et ensoleillés mais exige des sols bien plus secs et plus perméables que *M. rubra* (BERNARD, 1968). Pour les piégeages et la recherche des fourmilières en milieu ouvert, il n'est donc pas surprenant de constater que *M. scabrinodis* est plus abondant que *M. rubra*. Dans les parcelles non perturbées durant quelques années (station 2 en 1994), il est alors étonnant de ne pas trouver plus fréquemment *M. rubra*. Dans les transects 1 et 2 de la station A du marais de Chautagne, qui sont placés en partie dans une lande qui évolue naturellement depuis de nombreuses années, l'espèce trouvée majoritairement reste *M. scabrinodis*. Toutefois, on trouve quelques fourmilières de *M. rubra* alors qu'il n'y en a aucune dans la partie fauchée. On remarque également que l'évolution spontanée de la végétation et donc l'absence de perturbation dans la station 1 est défavorable à toutes les espèces de *Myrmica* qui régressent progressivement en faveur de *Lasius sp.*

Suite au broyage de la végétation de la station 2, le nombre de pièges attirant *M. rubra* chute progressivement. Le milieu est alors relativement ouvert et l'insolation élevée. Le nombre de pièges vide augmente. Dans la station 3, la fauche a eu lieu entre l'été 1996 et l'été 1997. Il est normal d'observer un décalage d'une année dans la diminution du nombre de pièges attirant *M. rubra*. En effet, c'est durant l'été 1997 que cette espèce, qui se développe préférentiellement dans les milieux ombragés, a dû subir une insolation élevée défavorable à son développement et perceptible l'année suivante. *M. scabrinodis*, espèce des milieux ouverts, profite par contre de conditions optimales en 1997 pour s'implanter ce qui explique le fort pourcentage de ces fourmis piégées en 1998.

Les milieux de prédilections des *Myrmica* ont été étudiés (ELMES *et al.*, 1998), et nous nous attendions à trouver plus de *M. rubra* dans les milieux broussailleux. Nous avons vu que, si effectivement on trouve plus cette espèce dans les milieux embroussaillés que dans les milieux prairiaux, elle se développe néanmoins essentiellement dans les bois où elle est

abondante. Il y a donc plus de nids de *M. rubra* en bordure de prairie dans les haies boisées. Le choix des inflorescences par les femelles *Maculinea nausithous* pour la ponte étant indépendant de la présence de fourmis-hôtes (THOMAS *et al.*, 1989) et étant donné qu'elles ne pondent pas uniquement en bordure de prairie, on peut se poser la question du devenir des œufs. Les nids de *Myrmica rubra* sont souvent creusés dans le sol et seuls quelques uns sont surmontés d'un solarium. On imagine aisément la difficulté à repérer ces fourmilières et un certain nombre a pu être oublié. Cependant, le piégeage détecterait cette espèce si elle était présente en milieu de prairie. Il serait intéressant de connaître la proportion d'œufs pondus proche de la lisière et celle des œufs pondus en pleine prairie. Il est malheureusement impossible de compter les œufs de *Maculinea nausithous* pondus profondément dans les inflorescences de la sanguisorbe. De toute façon, soit la distance de prospection de *M. rubra* est beaucoup plus élevée que celle supposée soit il y a une forte mortalité des chenilles ce qui pourrait expliquer les faibles densités en *Maculinea nausithous*.

Chaque espèce est donc adaptée à un milieu sélectionné essentiellement selon les facteurs d'insolation, de température ou d'hydrologie (cf. annexe I, page 186). Bien entendu, certains habitats sont soumis à de grandes variations de température et peuvent donc supporter plusieurs espèces de *Myrmica*. Il est surtout surprenant de ne pas avoir capturé plus de *M. ruginodis*. A l'intérieur d'un habitat, les zones de nidification peuvent être plus ou moins convenables et donc limitées. Cette disponibilité des emplacements jouera sur la densité des nids et les colonies auront tendance à s'agréger. Les zones favorables aux fourmis sont probablement distribuées en patchs dans la plupart des habitats. Les colonies sont souvent rassemblées indiquant qu'il existe des zones plus propices que d'autres à la nidification (ELMES, 1974b). Dans les prairies sèches pâturées, chaque nid peut former une structure plus ou moins permanente tandis que dans la bruyère et les marais, la situation est plus intermédiaire. Des nids, et particulièrement ceux exposés dans les touffes d'herbe, persistent pendant de nombreuses années mais la plupart sont temporaires (ELMES, 1978).

• *LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE CHEZ LES* MYRMICA

L'analyse de la distribution spatiale de la plupart des colonies d'insectes sociaux tend à montrer une structure régulière indiquant une compétition entre les colonies (ELMES, 1974b). Un facteur essentiel dans la distribution spatiale des fourmilières est donc la taille du territoire de chaque espèce. Pendant longtemps, pour toutes les espèces de *Myrmica*, la distance de prospection autour du nid était estimée à environ 2 mètres ce qui correspond à une aire moyenne de prospection d'environ 12 m^2. Si cela s'avère exact pour un bon nombre d'espèces, il est maintenant admis que *M. rubra* et *M. ruginodis* peuvent affourager à plus de 8 mètres de leur nid (THOMAS, comm. pers. ; ELMES *et al.*, 1998). Plusieurs espèces appartenant au genre *Myrmica* peuvent vivre dans un même biotope[1] et les territoires de prospection se chevauchent fréquemment. Il est alors commun de trouver

[1] *M. rubra* et *M. scabrinodis* peuvent nidifier à quelques centimètres l'une de l'autre et présentent la même éthologie.

des colonies de *Myrmica*, même d'espèces différentes, nichant proches les unes des autres, coexistant même parfois sous la même pierre. Cette association peut être poussée au point d'observer dans un même nid des ouvrières appartenant à deux espèces différentes. Les relations peuvent alors être une simple cohabitation, un parasitisme ou un commensalisme. D'ailleurs, lors de l'exploration d'un nouveau territoire par les ouvrières, le recrutement des congénères n'est, dans un premier temps, pas spécifique (PASSERA, 1984) (cf. annexe I, page 188). Chaque espèce répond à la trace chimique laissée sur le sol puis, lorsque l'effet des composés s'est évaporé, les fourrageuses manifestent un comportement d'exploration et de marquage spécifique. Le même milieu peut donc être prospecté par différentes espèces de *Myrmica* et chacune peut rencontrer une larve de *Maculinea* qui ne sera pas forcément adoptée par la bonne espèce pouvant provoquer une augmentation de la mortalité des papillons.

La capacité des fourmis à préserver un territoire varie entre les genres. Des espèces défendent fortement un territoire alors que d'autres ne défendent pas les limites physiques mais la source de nourriture. Enfin, certaines espèces, comme *Myrmica*, défendent seulement leur nid et éviteront généralement les conflits territoriaux même si quelques luttes intra et interspécifiques peuvent être observées aux alentours des nids[1] (THOMAS & WARDLAW, 1992). Contre les espèces dominantes, les ouvrières *Myrmica* défendent uniquement leurs nids alors qu'elles défendent les sources de nourriture contre les congénères et les espèces moins dominantes. Les mécanismes des stratégies de compétition entre différentes espèces de fourmis sont très complexes. Deux espèces peuvent ne pas être en compétition pour la nourriture mais être en concurrence pour un territoire[2]. Dans la plupart des biotopes, il existe une forte compétition interspécifique pour l'emplacement des nids (BRIAN, 1952a,b). Des conflits pour la conquête de territoires ou de nids sont alors fréquemment observés. *Lasius niger* est une espèce pionnière supportant bien les pressions anthropogènes tandis que *Myrmica rubra* semble plus compétitive à long terme si les conditions écologiques lui conviennent. Celle-ci pourra donc supplanter peu à peu sa concurrente avec le temps mais le mécanisme de remplacement est inconnu (CZECHOWSKI, 1985). Très souvent, afin d'éviter toute concurrence, les espèces se partagent l'environnement spatialement ou temporellement. Le mode de prospection peut également être très différent : si *L. niger* utilise toujours les mêmes pistes pour trouver sa nourriture, *M. rubra* se caractérise par ses capacités à trouver très rapidement des sources de nourriture et à sa grande vitesse de recrutement. Une nouvelle source de nourriture sera donc très rapidement localisée et exploitée par *M. rubra* alors que *L. niger* arrivera plus tard même si la source de nourriture est située plus près de son nid. *M. rubra* a dû affiner sa rapidité d'exploitation des ressources puisqu'en cas de présence commune sur un site, *L. niger* délogera systématiquement *M. rubra* (CZECHOWSKI,

[1] Il existe une ségrégation entre *M. rubra* et *Lasius flavus* donc probablement une compétition entre ces deux espèces. La même tendance s'observe entre *M. ruginodis* et *L. flavus* tandis que *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* sont des prédateurs de *L. flavus* (ELMES, 1974b).
[2] Comme c'est le cas entre *Lasius niger* et *Myrmica rubra*.

1985). Il y a également une séparation temporelle des deux espèces puisque le maximum d'activité de *L. niger* se situe au mois de mai alors que celui de *M. rubra* se situe en juillet-août. Dans certains cas, pour diminuer la compétition entre deux genres, les actions de chasse et de récolte peuvent être nocturnes pour une espèce et diurnes pour l'autre. Ce sont toutes ces raisons qui ont probablement permis au genre *Myrmica* de développer des relation avec les chenilles des papillons.

Les genres *Formica* et *Tetramorium* sont dominants par rapport à *Myrmica* et si les colonies de *Myrmica* sont admises à l'intérieur des territoires des *Formica* (SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1990), elles sont excluent des territoires de *Tetramorium* (BRIAN *et al.*, 1965). En prairies sèches, certaines observations font état de jeunes larves de *Maculinea rebeli* récupérées par *T. caespitum* mais sûrement pour être mangées (THOMAS *et al.*, 1989). La compétition territoriale n'est généralement pas corrélée avec la taille des ouvrières. Les colonies de *Myrmica* sont tolérées dans les territoires des espèces de *Formica* de plus grandes tailles et ont du mal à nidifier dans les territoires de *T. caespitum* et *L. niger* dont les ouvrières sont de tailles similaires.

• *LA COLONISATION DE NOUVEAUX SITES*

La répartition spatiale des fourmilières peut s'expliquer, en partie, par le mode d'essaimage des individus sexués. Les vols nuptiaux de toutes les populations de *Myrmica* se produisent de juillet à septembre suivant leur localisation biogéographique. Ils sont généralement locaux et s'effectuent à quelques centaines voire même parfois seulement quelques dizaines de mètres du nid (ELMES *et al.*, 1998). La colonisation de nouveaux habitats éloignés et donc isolés passe par la fondation de colonies par des reines alors que dans les milieux contenant déjà des populations de *Myrmica* ce phénomène est assez rare. En effet, ces fourmis sont capables de coloniser rapidement un nouvel emplacement par fragmentation, bourgeonnement puis séparation de la colonie parentale (JA THOMAS, 1995b).

L'étude du piégeage des fourmis nous montre qu'il y a peu de variations intra-annuelles. Les pièges étant placés rigoureusement au même endroit, il est possible de voir qu'il n'y a quasiment pas de changement d'espèces entre deux dates de piégeage. Il est parfois possible de voir des espèces de Formicinae s'installer et dominer les *Myrmica* mais il est rare de trouver en même temps deux espèces de *Myrmica* sous le même piège à la même date. Lorsqu'au cours d'un été un piège attire deux espèces, c'est une espèce qui est capturée puis l'autre. Toutefois, les quelques changements d'espèces entre deux dates de piégeage laisse supposer soit qu'il existe une compétition pour la nourriture entre les colonies les plus proches de la ressource soit que certaines colonies se déplacent et changent l'emplacement de leurs nids au cours d'un été. De nouveaux habitats peuvent rapidement être colonisés au printemps et en été alors que le transport du couvain est rare en automne (LÉONARD & HERBERS, 1986). Concernant les variations inter-annuelles, un piège attire souvent, d'une année sur l'autre, la même espèce mais d'une part, il n'est pas évident que ce soit la même colonie qui soit concernée et d'autre part, le fait que certains pièges attirent une autre espèce l'année suivante confirme que la composante "fourmilière" évolue rapidement. Le marquage des fourmilières montre effectivement qu'un bon nombre de

nids ne présente plus d'activité d'un été à l'autre alors que, chaque année, de nouveaux nids s'implantent. D'une année sur l'autre, les déplacements des colonies sont donc fréquents et il arrive que de nombreuses fourmilières changent d'espèces (THOMAS, 1984a). Une étude montre que, sur un site riche en *Myrmica sabuleti*, près de 70% des colonies sont remplacées par une seconde colonie de *M. sabuleti* l'été suivant et qu'environ 15% sont remplacées par *M. scabrinodis* alors que cette espèce est peu abondante (THOMAS & WARDLAW, 1992). Ceci peut avoir une conséquence sur la survie des *Maculinea*. Lorsqu'elles changent d'emplacement, les ouvrières peuvent quitter le nid en laissant la chenille qui mourra de faim. Les chenilles de *Maculinea* pouvant entraîner la disparition des plus petites fourmilières, les espèces de *Myrmica* ont peut-être dû s'adapter à la pression de prédation en étant capable de "déplacer" la colonie.

V.2.3 - L'IMPORTANCE DU MICROCLIMAT

Les espèces mais également la taille des colonies sont fortement dépendantes de la régénération de la végétation (BRIAN, 1972) et s'il semble évident qu'un ombrage plus ou moins intense peut contribuer à l'installation de populations spécifiques de *Myrmica*, il est remarquable de voir le rôle que peut jouer de très faibles variations dans la hauteur de la végétation. Le microclimat local a donc une importance particulière même lorsque les variations de la structure de la végétation semblent imperceptibles. Par exemple, une augmentation de seulement quelques centimètres est suffisante pour remplacer complètement *M. sabuleti* par *M. scabrinodis* et inversement (THOMAS, 1979). La modification du microclimat local va avoir une conséquence sur l'ensemble du cycle. On peut donner l'exemple de *Maculinea arion* qui, pendant plusieurs siècles, a pu se maintenir sur les prairies les plus exposées où la végétation est extrêmement rase (JA THOMAS, 1993). Ces milieux étaient maintenus par l'homme et il semblerait que plusieurs espèces de papillons britanniques auraient évité l'extinction en se déplaçant dans ces refuges. Au cours du siècle dernier, la culture traditionnelle a été abandonnée en faveur de sous-bois plus ombragés, de prairies plus hautes et de landes dégénérées qui provoquent des microclimats plus froids et donc l'extinction de la plupart des espèces thermophiles. Le déclin de *M. arion* est dû à une évolution de son milieu suite à l'abandon de l'élevage ovin. En Angleterre, le processus d'extinction a été accéléré par une épidémie de myxomatose qui décima les lapins transformant spontanément la pelouse sèche en une lande arbustive impropre au développement des fourmis-hôtes (JA THOMAS, 1995a,b). De nos jours, les fourmis-hôtes de *M. arion* ont un habitat plus étendu en France qu'en Angleterre. En France, la nidification se fait sous une herbe sèche, relativement haute alors qu'en Angleterre, où la température moyenne estivale est plus fraîche, les fourmis-hôtes sont abondantes seulement sur les versants sud des zones où la végétation est rase et donc où le microclimat à la surface du sol est plus chaud que sous une herbe haute (JA THOMAS, 1993). L'habitat de *M. sabuleti* est donc très différent et plus restreint au nord de l'Europe. Le manque de connaissances sur les besoins spécifiques des fourmis et des plantes-hôtes a grandement contribué au déclin du papillon. Chaque site d'étude a ses caractéristiques propres et ses exigences de conservation.

V.3 - LA RELATION SPATIALE PLANTES-HÔTES/*MYRMICA*-HÔTES

Il est indispensable qu'un nombre suffisant de fourmilières de la bonne espèce de *Myrmica* se trouve à proximité des plantes nourricières pour qu'une colonie de *Maculinea* puisse prospérer (ELMES & THOMAS, 1987a). Les plantes-hôtes doivent se trouver dans l'aire de ravitaillement des fourmis pour que les chenilles aient une forte probabilité d'être récupérées. Chaque espèce de *Maculinea* a ses propres exigences concernant la densité de chacun de leurs hôtes. Par exemple, les meilleurs sites à *M. arion* ont de fortes densités de *Myrmica sabuleti* et un nombre de plants de thyms tel que chaque plante ait un nid à moins d'un mètre (THOMAS, 1989).

D'une manière générale, un habitat suffisamment vaste avec un nombre de plantes-hôtes suffisamment élevé permet aux femelles *Maculinea* de pondre sur des plantes différentes alors qu'un habitat réduit entraîne de fortes densités d'œufs sur un petit nombre de plantes-hôtes. En conséquence, le nombre de nymphes trouvées dans les fourmilières est fortement dépendant de la distribution des plantes-hôtes et des fourmilières-hôtes. Si la distribution des sanguisorbes est importante pour le maintien de *Maculinea nausithous*, elle doit être encore plus surveillée pour *M. teleius* puisque les femelles ne pondent qu'un œuf par tête florale (cf. annexe I, page 180) et les fourmilières ne peuvent recueillir qu'une seule chenille d'où la nécessité d'avoir un grand nombre de fourmilières et un nombre de sanguisorbes assez élevé pour la survie de cette espèce (FIEDLER, 1990b).

Nous n'avons pas décelé de corrélation entre le nombre de fourmilières et le nombre de sanguisorbes comptées dans des placettes de 1 mètre carré. De la même façon, il n'y a pas de corrélation entre le nombre de sanguisorbes dans une placette et le nombre de fourmilières dont les ouvrières sont susceptibles de venir prospecter dans ladite placette. Cette corrélation reste nulle pour des tailles de placettes plus grandes. Toutefois, on rappelle que l'analyse n'a été effectuée que sur la station 1, le nombre de fourmilières total (épigés et endogés) étant difficile à estimer sur les autres stations. Sur cette station 1, le nombre de fourmilières détectées est suffisant et réparti de telle manière que les transects sont entièrement prospectés par les ouvrières. Les sanguisorbes seront donc nécessairement à proximité d'un nid. Comme il est fort probable que les fourmis ne construisent pas leurs nids en fonction des agrégats de sanguisorbes, plusieurs cas de figure se présentent (Tableau 41).

Tableau 41 : Succès de récupération des chenilles par les fourmis en fonction de la densité des hôtes. Les densités "extrêmes" sont exclues.

		Densité fourmilières-hôtes		
		faible	intermédiaire	forte
Densité	faible	+	++	+++
Sanguisorba	intermédiaire	++	+++	++++
officinalis	forte	+	++	+++

Le succès de recrutement des chenilles par les fourmis dépend avant tout d'une forte densité des fourmilières-hôtes. La récupération des chenilles est réduite lorsque cette densité est faible. Par contre, le recrutement est

toujours maximisé lorsque la densité des plantes-hôtes est intermédiaire. Par exemple, les effectifs de *Maculinea teleius* dépendent plus de la densité des fourmilières d'accueil que du nombre de sanguisorbes présentes et il existe une relation entre le nombre de nids de fourmis et le nombre de papillons (ELMES & THOMAS, 1987b). HOCHBERG *et al.* (1992) ont montré, sur le système *Maculinea rebeli* - *Gentiana cruciata* - *Myrmica schencki*, que les paramètres les plus sensibles pour la population sont : la densité des nids de fourmis, le nombre de papillons élevés par nid et la survie au parasitisme. Les paramètres de sensibilité intermédiaires sont : le nombre d'œufs pondus par papillon, la survie des œufs et des chenilles sur les plantes et des chenilles dans les nids et la surface à explorer par les fourmis pour rechercher les chenilles. Enfin, les paramètres les moins sensibles sont : le nombre de plantes par hectare et le nombre moyen de chenilles qu'une plante peut supporter. La densité et la qualité des fourmilières-hôtes sont sans doute les facteurs les plus déterminants et sur la plupart des sites, le nombre et la densité des plantes-hôtes ne limitent pas la population des papillons. Ceci est probablement vrai pour toutes les espèces de *Maculinea*.

V.4 - LES MODES DE GESTION PRÉCONISÉS

De nombreux projets de conservation des papillons ont été réalisés sans avoir évalué l'état des populations et sans avoir énuméré les menaces possibles. La définition des menaces peut être difficile, surtout pour les espèces qui développent des cycles complexes. Par le passé, des modes de gestion non réfléchis ont conduit à clôturer des prairies pour protéger les plantes-hôtes du pâturage mais les populations ont quand même décliné suite au développement d'un microclimat particulier induit par une végétation élevée empêchant l'installation des fourmis (THOMAS, 1983b). Une gestion inappropriée peut avoir des effets aussi, voire plus néfastes, que l'absence de gestion. Une action raisonnée de pâturage, de fauchage, de prévention d'invasion des arbustes est donc nécessaire.

La diminution voire la disparition des populations de *Maculinea* peut provenir de la régression de l'un des deux ou même des deux hôtes. Les cas de figures les plus classiquement rencontrés sont i) que les fourmilières-hôtes et les plantes-hôtes sont trop distantes pour permettre une interaction ii) qu'il y a trop de plantes-hôtes par rapport aux fourmilières-hôtes.

Dans le premier cas, soit on cherche à augmenter la répartition spatiale des fourmis dans des zones où les plantes poussent soit on étend les plantes dans l'habitat des fourmis. La gestion est alors généralement localisée donc délicate. Agir sur les *Myrmica* nécessite une forte modification du biotope qui peut avoir des effets non désirés sur la flore et la faune environnante (JA THOMAS, 1995b). Agir sur la population de plantes a probablement moins d'impact sur les autres plantes rares et sur les populations d'animaux déjà présentes mais la recolonisation naturelle d'un site par les plantes-hôtes peut prendre de nombreuses années. Dans le deuxième cas, il faut envisager de créer un environnement favorable à l'extension des colonies de fourmis existantes. Parfois, la densité des fourmilières-hôtes est suffisante

et convenablement corrélée aux plantes-hôtes mais il existe des zones de forte densité en plantes-hôtes et dépourvues de fourmilières-hôtes. C'est une situation fréquente pour *M. nausithous* et, à un degré moindre, *M. teleius* pour lesquelles les populations de fourmis sont concentrées en bordure de haies alors qu'en plein champ on note souvent de faibles densités en *Myrmica* et les densités les plus élevées en sanguisorbes. Cette situation est peut être la plus facile à gérer car, au lieu de manipuler les populations de fourmis, il est possible de forcer les individus à pondre sur les aires désirées en coupant sélectivement les tiges fleuries des plantes-hôtes avant que les papillons n'émergent et ne pondent (ELMES *et al.*, 1998).

• *L'IMPLANTATION DE FOURMILIÈRES*

Lors des premiers programmes de conservation du *Maculinea*, on se focalisait souvent sur les populations de plantes-hôtes et le comportement de ponte du papillon (ELMES & THOMAS, 1992). Mais les fluctuations des populations de *Maculinea* sont désormais souvent attribuées à la densité et à la répartition spatiale des fourmilières-hôtes (THOMAS, 1980, 91, 95b) où le papillon passe 85% de sa vie et poursuit l'essentiel de sa croissance corporelle. Il ne faut pas conclure que les plantes-hôtes ne sont pas importantes mais, contrairement aux fourmilières, un faible nombre de plantes ne sera pas forcément une contrainte pour le développement des papillons. En effet, on imagine aisément qu'une station dont la surface est entièrement prospectée par les fourmis peut ne contenir qu'une faible densité de plantes-hôtes. Il convient donc, dans les stations à sanguisorbes, de porter les efforts sur la gestion des populations de fourmis en maintenant ou en développant le nombre des fourmilières-hôtes. La taille de la population doit être aussi grande que possible pour réduire les risques d'extinction dus aux fluctuations aléatoires de l'environnement et à la stochasticité démographique.

Une méthode consiste, après avoir repéré la zone où se trouvent les plus grandes colonies, à essayer de reproduire dans l'ensemble du biotope les conditions qui règnent à cet endroit (ELMES & THOMAS, 1987a). Suivant les exigences thermiques de l'espèce de *Myrmica* à favoriser, cela consiste à modifier l'ombrage ou l'ensoleillement nécessaire en faisant varier la hauteur de la végétation. La colonisation de nouveaux sites ainsi créés peut être accélérée en plaçant des solariums artificiels sous lesquels des reines fécondées fonderont de nouvelles colonies (LHONORÉ, 1996). En augmentant la possibilité d'implantation des fourmilières à proximité des agrégats de sanguisorbes ou de gentianes, on multiplie les possibilités d'adoption des chenilles par les fourmis. Toutefois, s'il est relativement aisé de jouer sur des paramètres tels que l'ombrage ou l'insolation, il est beaucoup plus délicat de contrôler les paramètres hydrogéologiques et des solariums artificiels ne seront pas forcément colonisés par l'espèce de *Myrmica* espérée.

Face à une gestion inadaptée de fauchage ou de pâturage par les herbivores, les populations de plantes-hôtes et de fourmilières-hôtes sont amenées à subir une forte diminution qui entraînerait des conséquences certainement non négligeables sur les populations de *Maculinea.* Le maintien du cycle du *Maculinea* passe alors par un plan raisonné de fauche et de pâturage.

• *LE PÂTURAGE*

Sur la réserve de Lavours, le pâturage a une action sensible sur les sanguisorbes et les gentianes (MAJCHRZAK, 1992 ; MORAND *et al.*, 1998). Des observations montrent que les sanguisorbes croissent préférentiellement en association avec les végétaux les plus appétents pour les herbivores et sont donc plus facilement soumises à la pression des bovins qui, en broutant, les arrachent. Les vaches consomment également la gentiane. Un fort pâturage, surtout quand les premiers stades larvaires sont encore sur la plante-hôte, est une menace sérieuse pour les populations de papillons. Il serait donc préférable de déplacer les animaux sur des sites moins riches en sanguisorbes et en gentianes lors de la floraison de celles-ci.

Les quelques individus aperçus dans les parcs de pâturage ont un comportement "vagabond" à la recherche de rares sanguisorbes sur lesquelles ils pourraient pondre ou se nourrir. Les individus se confinent dans les pare-feux non pâturés situés autour des parcs. Il ne faut toutefois pas rejeter toute action de pastoralisme puisque la station 2, dans laquelle on a estimé certaines années plus de 200 papillons à l'hectare, est une des prairies pâturées par des chevaux. La pression de pâturage est faible permettant le développement d'un nombre de plantes-hôtes en adéquation avec le maintien des papillons. De plus, nous avons vu que l'absence de perturbation sur la station 1 provoquait une régression du nombre de sanguisorbes. Compte tenu de la structure de la station, constituée de nombreux touradons de carex et de molinie dans lesquels les *Myrmica* construisent leurs solariums, la gestion la plus appropriée dans les parcelles présentant un faciès similaire consiste à mettre en place un pâturage extensif. En effet, une action mécanique de fauche ou de broyage risquerait d'endommager irrémédiablement les fourmilières.

Nous conseillons donc un pâturage très extensif, par un nombre limité d'animaux, qui serait également favorable à *Maculinea alcon* puisque le piétinements des animaux ouvre des zones permettant la germination des gentianes. Il est important de maintenir des zones ouvertes et des zones recouvrantes au sein d'un même habitat (OATES, 1995). Le type, la période et l'intensité du pâturage doivent cependant être adaptés à chaque site (KOCKELKE *et al.*, 1994).

Il est généralement reconnu que le pâturage dans les marais et les prairies semble être un type de gestion alternatif pour la conservation des espèces et des communautés rares (DOLEK & GEYER, 1997). De plus, d'un point de vue biodiversité, quand le pâturage est suspendu, il y a souvent un déclin de la richesse spécifique et une grosse couche de litière se forme (WILLIEMS, 1983). Par contre, quand le pâturage est réinstauré dans des prairies qui ont été abandonnées, la diversité spécifique augmente de nouveau (VAN WIEREN, 1995).

• *LA FAUCHE*

La fauche est un autre mode de gestion des prairies mais les méthodes mécanisées, qui impliquent de faucher par temps sec juste pendant la pleine floraison des sanguisorbes et des gentianes, provoquent la disparition des plantes-hôtes et avec elles la disparition du *Maculinea*. Si les habitats sont fauchés plusieurs fois entre juin et mi-septembre, il n'y a plus de plantes-hôtes avec des têtes florales convenables pour la ponte ou pour que les

jeunes chenilles se nourrissent. Il est donc préférable d'effectuer une fauche précoce ou une fauche tardive (SCHURIAN, 1984 ; JA THOMAS, 1995a ; WYNHOFF, 1996). Une fenaison précoce, en juin, a l'avantage de permettre à la sanguisorbe de refleurir avant la dépose des œufs en juillet et permet de récolter un foin de bonne qualité. Par contre, les machines agricoles risquent d'endommager les fourmilières placées dans les touradons et détruire les chrysalides qui se trouvent près de la surface. De plus, une fauche précoce nécessite souvent une deuxième coupe plus tard à la fin de l'été impliquant un coût supplémentaire. Il serait donc plus bénéfique pour les papillons de procéder à une fauche tardive, en septembre, après que les chenilles aient bouclé leur cycle phytophage et soient à l'abri dans les fourmilières. D'un point de vue protection du *Maculinea*, cette période est la plus favorable mais il est évident que c'est également la période où la qualité du foin est la plus faible. Il faut aussi tenir compte du fait que, dans les zones marécageuses, le sol est peu portant et vite inondable empêchant toute action mécanique.

Si la date de fauche a un impact, le rythme de fauche joue également un rôle sur la dynamique des populations de plantes et de fourmis et influence la dynamique globale du système. Pour favoriser *Myrmica rubra* et donc *Maculinea nausithous*, il est généralement recommandé de faucher les parcelles tous les 3 à 5 ans (WARREN, 1987c ; WYNHOFF, 1996). Au delà de ce pas de temps, on risque de noter une invasion plus massive des ligneux au détriment des plantes herbacées dont la sanguisorbe. De plus, le diamètre des ligneux devient trop important pour la lame de fauche et impose l'utilisation d'un matériel plus adapté. *M. nausithous* semble être une espèce, *a priori*, relativement facile à sauvegarder puisque de grandes colonies peuvent vivre dans de petits terrains n'ayant pas besoin d'un entretien intensif (ELMES & THOMAS, 1987b). Un rythme de fauche tous les 2 ou 3 ans est plus adapté pour le complexe *Maculinea teleius* - *Myrmica scabrinodis* (WARREN, 1987c) puisque les meilleurs biotopes pour *M. teleius* sont les terrains laissés à eux-mêmes pendant plusieurs années après une légère perturbation telle qu'un fauchage (ELMES & THOMAS, 1987b).

D'après nos résultats, une période d'embroussaillement de seulement 3 à 5 ans semble insuffisante dans les marais de la vallée du Haut-Rhône pour permettre le développement d'un nombre suffisant de colonies de *Myrmica rubra.* De toute façon, quel que soit le pas de temps à instaurer, il est indispensable de procéder à une fauche par bandes qui consiste à ne couper qu'une partie de la surface totale, en alternant chaque année, pour créer une mosaïque avec une végétation capable de se régénérer. Ce schéma aurait le double avantage d'une part, de permettre aux imagos de trouver des zones refuges après une fauche pour pondre et d'autre part, de maintenir les fourmis-hôtes (i.e. *Myrmica rubra* et *M. ruginodis*) qui disparaîtraient après une intervention sur l'intégralité de la parcelle. Un tel scénario assurerait aussi à *Maculinea teleius* un biotope convenable dont les fourmis-hôtes trouveraient en permanence des milieux relativement ouverts. La mise en défens d'une partie de la station C du marais de Chautagne, nous confirme qu'à la suite d'une fauche les papillons survivants se confinent dans cette zone non perturbée. La dynamique de la sanguisorbe, après une fauche au mois de juillet, est rapide et les *Maculinea* peuvent éventuellement

retrouver après quelques jours des plantes favorables à la ponte dans la partie fauchée.

Une fauche par rotation serait également bénéfique à *Maculinea alcon* dont la plante-hôte ne peut germer dans les moliniaies et disparaît progressivement. Il est donc important de maintenir des formations herbacées ouvertes puisque la fermeture du milieu entraîne un vieillissement des populations et une diminution des effectifs de gentiane pneumonanthe (LHONORÉ, 1996). La germination est optimale sur un sol nu, la première floraison demande 2 à 3 ans (LHONORÉ, 1994). Il faut 3 à 5 ans pour obtenir une floraison abondante (ELMES & THOMAS, 1987b). La fauche mais également le feu sont des perturbations qui favorisent le rajeunissement des populations de gentianes mais une fauche annuelle risque de donner progressivement des gentianes de petites tailles impropres à la ponte. Elle risque aussi de favoriser *Myrmica scabrinodis* plutôt que *M. ruginodis* qui préfère les milieux plus fermés. Ne sachant pas encore quelle est la fourmi-hôte de cette espèce, il est nécessaire de maintenir *M. ruginodis* qui est moins abondante. Il est donc conseillé d'effectuer des perturbations, par bandes ou par patchs autour des noyaux de gentianes, fortes et brutales sur des surfaces qui seraient ensuite laissées à l'abandon durant cinq années.

• *LE FEU*

Bien que de plus en plus utilisé, ce mode de gestion reste très destructeur pour toute la microfaune des herbacées et assez difficile à contrôler. Les quelques exemples concernant les répercutions du feu sur les populations de lépidoptères montrent que le nombre de papillons spécialistes est plus élevé dans les prairies fauchées que dans les prairies brûlées (SWENGEL, 1996). Toutefois, il n'a pas un impact néfaste sur les populations de *Mellicta athalia* ni, selon le moment où il intervient, sur les populations de *Maculinea*. La survie de *M. arion* dans les nids de *Myrmica sabuleti* situés dans des zones brûlées est près du double de celle dont les nids sont installés depuis longtemps sur des zones herbacées (THOMAS, 1980 ; THOMAS & WARDLAW, 1990).

Au cours de l'été 1998, un feu accidentel s'est déclenché sur la station 1 du marais de Lavours. Une semaine après, nous avons effectué un piégeage pour étudier quelles pouvaient être les conséquences sur les populations de fourmis. Il apparaît que les fourmis ont pu résister puisque tous les pièges qui capturaient des *Myrmica* avant le feu contenaient encore des individus après le feu. Le feu est passé extrêmement rapidement et n'a pas eu le temps de brûler en profondeur. Les fourmis sont donc toujours présentes dans la station mais nous ne savons pas quel sera leur devenir suite au manque de ressource.

Ce mode de gestion reste destructeur pour l'ensemble des papillons, notamment pour les espèces spécialistes qui déclinent fortement après un feu. Cet effet persiste généralement plusieurs années et on lui préférera la fauche sans doute beaucoup plus favorable (SWENGEL, 1996).

• *LES RÉINTRODUCTIONS PAR LA MODIFICATION DE L'HABITAT*

La modification d'un habitat entraînant le déclin d'une espèce n'est pas forcément un phénomène irréversible. Suite à la disparition de *Maculinea arion* à cause de l'embroussaillement de ses habitats, un programme

scientifique en Grande Bretagne a cherché à déterminer s'il était envisageable de rétablir l'espèce en recréant son milieu originel. Le but était d'accentuer la pression de pâturage afin d'encourager une augmentation de la densité de ses hôtes. En effet, le dernier site contenant *M. arion* était celui qui était le plus pâturé et celui qui avait les plus fortes densités de *M. sabuleti* (THOMAS, 1980). Sur un site qui contenait *Maculinea arion*, il a été décidé de réduire les périodes d'élimination des broussailles ce qui a eu pour conséquences de stabiliser les populations de *Thymus* et de voir les densités de *Myrmica sabuleti* augmenter. Sur un autre site d'étude, ayant même aspect et même géologie que le précédent mais n'ayant jamais été colonisé par *Maculinea arion*, il a été créé une pelouse à la suite d'un débroussaillement plus intense. La repousse a été fortement broutée par des vaches durant l'hiver et plus légèrement par des poneys au printemps et en été. Après une quinzaine d'années, on a obtenu une structure de pelouse qui correspond à la définition de la structure d'habitat de *Myrmica sabuleti*. Progressivement, des densités appropriées de fourmis se sont installées. Les populations de *Thymus* provenant des aires voisines ont été introduites et le site approcha la caractérisation de l'habitat de *Maculinea arion*. En changeant la gestion du paysage, les populations de *Myrmica sabuleti* se sont rétablies dans les pelouses et les papillons ont été réintroduits avec des résultats prometteurs (JA THOMAS, 1994).

L'introduction des lépidoptères est donc possible. Ceci est confirmé par les succès de réintroduction des papillons *Plebeius argus*, *Strymonidia pruni* et *Pseudophilotes baton* et la réinvasion naturelle de *Hesperia comma* (HANSKI & THOMAS, 1994). Les habitats susceptibles d'accueillir certaines espèces restent souvent inoccupés à cause de l'isolement et l'introduction de papillons dans ces habitats vides a été un succès dans de nombreuses occasions (THOMAS & HARRISON, 1992). Toutefois, la réintroduction est toujours risquée même si elle est bien planifiée. Avant d'initier une réintroduction, il faut savoir pourquoi les espèces disparaissent de leur habitat, pourquoi elles pourraient y retourner et quelles sont les chances de survie des populations réintroduites. Le succès passe par une collaboration étroite entre les chercheurs, les gestionnaires, les administratifs et les naturalistes (MOORE, 1991).

Suite à la disparition aux Pays-Bas de *Maculinea nausithous* en 1970 et *M. teleius* en 1976, une réintroduction de ces deux espèces a été tentée et réussie (WYNHOFF, 1998b). Suite aux réintroductions, les populations sont fragiles et peuvent disparaître rapidement suite à des fluctuations aléatoires. Le déclin des populations à effectifs restreints est souvent dû aux mauvaises conditions météorologiques mais aussi à la surexploitation des fourmis-hôtes, la compétition *scramble* pouvant détruire tout le nid (THOMAS *et al.*, 1993). Dans un système stable, le nombre, la densité et la structure sociale des nids limiteront la taille de la population de papillons à condition que le nombre de plantes-hôtes soit adéquat. Le changement de site ajoute un risque puisque le changement des conditions climatiques induit une modifications des périodes de vol (WYNHOFF, 1998b).

Le déplacement d'espèces rares peut devenir une technique de conservation de plus en plus utilisée lors des années à venir (GRIFFITH *et al.*, 1989 ; ARMSTRONG & CRAIG, 1995). Le succès d'une transplantation dépend essentiellement de deux phénomènes : une bonne connaissance de

l'écologie des espèces et, la protection et le maintien de l'habitat. Le déplacement et la réintroduction des espèces a été, par exemple, un succès pour *Strymonidia pruni*, *Mellicta athalia*, *Lycaena dispar*, *L. sinapis*, *Polyommatus argus*, *Euphydryas aurinia*, *Melitaea cinxia*, *Hesperia comma*, *Lysandra bellargus*, *Maculinea arion* (THOMAS, 1984b), *M. teleius* et *M. nausithous* (WYNHOFF & VAN DER MADE, 1995). Par contre, la réintroduction de *Papilio machaon* (DEMPSTER & HALL, 1980), *Colias palaeno europome* (RUEETSCHI, 1988) et *Euphydryas gillettii* (WILLIAMS, 1995) fut un échec.

V.5 - L'APPORT DES MODÈLES THÉORIQUES

Les causes du déclin des espèces *Maculinea* sont, comme très souvent dans les problèmes d'extinction, avant tout déterministes. En effet, la modification et la fragmentation des habitats sont des facteurs majeurs dans la dynamique des populations et l'extinction des papillons (CAPPUCINO & KAREIVA, 1985 ; THOMAS & HARRISON, 1992 ; THOMAS & JONES, 1993 ; HANSKI, 1994 ; HANSKI *et al.*, 1995a). Par la suite, les processus stochastiques qu'ils soient génétiques, démographiques ou environnementaux risquent d'accélérer ce processus d'extinction. Il ne suffit donc pas de mettre en réserve des territoires qui pourront, malgré leur protection, se trouver spatialement isolés les uns des autres et dont chaque fragment d'habitat ne permettra pas le maintien d'une *Population Minimale Viable*. Il est maintenant acquis que la survie d'une espèce passe par le maintien de populations les plus grandes possibles, généralement de plusieurs centaines d'individus, dans de grandes surfaces afin que les variabilités stochastiques n'affectent pas toute la surface en même temps. La taille minimale d'une population dépend d'un très grand nombre de facteurs à tel point qu'il est extrêmement difficile d'en déterminer une valeur (HANSKI & SIMBERLOFF, 1997). L'évaluation empirique des prédictions théoriques est de plus très difficile. Enfin, la taille d'une population n'est pas nécessairement un facteur prépondérant pour prédire la fragilité d'une population (DEMPSTER, 1991 ; HOCHBERG *et al.*, 1994). Parmi les facteurs prépondérants pour la survie du *Maculinea*, il faut considérer la structure de la population et donc l'isolement et le taux de migration. La survie d'une population isolée dépendra plus de la configuration et de la dynamique de l'habitat que de sa taille. Si les modèles d'*Analyse de Viabilité des Populations* sont généralement basés sur la génétique et la stochasticité démographique (FRANKLIN, 1980), les menaces sont d'abord écologiques (BOYCE, 1992). En réalité, la stochasticité démographique joue un rôle majeur lorsque la taille minimale des populations est déjà très faible. Par exemple, pour les populations de *Maculinea arion* en Grande Bretagne, la stochasticité démographique a été impliquée dans l'extinction après que les facteurs environnementaux aient réduit la population à 5 individus (THOMAS, 1984a). L'extinction est plus déterministe que stochastique et les variations stochastiques ne sont décisives seulement lorsque les pressions déterministes ont eu lieu. Il faut donc alléger les pressions déterministes. La nouvelle approche des modèles d'extinction est de réduire les extinctions

stochastiques locales par la recolonisation (BOYCE, 1992 ; CD THOMAS, 1994). Cela passe par le maintien de réserves multiples et de corridors. Plutôt que d'aborder les problèmes de génétique, nous nous sommes intéressé au problème de colonisation du *Maculinea*. Il est indispensable de comprendre la dynamique de ces espèces rares cantonnées à des habitats plus ou moins isolés pour connaître les risques d'extinction et déterminer les différentes options de gestion optimale des habitats.

V.5.1 - LA STRUCTURE DES POPULATIONS

Les problèmes de structure spatiale sont liés à la dispersion des individus d'une population. Cette notion de dispersion permet de définir l'échelle spatiale pour la conservation. Si quelques espèces de lépidoptères volent rarement plus de 50 mètres, d'autres sont des migrants continentaux. Toutefois, la dispersion réalisée, qui est la distance moyenne entre le lieu de naissance et l'endroit où l'individu se reproduit, est en général assez faible. Les papillons relativement sédentaires vivent normalement en populations fermées, ce qui veut dire que la plupart des individus passent leur vie dans un seul patch d'habitat. La conservation peut être ciblée aux populations locales mais la gestion d'une seule population locale peut ne pas assurer une persistance à long terme. D'autres espèces vivent en populations ouvertes, les adultes se dispersent largement et visitent de nombreux patchs de ressource. Leur conservation dépend de la protection de l'habitat ou de l'emplacement des patchs de ressource (EHRLICH, 1984 ; GILBERT & SINGER, 1973). La plupart des papillons rares et en voie de disparition étudiés jusqu'à présent forment des populations locales relativement fermées. Beaucoup d'espèces ont des distributions en patchs suite aux activités humaines qui ont fragmenté les habitats (SINGER *et al.*, 1993a ; THOMAS, 1993). En principe, la gestion ou la préservation de l'habitat peut maintenir une population locale indéfiniment lorsque les espèces occupent de grands patchs et forment donc de grandes populations (taille moyenne supérieure à 10 000 adultes par génération). Or, les populations des espèces rares sont petites (généralement inférieures à 1 000 adultes par génération) (EHRLICH, 1984). Même si le biotope peut être protégé, ces petites populations locales sont encore en péril à cause de la grande fluctuation naturelle qui touche les populations d'insectes ou parce que la gestion pour un taxon peut être inappropriée pour d'autres taxons ou encore parce que des habitats relativement pauvres peuvent avoir besoin d'une immigration continuelle de papillons. Ces extinctions sont donc difficiles à prédire par les modèles standards de dynamique des populations. Il est également vrai, comme le prédisent les modèles théoriques, que les petites populations sont plus soumises à l'extinction que les grandes populations (EHRLICH, 1992). Cela a été démontré pour *Euphydryas editha* (HARRISON *et al.*, 1988), *Plebeius argus* (THOMAS & HARRISON, 1992), ou *Hesperia comma* (THOMAS *et al.*, 1992 ; THOMAS & JONES, 1993). *E. editha* survit toutefois lorsque les petits patchs sont connectés à un patch plus grand abritant une population réservoir. Il est important de bien connaître la structure de la population, c'est à dire de savoir si les individus font partie d'une seule population ou de plusieurs populations interagissant entre elles donc de métapopulations.

V.5.2 - LA FORMATION DE MÉTAPOPULATIONS

Lorsque le milieu n'est pas perturbé, l'évolution spontanée de la végétation devient une cause déterministe de la disparition des populations locales d'insectes. Les populations peuvent s'éteindre lorsque l'habitat devient inadéquat pour l'espèce. Cette extinction due à la modification des habitats est un risque majeur pour les métapopulations et notamment pour les métapopulations non-équilibrées où les colonisations, déjà rares, peuvent devenir exceptionnelles (HARRISON, 1991). Les espèces vivant dans des habitats fragmentés par l'homme s'organisent en métapopulation de type non-équilibrée où les populations, à l'origine homogènes, se trouvent divisées en petites unités. Dès lors, on passe d'une métapopulation de type classique à un assemblage de populations déclinant lentement jusqu'à l'extinction. La colonisation ne se produira que si de nouveaux patchs sont créés à proximité de populations existantes. Seule la connaissance des dynamiques peut permettre le maintien des espèces dans ces paysages fragmentés. La difficulté avec les métapopulations non-équilibrées est qu'il n'est pas toujours simple de les reconnaître comme telles (HANSKI & SIMBERLOFF, 1997).

L'extinction des populations de *Maculinea alcon*, *M. nausithous* et *M. teleius* est liée à la réduction et à la fragmentation des prairies humides (JA THOMAS, 1995b). Il est donc intéressant de déterminer si elles peuvent survivre à long terme en tant que populations isolées (stabilité temporelle des populations) ou s'il est possible que se mette en place un système de métapopulations (système qui existait peut être déjà lorsque les habitats du *Maculinea* étaient plus largement répandus en Europe). Il n'est pas exclu que les populations de *Maculinea* observées actuellement fassent partie d'une métapopulation de type non-équilibrée dans laquelle les recolonisations ont lieu moins fréquemment que les extinctions. Dans ces métapopulations, caractéristiques des espèces en déclin, il serait logique de ne pas détecter (ou ne pas réussir à détecter) de mouvements migratoires entre les parcelles répertoriées.

Souvent, les lépidoptères forment des populations locales, connectées par des dispersions occasionnelles, dans lesquelles il existe des extinctions et des colonisations (CD THOMAS, 1994). Parfois, la structure de la population est apparentée au concept classique de métapopulation avec des populations ayant une chance similaire d'extinction régulière et ayant une survie d'importance égale. Cependant, la plupart sont plus proches du concept îles-continent dans lequel des populations ont une plus grande longévité que d'autres à cause de leur taille ou la qualité de l'habitat (CD THOMAS, 1994 ; HARRISON, 1994). Les populations de *Maculinea arion* du nord de l'Europe ont probablement survécu en métapopulations de type îles-continent plutôt que suivant le type classique de métapopulation de LEVINS (CD THOMAS, 1995). Quelle que soit la structure, les conservateurs ne doivent pas sélectionner et gérer les sites pour réduire les taux d'extinctions locaux mais doivent aussi faire de gros efforts pour augmenter la création de nouveaux patchs dans le voisinage. En effet, la connaissance de la structure des populations est indispensable pour délimiter et gérer les réserves et il convient d'identifier et de préserver en priorité les populations réservoirs (EHRLICH & MURPHY, 1987). Si la création de réserves naturelles est nécessaire, les habitats situés en dehors de ces réserves peuvent jouer un

rôle considérable (SAUNDERS *et al.*, 1991 ; HANSKI & THOMAS , 1994) et abriter la (ou les) population(s) réservoir(s). Les habitats du marais de Lavours ont été inventoriés dans le cadre du programme Natura 2 000 durant l'été 1997. Les zones, en dehors de la Réserve Naturelle, sont pour la plupart converties en cultures ou en cours d'emboisement. Les prairies méso-hygrophiles à *Sanguisorba officinalis* potentiellement favorables au *Maculinea* sont peu nombreuses et assez restreintes (GROSSI & ROBIC, 1997). Les quelques stations à *Maculinea*, hors réserve, n'ont pas fait l'objet d'un comptage mais semble contenir relativement peu d'individus. Si les *Maculinea* se répartissent selon un système de métapopulation de la forme îles-continent, il se pourrait fortement que la population réservoir corresponde aux stations 2 et 3. De la même manière, l'inventaire des sites à *Maculinea* sur le marais de Chautagne laisse penser que sous un tel système, la population réservoir correspondrait à la station C. Pour déterminer à quel schéma métapopulationnel pourrait appartenir *Maculinea*, il est important d'analyser un autre paramètre de l'*AVP*, le taux de migration.

V.5.3 - LA DISPERSION DU *MACULINEA*

Le suivi des populations des densités de *Maculinea* dans les marais de Lavours et de Chautagne a été effectué sans capture, et donc sans marquage, afin d'éviter toute manipulation souvent néfaste aux individus. Toutefois, pour avoir une idée sur la dispersion des papillons, nous avons entrepris un marquage léger de quelques adultes. Notre objectif était de déterminer si 2 stations, proches ou plus éloignées mais séparées par des barrières naturelles, échangent des individus. Quelques individus ont été capturés et marqués différemment selon une combinaison bien déterminée de points sur les ailes. A chaque station est attribué un code de couleur différent et, après chaque capture, les individus sont marqués avec un feutre sans solvant dangereux pour l'insecte. Lors des comptages, nous avons observé les papillons, en limitant les captures, pour vérifier le marquage. Nous n'avons jamais retrouvé d'individus dans une station autre que celle où ils ont été marqués. Les populations des marais de Lavours et de Chautagne suivraient donc peut être le modèle de la métapopulation non-équilibrée. Toutefois, il ne faudrait pas conclure trop hâtivement qu'il n'existe aucun échange entre les stations. Nos recherches étant axées sur l'échantillonnage des plantes et des fourmis-hôtes et sur le comptage des papillons, peu de temps nous était imparti pour ce suivi. Il aurait fallu consacrer beaucoup plus de temps aux observations ou aux recaptures pour accroître nos chances de trouver un individu "extérieur". Nos efforts se sont quand même portés sur les papillons des stations 2 et 3 qui ne sont séparées que par une formation boisée d'une vingtaine de mètres de large. Si aucun échange n'a pu être détecté, nous avons pu remarquer le passage, par dessus les arbres de quelques individus. Ce phénomène n'a été observé que très rarement mais laisse penser qu'il existe des mouvements de dispersion. D'ailleurs, certaines observations confirment ces mouvements. Au Nord-Ouest de la réserve, dans un réseau de plusieurs petites clairières abritant *M. nausithous* et *M. teleius*, les individus franchissent des haies de plusieurs mètres de hauteur pour passer d'un patch à un autre (BESNARD, comm. pers.). Dans les grandes prairies du marais de Chautagne, les papillons sont plus nombreux et les échanges sont peut être moins fréquents. D'après nos observations sur

la station C, station morcelée en plusieurs parcelles, il est rare de voir des individus passer par dessus les haies. Par contre, un certain nombre d'échanges s'effectuent entre les différentes parcelles par les larges ouvertures destinées au passage des machines agricoles.

Bien que les individus puissent être très actifs et voler plusieurs jours, leur périmètre d'activité est souvent réduit à leur zone d'émergence. Les mâles passent beaucoup de temps à patrouiller sur de courtes distances en attendant les femelles. La question de la dispersion du *Maculinea* reste encore très controversée. S'il est reconnu que ce papillon est très sédentaire, un certain nombre d'observations montrent qu'il est capable d'explorer et éventuellement de coloniser de nouveaux habitats. Pour cela, et bien que ce ne soit pas régulier, le papillon peut traverser des zones défavorables telles que des haies, de petits patchs de forêt ou des prairies cultivées (BIZENHÖFER, 1996 ; WYNHOFF, 1996). Bien que le comportement de ponte et le temps passé à chercher des sites de ponte favorables réduise la mobilité des femelles (WYNHOFF *et al*., 1996), certaines femelles âgées peuvent avoir, comme chez beaucoup d'autres lépidoptères, des vols de dispersion (FIEDLER, 1990b). C'est ainsi qu'une femelle *M. arion* a été, le même jour, recapturée à 2 500 mètres de son point de marquage. Elle se serait déplacée de plus de 5 kilomètres au cours de sa vie (KOLEV, 1998). Cette espèce serait donc en mesure de maintenir des échanges entre sous-populations sur de longues distances. Cependant, on ne connaît pas la fréquence de tels événements. Il semblerait que la dispersion se produise essentiellement lorsque les conditions météorologiques sont excellentes et les densités de population élevées. Certaines observations en Allemagne confirment qu'un mâle *M. nausithous* a parcouru environ 5 km alors qu'une femelle *M. teleius* s'est déplacée de 2,5 km (BIZENHÖFER, 1996). Ces données restent rares et doivent être perçues comme des distances de dispersion "records" dont l'avantage est de montrer qu'il n'est pas exclu que les papillons puissent parcourir de longs trajets. Il reste quand même clair que des populations distantes de plus de 2 km n'ont que très peu d'échanges par dispersion des adultes et que le genre *Maculinea* n'est probablement pas capable de franchir une dizaine de kilomètres de paysages défavorables (WYNHOFF, 1996).

Les capacités de migration sont peut être différentes selon les espèces de *Maculinea* qui sélectionneraient peu à peu des aptitudes de migration particulières selon leur degré d'isolement (DEMPSTER, 1991 ; JA THOMAS, 1995a). Ceci expliquerait les différences énormes de déplacement rencontrées dans des populations différentes. Des observations en Allemagne prouvent que les femelles de *M. rebeli* sont capables de traverser une forêt d'une centaine de mètres. Dans les exemples donnés précédemment, pour parcourir les 5 km, le mâle *M. nausithous* a dû soit traverser une zone défavorable de 2 km de forêt soit la contourner et allonger son trajet d'au moins 1,5 km. La femelle *M. teleius* a dû traverser 3 collines boisées et une zone de construction. Enfin, un mâle de la même espèce a franchi une barrière boisée large de 50 m et haute de 15 m pour atteindre une prairie isolée (BIZENHÖFER, 1996). Lorsque *M. nausithous* et *M. teleius* sont présents sur une même prairie, *M. teleius* est plus mobile que *M. nausithous* mais ce dernier a une activité de dispersion plus élevée et peut traverser des zones agricoles et des forêts (WYNHOFF, 1996). Lors de la réintroduction de *M.*

nausithous aux Pays-Bas, les adultes ont réussi à trouver les sites les plus favorables à leur développement bien qu'ils étaient isolés du point de réintroduction par une bande de saules et de peupliers (WYNHOFF, 1998b). Malgré les dispersions observées, la recolonisation naturelle d'un patch vide par *M. teleius* n'est possible que si une population dense existe à proximité. Dans ce cas, il faut compter une décennie pour que l'espèce colonise un nouvel habitat distant de 1 à 5 km (CD THOMAS, 1995). D'après les premières observations de réintroduction puis de recolonisation, on se rend compte que cela risque même d'être beaucoup plus long puisque, suite à la réintroduction effectuée aux Pays-Bas, aucune recolonisation de *M. teleius* sur de telles distances n'a été noté après 5 années de suivi (WYNHOFF & VAN DER MADE, 1995). Il en va de même pour *M. nausithous* qui est trop sédentaire pour recoloniser des patchs vides s'ils sont distants de plusieurs kilomètres. Mis à part quelques observations exceptionnelles, aucune dispersion importante n'a été observée.

Enfin, dans le Val de Ruz en Suisse, un programme de captures-recaptures montre un certain nombre d'échanges de *M. teleius* entre deux sites distants de 500 mètres avec franchissement d'une autoroute. La distance moyenne parcourue par un individu *M. nausithous* reste plus faible et est d'environ 230 mètres (RICHARD, 1997). Les déplacements sont souvent liés à la configuration de l'habitat qui peut favoriser ou non la migration des adultes puisque 63% des migrations de plus de 50 mètres se font par les canaux alors que dans les prairies, seul 20% des migrations dépassent 50 mètres (RICHARD, 1997). Ce phénomène est fréquent et les adultes, s'ils peuvent traverser des routes ou des cours d'eau, se déplacent généralement le long de ces structures linéaires. La dispersion peut être grandement favorisée le long d'un fossé (GEIßLER, 1990).

V.5.4 - L'IMPORTANCE DES CORRIDORS

Le phénomène de fragmentation du paysage induit un isolement des parcelles adéquates. Dans le passé, la conservation des papillons consistait simplement à réduire les taux d'extinction locale en maintenant un habitat local convenable (THOMAS, 1984, 91). Mais les papillons persistent rarement longtemps si leurs habitats sont isolés (THOMAS *et al.*, 1992). La conservation des espèces, si elle passe par le maintien de leurs exigences spécifiques dans leurs habitats, doit également s'occuper du maintien du réseau de connexions entre chaque patch (THOMAS *et al.*, 1992 ; CD THOMAS, 1993 ; WARREN, 1993). Le mouvement des espèces entre les parcelles est alors facilité lorsque des corridors, qui sont des bandes d'habitats favorables, les relient (DIAMOND, 1975 ; BEIER, 1993). La plupart des papillons rares se trouvant probablement sous forme de métapopulations, il est primordial de maintenir une connexion. Les espèces sédentaires ont besoin d'une continuité de l'habitat pour coloniser de nouvelles aires (ANDREWS, 1993). La distance directe n'a pas d'effet significatif sur le nombre d'échange. C'est la distance par les voies de migration qui importe (SUTCLIFFE & THOMAS, 1996). Par exemple, entre 2 parcelles proches, *Aphantopus hyperantus* ne traverse pas les forêts mais empruntent les zones ouvertes (e.g. entrées de parcelles, chemins) en suivant les haies. D'ailleurs, outre *A. hyperantus*, de nombreuse espèces telles que *Pyronia tithonus*, *Maniola jurtina* se déplacent le long des haies. *Maculinea nausithous* est souvent confiné aux abords des

haies, essentiellement aux moments les plus chauds de la journée. Les individus recherchent peut être les zones d'ombres ou des milieux abrités contre le vent, nécessaires dans les paysages ouverts, pour permettre une activité continue. Il n'est pas impossible que les haies servent de corridors. D'ailleurs, *M. nausithous* utilise les corridors le long des routes, des canaux et en bordure de forêt. Fréquemment, les déplacements des papillons sont limités par les zones broussailleuses et les mouvements se font presque exclusivement le long des lisières et non par dessus. Ils suivent souvent les structures linéaires comme les bords de route, de chemins de fer ou de rivières. Ces structures linéaires peuvent parfois devenir des obstacles puisque les haies sont souvent des barrières pour les mouvements transversaux. A cause des distances entre les sites et les barrières paysagères, les échanges d'individus entre les populations sont réduits. Paradoxalement, l'isolement et l'absence de connexions baissent la mobilité des individus puisque les individus les plus mobiles ont tendance à s'égarer tandis que les plus sédentaires ont plus de chances de survivre. Si on considère que la persistance d'une espèce est souvent due à une suite d'extinctions et de recolonisations (DEMPSTER, 1991), on comprend la nécessité de maintenir une mosaïque d'habitats potentiels connectée par des corridors afin de permettre cette dynamique (DOVER *et al.*, 1997).

La plupart des chercheurs reconnaissent que les connexions augmentent la viabilité des populations pour de nombreuses espèces (GILPIN & SOULÉ, 1986 ; NOSS, 1987). Pour d'autres (SIMBERLOFF *et al.*, 1992 ; SIMBERLOFF & COX, 1987), les corridors vont favoriser le passage des maladies, du feu et des espèces exotiques provoquant ainsi un effet négatif. En fait, le problème des corridors est spécifique aux espèces et, s'il est parfois difficile d'affirmer si l'impact est favorable ou défavorable, la plupart des études montrent un effet bénéfique (BEIER & NOSS, 1998). Concernant *Maculinea*, il est clair que les individus ont des difficultés à traverser des terrains défavorables, sans plantes-hôtes, et suivent préférentiellement les corridors constitués d'une végétation favorable (WYNHOFF ET *al.*, 1996).

V.5.5 - LES PROBLÈMES GÉNÉTIQUES

Les problèmes de fragmentation de l'habitat ont une conséquence directe sur la génétique des populations puisque la réduction du nombre des populations et le manque d'échanges peuvent sérieusement réduire la variabilité génétique et diminuer les capacités d'adaptations aux changements climatiques et environnementaux (WYNHOFF *et al.*, 1996). Peu d'études ont été publiées sur les problèmes de génétique des populations de *Maculinea*.

Une étude, au Danemark, fait état de la structure génétique des populations de *M. alcon* et met en évidence une augmentation des homozygotes avec l'isolement (GADEBERG & BOOMSMA, 1997). La diminution de l'hétérozygotie augmente les risques d'extinction et ne doit pas être sous estimée surtout pour les espèces vivant dans de petites populations hautement fragmentées (SACCHERI *et al.*, 1998). La durée de vie d'un individu est un caractère de fitness important (STEARNS, 1992) influençant fortement ses chances de succès reproducteur. Il a été mis en évidence que, chez *Melitaea cinxia*, l'homozygotie réduit la durée de vie des femelles et donc le rendement reproductif (SACCHERI *et al.*, 1998). Ce

phénomène, encore plus accentué chez les papillons qui ne migrent pas, entraîne de graves conséquences sur la dynamique des populations et il faut donc veiller à maintenir un certain degré d'hétérozygotie pour préserver les populations de *Maculinea*.

Reste que la dépression de consanguinité n'est généralement pas un souci majeur pour les populations de papillons. L'impact de la dépression de consanguinité sur la survie des populations serait insignifiante par rapport à la stochasticité démographique et environnementale (CAUGHLEY, 1994). Pour éviter cette dépression, on considère que les populations doivent être maintenue à plusieurs centaines d'individus sur un grand nombre de générations (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987). Cette hypothèse est rarement violée. Par exemple, d'après les études concernant les populations d'*Euphydryas editha*, les unités démographiques des métapopulations semblent recevoir des immigrants assez fréquemment pour prévenir des difficultés génétiques (MURPHY *et al.*, 1990) et c'est peut être typique chez les insectes (EHRLICH, 1992). Les espèces en voie de disparition diffèrent peut être sur ce point. De nombreuses colonies d'espèces sédentaires sont si isolées qu'il est difficile de concevoir qu'elles soient renouvelées par le biais des immigrations. Bien que l'isolement s'accentue, des populations sont dans cette situation depuis des décennies et les taux d'extinction ne sont pas forcément corrélés avec la distance de leurs plus proches voisins (THOMAS, 1983b). Toutefois, la variabilité génétique ne peut être affectée qu'après un nombre élevé de générations et avoir des conséquences après de nombreuses années (PACKER *et al.*, 1998).

Les résultats d'études théoriques sur la différenciation génétique entre sous-populations laisse penser que l'échange d'un seul individu par génération est suffisant pour contrebalancer les effets locaux de dérive génétique (SLATKIN, 1987). Les mouvements observés chez certains individus *Maculinea* entre les patchs ne permettent probablement pas une recolonisation mais peuvent être importants pour les flux de gènes (WYNHOFF *et al.*, 1996). Une étude récente (RICHARD, 1997) montre que les populations isolées de *Maculinea nausithous* du Val de Ruz (Suisse) conservent une variabilité génétique avec des accouplements d'individus les plus différents possibles.

V.5.6 - LA TAILLE DES RÉSERVES

Si l'isolement des habitats est crucial pour le maintien des populations, la taille et la forme des habitats sont également des facteurs essentiels. La détermination de la superficie optimale des réserves reste d'ailleurs un débat d'actualité. Une seule grande réserve est-elle plus efficace que plusieurs petites réserves couvrant la même superficie totale ? Les arguments sont dans les deux cas défendables et il est difficile de mettre en avant une théorie plus que l'autre. En effet, la question peut être formulée en terme de maximisation de la richesse spécifique ou de minimisation du taux d'extinction (BURKEY, 1989) et la réponse pourra différer donc selon les objectifs. La fonction d'une réserve naturelle est-elle de contenir le plus grand nombre d'espèces possible ou de protéger les espèces en voie de disparition ?

Pour minimiser les taux d'extinction, de nombreux auteurs estiment qu'il faut favoriser la création de grandes réserves non fragmentées

(WILSON & WILLIS, 1975 ; DIAMOND, 1975 ; FAHRIG & MERRIAM, 1985). Au contraire, pour maximiser la richesse spécifique, une série de petites réserves et donc d'habitats différents serait plus favorable (BAZ & GARCIA-BOYERO, 1996). Dans ce cas là, les zones protégées n'ont pas besoin d'être très grandes, il faut simplement que la variabilité génétique puisse se maintenir et que la population soit protégée des fluctuations et des intrusions (NEW *et al.*, 1995). Le nombre des réserves et les distances les reliant sont des paramètres plus important que la surface des réserves.

Dans le cas du *Maculinea*, il est donc nécessaire de limiter la fragmentation des sites favorables ou, le cas échéant, de créer et de maintenir un réseau de connexions.

V.6 - LA GESTION DU SYSTÈME DANS LES MARAIS DE LA VALLÉE DU HAUT-RHÔNE

Les lépidoptères diurnes sont des insectes essentiellement héliophiles susceptibles de coloniser la plupart des milieux ouverts ou semi-ouverts. Après une action anthropique favorable au développement de leurs populations (déboisement pour l'agriculture, le chauffage, la construction), les nouveaux moyens de production agricole développés au cours du vingtième siècle (mécanisation, apparition des engrais chimiques, des pesticides et des herbicides) et l'abandon progressif des pratiques traditionnelles ont entraîné leur déclin. La survie des papillons dépend donc du type et de la qualité des engrais mais également de la charge en bétail pour les pâturages, du nombre et des périodes de fauches annuelles pour les prairies (GONSETH, 1994b). Les espèces des zones humides sont également dépendantes du drainage et la première mesure à prendre est de renoncer à cette perturbation (GONSETH, 1994a). Il est nécessaire d'entretenir le réseau hydraulique existant et de proscrire la plantation de peupliers pour éviter un assèchement supplémentaire. Sur les marais de Lavours et de Chautagne, on note depuis quelques années une tendance à l'enfoncement de la nappe phréatique. Ce phénomène est mis en évidence par la confrontation des cartes de végétation réalisées sur le marais de Lavours. Entre la carte réalisée par AIN & PAUTOU (1969) et la réactualisation en 1998, on constate une extension de la zone à molinie et une régression des zones à choin sur la partie tourbeuse ce qui indique un "assèchement de surface".

Nous avons déjà développé précédemment les modes de gestion qui nous semblent les plus appropriés pour le maintien de 2 plantes-hôtes, 3 espèces de lépidoptères et autant de fourmis-hôtes. Une action combinée de fauche et de pâturage très extensif semble tout à fait intéressante et il faudra surtout retenir l'utilisation d'une fauche tournante. Les effectifs de *Maculinea nausithous* étant relativement faibles, il est nécessaire de modifier le paysage. D'après notre suivi et notre connaissance de la biologie des différents éléments du cycle, un milieu ouvert est nécessaire pour le développement de la sanguisorbe mais *Myrmica rubra* nidifie dans les milieux boisés. C'est pourquoi, plutôt que de favoriser de grandes prairies homogènes, il convient de privilégier de petites parcelles cloisonnées par

des haies boisées où pourraient se développer *M. rubra*. Il s'agit là d'une restauration à long terme puisque ces haies doivent être composées d'arbres plutôt que de petits buissons. Le cloisonnement permettrait un rapprochement des bordures vers le centre des parcelles et donc une meilleure prospection de la part des fourmis. Les chenilles auraient une probabilité plus élevée de rencontrer des hôtes adéquats et la mortalité s'en trouverait diminuée. Un tel paysage favoriserait *M. ruginodis* et ne serait pas incompatible avec *M. teleius*. De plus, les individus étant capables de dispersion mais étant grandement gênés par les barrières naturelles, il est absolument indispensable de créer et gérer des corridors et autres connexions dans le paysage. Les barrières naturelles séparant les stations contiguës doivent faire l'objet de larges ouvertures pour permettre un nombre suffisant d'échanges. Le brassage génétique et l'augmentation de la taille de la population réduiront ainsi les risques de stochasticité environnementale, génétique ou démographique.

V.7 - CONCLUSION - PERSPECTIVES

Depuis plusieurs années, la conservation des espèces et de leurs habitats est devenue un des défis majeurs posés par diverses instances politiques, économiques et culturelles. Toutefois, si l'idée de conservation des espèces est toujours au centre des débats, elle est souvent difficile à mettre en œuvre. Outre les problèmes politiques ou économiques, le gestionnaire se heurte à des problèmes purement biologiques qui ont été sans doute sous-estimés dans le passé. L'importance des structures spatiales (e.g. populations fragmentées, métapopulations, rôle de la dispersion) ou l'impact de la variabilité environnementale sur la probabilité d'extinction d'une population ont été négligés jusqu'à ces 10 ou 15 dernières années. La difficulté du maintien d'une espèce est accrue lorsqu'elle a un cycle de vie complexe et qu'elle dépend donc de plusieurs hôtes. Ainsi, pour le système *Maculinea* - Plante-hôte - *Myrmica*, il existe de nombreuses interactions entre les différents partenaires (e.g. influence positive de la plante-hôte sur le papillon, action négative des papillons sur les populations de fourmis-hôtes ainsi que sur les autres espèces de fourmi, action positive des fourmis-hôtes sur les papillons, action négative entre les espèces de fourmis) (HOCHBERG *et al.*, 1994). La complexité des interactions est accentuée lorsqu'il existe plusieurs espèces de *Maculinea*. C'est le cas lorsque *M. teleius* et *M. nausithous* pondent sur la même plante-hôte ce qui peut engendrer une compétition larvaire pour la survie. Depuis l'été 1998, nous savons que certaines stations du marais de Lavours abritent 3 espèces de *Maculinea* différentes (ROZIER, 1998) augmentant ainsi le nombre des interactions directes et indirectes entre les 8 espèces (3 espèces de papillons, 2 espèces de plantes-hôtes et probablement 3 espèces de fourmis-hôtes). Gérer un habitat avec des objectifs multiples, et en partie contradictoires, devient rapidement complexe.

La classification des espèces animales ou végétales sur les différentes listes de protection présente l'avantage de sensibiliser les gestionnaires des

espaces naturels qui réalisent alors l'importance d'engager des programmes de conservation. Il est toutefois déplorable qu'il faille attendre que ces espèces subissent un déclin important et approchent de l'extinction pour obtenir des moyens permettant leur maintien. Dans de nombreuses régions européennes, il est nécessaire de réhabiliter rapidement les zones concernées par les populations de *Maculinea*. La disparition de *M. arion* en Grande Bretagne doit servir de leçon et montre que les mesures de conservation doivent être basées sur des études écologiques rigoureuses. Les recherches deviennent plus onéreuses et la garantie du succès s'amoindrit si elles commencent lorsque l'espèce a entamé son extinction. Restaurer un habitat est plus difficile et plus coûteux que de maintenir un habitat déjà existant (JA THOMAS, 1994).

A travers cette étude, l'acquisition de connaissances sur la dynamique d'un système complexe comprenant plusieurs espèces de plantes et insectes, nous a permis de mettre en avant des objectifs finalisés de gestion de l'environnement en intégrant à ce titre plusieurs organismes (Réserve et Conservatoire). Nous avons également privilégié les développements méthodologiques permettant un suivi quantitatif des modes de gestion et de leurs conséquences sur les espèces concernées. Il apparaît en effet que de nombreuses politiques de gestion n'ont pu être évaluées faute de méthodes de suivi adéquates en terme de justesse et de précision.

La présence des populations de *Maculinea* dans des zones expérimentales intégrant les menaces actuelles (pâturage extensif, évolution naturelle de la végétation, fauche trop fréquente) nous a permis de tester *in natura* différentes hypothèses sur leur persistance. Outre l'analyse comparative de deux sites, les marais de Lavours et de Chautagne, soumis à des régimes de perturbation différents, nous avons cherché à étudier les variations temporelles des densités de papillons mais également des densités et des structures spatiales des plantes et des fourmis-hôtes. Enfin, le maintien de populations dans des habitats fragmentés n'étant guère envisageable à long terme sans l'apport des théories scientifiques, il était alors important de les détailler, en en montrant éventuellement les limites actuelles.

Nous avons donc développé et mis en œuvre toute une série de protocoles de suivi des différentes composantes du système. En particulier, nous avons appliqué et adapté une méthode d'estimation de la densité des populations jusque là utilisée essentiellement chez les vertébrés : le *Line transect*. Toutefois, la mise en place et l'évaluation de ces méthodes de gestion nécessite, de par la nature relativement lente de l'évolution des milieux, un suivi à long terme. Nos quatre années de terrain nous ont permis d'acquérir une connaissance préliminaire, mais certainement pas absolue de la variabilité temporelle et de la biologie du système étudié. En perspective de ce travail, il s'avère donc nécessaire de poursuivre le suivi pour compléter les informations acquises mais également pour contrôler les fluctuations annuelles des densités de papillons. Si la présence de trois espèces de *Maculinea* sur une même station accroît les difficultés de gestion, elle complique également le suivi des populations. En effet, les méthodes de comptage le long d'un transect nécessite la reconnaissance à des individus, la plupart du temps, en vol. Sans capture, il est difficile de distinguer

Maculinea teleius et *M. alcon*. Il faut envisager d'autres techniques de comptages. Le suivi de *M. alcon* passe alors sans doute par le comptage non pas des imagos mais des œufs, bien visibles sur les plantes-hôtes.

A l'avenir, le développement d'études génétiques est à envisager. Les outils moléculaires actuels et les modèles de génétique des populations permettraient d'obtenir un certain nombre de renseignements sur la structure des populations et surtout de comprendre à quelle échelle les études doivent être conduites. En effet, nous pourrions déterminer si les populations de chacun des marais sont des populations génétiquement isolées et conclure sur les taux de migration et la structure de la métapopulation.

Des études à cours terme, comme celle que j'ai conduite, permettent d'analyser les conséquences directes (i.e. les variations d'effectifs) des différentes politiques de gestion sur les populations de *Maculinea*. En revanche, il est nécessaire à moyen et à long terme d'accéder expérimentalement aux paramètres démographiques tels que le nombre d'œufs par femelle, le taux de survie des œufs et chenilles sur la plante hôte, le taux de survie des chenilles dans les fourmilières, la proportion de chenilles recrutées par les fourmis, la proportion de chrysalides survivant au parasitisme. L'examen de ces différents paramètres permettra, par exemple, lors de modélisation de mieux cerner les mécanismes qui font qu'une politique de gestion est convenable ou non au maintien des populations de *Maculinea*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

ACKERY P.R. (1984). Systematic and faunistic studies on butterflies. *Symp. R. Ent. Soc. Lond.* 11 : 9-21.

AIN G. & PAUTOU G. (1969). Étude écologique du marais de Lavours (Ain). *Doc. pour la Carte de Vég. des Alpes* VII : 25-64.

ANDREWS J. (1993). The reality and management of wildlife corridors. *British Wildlife* 5 : 1-7.

ARMSTRONG D.P. & CRAIG J.L. (1995). Effects of familiarity on the outcome of translocations, I. A test using Saddlebacks *Philesturnus carunculatus rufusater*. *Biol. Conserv.* 71 : 133-141.

ARNOLD R.A. (1985). Private and government funded conservation programs for endangered insects in California. *Nat. Areas J.* 5 : 28-39.

ATSATT P.R. (1981). Lycaenid butterflies and ants : selection for enemy-free space. *Am. Nat.* 118 : 638-654.

B

BALLMER G.R. & PRATT G.F. (1991). Quantification of ant attendance (myrmecophily) of lycaenid larvae. *J. Res. Lepid.* 30 : 95-112.

BARBAULT R. (1995). Biodiversity : stakes and opportunities. *Nature & Resources* 31 : 18-26.

BARBAULT R. (1997). *Biodiversité - Introduction à la biologie de la conservation*. Hachette Livre (ed.). 159p.

BARNAUD G. (1998). *Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation*. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, décembre 1997. Coll. Patrimoines Naturels, Volume 34, Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris, 451p.

BAYLIS M. & PIERCE N.E. (1991). The effect of host-plant quality on the survival of larvae and oviposition by adults of ant-tended lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*. *Ecol. Entomol.* 16 : 1-9.

BAYLIS M. & PIERCE N.E. (1992). Lack of compensation by final instar larvae of the myrmecophilous lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, for the loss of nutrients to ants. *Physiol. Entomol.* 17 : 107-114.

BAYLIS M. & PIERCE N.E. (1993). The effects of ant mutualism on the foraging and diet of lycaenid caterpillars. In *Caterpillars*. N.E. Stamp & T.M. Casey (eds.). Chapman and Hall, New York / London. pp. 404-421.

BAZ A. & GARCIA-BOYERO A. (1996). The SLOSS dilemna : a butterfly case study. *Biodiv. Conserv.* 5 : 493-502.

BEGON M., HARPER J.L. & TOWNSEND C.R. (1986). *Ecology : individuals, populations and communities*. Blackwell, New York, XII. 876p.

BEIER P. (1993). Determining minimum areas and habitat corridors for cougars. *Conserv. Biol.* 7 : 94-108.

BEIER P. & NOSS R.F. (1998). Do habitat corridors provide connectivity ? *Conserv. Biol.* 12 (6) : 1241-1252.

BERNARD F. (1968). *Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale*. Masson & Cie. 411p.

BIZENHÖFER B. (1996). *Vergleichende autökologische Untersuchungen an* Maculinea nausithous *und* M. teleius *im nördlinchen Steigerwald*. Diplomarbeit, University of Saarbrücken, Germany.

BLOUIN M.S. & CONNOR E.F. (1985). Is there a best shape for nature reserves ? *Biol. Conserv.* 32 : 277-288.

BOOMSMA J.J. & ISAAKS J.A. (1982). Effects of inundation and salt on the survival of ants in sandy coastal plain. *Ecol. Entomol.* 7 : 121-130.

BOORMAN S.A. & LEVITT P.R. (1973). Group selection on the boundary of a stable population. *Theor. Popul. Biol.* 4 : 85-128.

BOYCE M.S. (1992). Population Viability Analysis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23 : 481-506.

BRIAN M.V. (1951). Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica*. *Physiol. Comp. Oecol.* 2 : 248-262.

BRIAN M.V. (1952a). The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.* 21 : 12-24.

BRIAN M.V. (1952b). Interaction between ant colonies at an artificial nest-site. *Ent. Mon. Mag.* 88 : 84-88.

BRIAN M.V. (1972). Population turnover in wild colonies of the ant *Myrmica*. *Ekol. Polska* 20 : 43-53.

BRIAN M.V. & BRIAN A.D. (1951). Insolation and ant population in the West of Scotland. *T. Royal Entomology Society London* 102 : 303-330.

BRIAN M.V. & ELMES G.W. (1974). Production by the ant *Tetramorium caespitum* in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.* 43 : 889-903.

BRIAN M.V. & RIGBY C. (1978). The trophic eggs of *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc.* 25 : 89-110.

BRIAN M.V., HIBBLE J. & STRADLING D.J. (1965). Ant pattern and density in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.* 34 : 545-555.

BRIAN M.V., JONES R.M. & WARDLAW J.C. (1981). Quantitative aspects of queen control over reproduction in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc.* 28 : 191-207.

BROWN K.S. (1991). Conservation of neotropical environments : insects as indicators. In *The conservation of insects and their habitats.* N.M. Collins & J.A. Thomas (eds.). Academic Press, London. pp. 349-404.

BROWN J.A. & BOYCE M.S. (1998). Line transect sampling of Karner blue butterflies (*Lycaeides melissa samuelis*). *Environ. Ecol. Stat.* 5 : 81-91.

BROWN J.H. & KODRIC-BROWN A. (1977). Turnover rates in insular biogeography : effect of immigration on extinction. *Ecology* 58 : 445-449.

BUCKLAND S.T. (1982). A note on the Fourier series model for analysing line transect data. *Biometrics* 38 : 469-477.

BUCKLAND S.T. (1985). Perpendicular distance models for line transect sampling. *Biometrics* 41 : 177-195.

BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P. & LAAKE J.L. (1993). *Distance sampling : estimating abundance of biological populations.* Chapman and Hall. 446p.

BURGHARDT F. & FIEDLER K. (1996). Myrmecophilous behaviours in caterpillars of the butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) : temporal patterns and age dependency (Lepidoptera : Lycaenidae). *Nota lepid.* 19 : 212-229.

BURGMAN M.A., FERSON S. & AKCAKAYA H.R. (1993). *Risk assessment in conservation biology*. Chapman and Hall, London.

BURKEY T.V. (1989). Extinction in nature reserves : the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55 : 75-81.

BURNHAM K.P. & ANDERSON D.R. (1976). Mathematical models for non-parametric inferences from line transect data. *Biometrics* 32 : 325-336.

BURNHAM K.P. & ANDERSON D.R. (1984). The need for distance data in transect counts. *J. Wildl. Manage*. 48 1248-1254.

BURNHAM K.P. & ANDERSON D.R. (1992). Data-based selection of an appropriate biological model : the key to modern data analysis. In *Wildlife 2001 : Populations*. D.R. McCullough and R.H. Barrett (eds.). Elsevier Science Publishers, London. pp. 16-30.

BURNHAM K.P. & ANDERSON D.R. (1998). *Model selection and inference. A practical information theoric approach*. Springer Verlag, New York.

BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. & LAAKE J.L. (1979). Robust estimation from line transect data. *J. Wildl. Manage*. 43 : 992-996.

BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. & LAAKE J.L. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monograph Number 72*.

BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. & LAAKE J.L. (1981). Line transect estimation of bird population density using a Fourier series. In *Estimating numbers of terrestrial birds*. Studies in avian biology No. 6. C.J. Ralph and J.M. Scott. Cooper Ornithological Society. pp. 466-482.

BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. & LAAKE J.L. (1985). Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *J. Wildl. Manage*. 49 : 1012-1018.

C

CAMMAERTS M.C., INWOOD M.R., MORGAN E.D., PARRY K. & TYLER R.C. (1978). Comparative study of the pheromones emitted by workers of the ants *Myrmica rubra* and *Myrmica scabrinodis*. *J. Insect Physiol.* 24 : 207-214.

CAMMAERTS M.C., EVERSHED R.P. & MORGAN E.D. (1982). Mandibular gland secretions of *Myrmica rugulosa* and *M. schencki* : comparison with four other *Myrmica* species. *Physiol. Entomol.* 7 : 119-125.

CAMMAERTS R., DETRAIN C. & CAMMAERTS M.C. (1990). Host-trail following by the myrmecophilous beetle *Edaphopaussus favieri* (Fairmaire) (Carabidae : Paussinae). *Ins. Soc.* 37 : 200-211.

CAPPUCINO N. & KAREIVA P. (1985). Coping with a capricious environment : a population study of a rare pierid butterfly. *Ecology* 66 : 152-161.

CAUGHLEY G. (1994). Directions in conservation biology. *J. Appl. Ecol.* 3 : 215-244.

CHESSEL D. (1978). Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. Dans *Biométrie et écologie*. J.M. Legay et R. Tomassone (eds.). pp. 45-135.

CHESSON P.L. (1978). Predator-prey theory and variability. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9 : 323-347.

CHESSON P.L. (1981). Models for spatially distributed populations : the effect of within-patch variability. *Theor. Popul. Biol*. 19 : 288-325.

CLAASSENS A.J.M. & DICKSON C.G.C. (1977). A study of the myrmecophilous behaviour of the immature stages of *Aloeides thyra* (L.) (Lep. : Lycaenidae) with special reference to the function of the retractile tubercles and with additional notes on the general biology of the species. *Entomologist's Record and Journal of Variation* 89 : 225-231.

CLARKE C.A. (1954). Breeding the large blue butterfly in captivity 1953-54. *Ent. Rec.* 60 : 209-210.

CLUZEAU C. (1989). Étude de l'extinction de l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) dans le Marais de Lavours (Ain) : répartition spatiale des classes de tailles. *Rapport Technique DEA Lyon I*, 27p.

COCHRAN W.G. (1977). *Sampling techniques*. Wiley, New York. 428p.

COTTRELL C.B. (1984). Aphytophagy in butterflies : its relationship to myrmecophily. *Zool. Jour. Linn. Soc.* 79 : 1-57.

CUSHMAN J.H. & BEATTIE A.J. (1991). Mutualisms : assessing the benefits to hosts and visitors. *Trend. Ecol. Evol.* 6 : 193-195.

CUSHMAN J.H., RASHBROOK V.K. & BEATTIE A.J. (1994). Assessing benefits to both participants in a lycaenid-ant association. *Ecology* 75 : 1031-1041.

CZECHOWSKI W. (1985). Competition between *Myrmica laevinodis* (Nyl.) and *Lasius niger* (L.). *Ann. Zool. Warszawa* 39 : 153-171.

D

DEBOUZIE D., CHESSEL D., DONADIEU P. & KLEIN D. (1975). Introduction à l'étude de la dispersion horizontale en milieu steppique. II. Le traitement statistique des lignes de placettes contiguës. *Oecol. Plant.* 10 (3) : 211-231.

DEBOUZIE D., DENIS J.B. & ROSPARS J.P. (1987). Échantillonnage et répartition spatiale. *C. R. Acad. Agric. Fr.* 73 : 73-82.

DEJEAN A. & BEUGNON G. (1996). Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Oecologia* 106 : 57-62.

DELLA SANTA E. (1994). Guide pour l'identification des principales espèces de fourmis de Suisse. *Centre de Cartographie de la Faune*. 123p.

DEMPSTER J.P. (1991). Fragmentation, isolation and mobility of insect populations. *Proceed. of 15th Symp. R. Entomol. Soc. London*. Academic Press. pp.143-153.

DEMPSTER J.P. & HALL M.L. (1980). An attempt at re-establishing the swallowtail butterfly *Papilio machaon* at Wicken Fen England UK. *Ecol. Entomol*. 5 : 327-334.

DESCIMON H. & NAPOLITANO M. (1991). L'étude quantitative des populations de papillons (Lepidoptera). *Alexanor* 16 : 413-426.

DEVRIES P.J. (1990). Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science* 248 : 1104-1106.

DEVRIES P.J. (1991). Call production by myrmecophilous riodinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera) : morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. *Amer. Mus. Novit*. 3025 : 1-23.

DEVRIES P.J. (1992). Les chenilles chantantes. *Pour la Science* 182 : 82-88.

DEVRIES P.J. & BAKER I. (1989). Butterfly exploitation of an ant plant mutualism : adding insult to herbivory. *J. New York Entomol. Soc.* 97 : 332-340.

DEVRIES P.J., COCROFT R.B. & THOMAS J. (1993). Comparison of acoustical signals in *Maculinea* butterfly caterpillars and their obligate host *Myrmica* ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 49 229-238.

DIAMOND J.M. (1975). The island dilemna : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 7 : 129-146.

DIAMOND J.M. & MAY R.M. (1981). Island biogeography and the design of nature reserves. In *Theoretical ecology : principles and applications*. R.M. MAY (ed.). Saunders, Philadelphia. pp. 163-186.

DOBRANSKA J. & DOBRANSKI J. (1976). The foraging behavior of the ant *Myrmica laevinodis* Nyl. *Acta Neuribiol. Exp*. 36 : 545-559.

DOLEK M. & GEYER A. (1997). Influence of management on butterflies of rare grassland ecosystems in Germany. *J. Insect Conserv*. 1 : 125-130.

DONCASTER C.P. (1981). The spatial distribution of ants' nests on Ramsey island, south Wales. *J. Anim. Ecol*. 50 : 195-218.

DOVER J.W. (1996). Factors affecting the distribution of satyrid butterflies on arable farmland. *J. Appl. Ecol*. 33 : 723-734.

DOVER J.W., SPARKS T.H. & GREATOREX-DAVIES (1997). The importance of shelter for butterflies in open landscapes. *J. Insect Conserv*. 1 : 89-97.

DOWNEY J.C. & ALLYN A.C. (1978). Sounds produced in pupae of Lycaenidae. *Bull. Allyn Mus*. 48 : 1-14.

DUFFEY E. (1968). Ecological studies on the large copper butterfly *Lycaena dispar* Haw. *batavus* Obth. at Woodwalton Fen National Nature Reserve, Huntingdonshire. *J. Appl. Ecol*. 5 : 69-96.

DUFFEY E. (1977). The re-establishment of the large copper butterfly *Lycaena dispar batava* Obth. at Woodwalton Fen National Nature Reserve, Cambridgeshire, England, 1969-73. *Biol. Conserv*. 12 : 143-158.

DUPONT P. & LUMARET J.P. (1997). *Les invertébrés continentaux et la gestion des espaces naturels*. Ministère de l'environnement. Réserves Naturelles de France.

E

EBERHARDT L.L. (1978). Transect methods for population studies. *J. Wildl. Manage*. 42 : 1-31.

EHRLICH P.R. (1984). The structure and dynamics of butterfly populations. In *The biology of butterflies*. Academic press, London. pp. 25-40.

EHRLICH P.R. (1992). Population biology of Checkerspot butterflies and the preservation of global biodiversity. *Oikos* 63 : 6-12.

EHRLICH P.R. & MURPHY D.D. (1987). Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. *Conserv. Biol*. 1 : 122-131.

EHRLICH P.R., MURPHY D.D., SINGER M.C., SHERWOOD C.B., WHITE R.R. & BROWN I.L. (1980). Extinction, reduction, stability and increase : the responses of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Oecologia* 46 : 101-105.

ELFFERICH N.W. (1998a). Is the larval and imaginal signalling of Lycaenidae and other Lepidoptera related to communication with ants ? *DEINSEA* 4 : 91-95.

ELFFERICH N.W. (1998b). New facts on the life history of the dusky large blue *Maculinea nausithous* (Lepidoptera : Lycaenidae) obtained by breeding with *Myrmica* ants in plaster hosts. *DEINSA* 4 : 97-101.

ELGAR M.A. & PIERCE N.E. (1988). Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. In *Reproductive success : studies of selection and adaptation in contrasting breeding systems*. T.H. Clutton-Brocks (ed.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. pp. 57-95.

ELLIGSEN H., BEINLICH B. & PLACHTER H. (1997). Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera : Satyridae). *J. Insect Conserv*. 1 : 13-23.

ELMES G.W. (1973). Observations on the density of queens in natural colonies of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera : formicidae). *J. Anim. Ecol.* 42 : 761-771.

ELMES G.W. (1974a). The effect of colony population on caste size in three species of *Myrmica* (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc.* 21 : 213-230.

ELMES G.W. (1974b). The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland. *Pedobiologia* 14 : 412-418.

ELMES G.W. (1978). Populations of *Myrmica* (Formicidae) living in different types of *Calluna* moorland - a semi-natural habitat of southern England. *Memorab. Zool*. 29 : 41-60.

ELMES G.W. (1980). Queen numbers in colonies of ants of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc.* 27 : 43-60.

ELMES G.W. (1982). The phenology of five species of *Myrmica* (Hym. Formicidae) from south Dorset, England. *Ins. Soc.* 29 : 548-559.

ELMES G.W. (1987). Temporal variation in colony populations of the ant *Myrmica sulcinodis*. I. Changes in queen number, worker number and spring production. *J. Anim. Ecol.* 56 : 559-571.

ELMES G.W. & PETAL J. (1990). Queen number as an adaptable trait : evidence from wild populations of two red ants species (genus *Myrmica*). *J. Anim. Ecol.* 59 : 675-690.

ELMES G.W. & THOMAS J.A. (1987a). Biologie et écologie des fourmis du genre *Myrmica*. In *Les papillons de jours et leurs biotopes*. L.S.P.N., Bâle. pp. 404-410.

ELMES G.W. & THOMAS J.A. (1987b). Le genre *Maculinea*. In *Les papillons de jours et leur biotope*. L.S.P.N., Bâle. pp. 354-365.

ELMES G.W. & THOMAS J.A. (1992). Complexity of species conservation in managed habitats : interaction between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiv. Conserv*. 1 : 155-169.

ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1982a). A population of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the south of England. I. A comparison of colony populations. *J. Anim. Ecol.* 51 : 651-664.

ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1982b). A population of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *J. Anim. Ecol.* 51 : 665-680.

ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1982c). Variations in populations of *Myrmica sabuleti* and *M. scabrinodis* (Formicidae : Hymenoptera) living in Southern England. *Pedobiologia* 23 : 90-97.

ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1983a). A comparison of the effect of a queen upon the development of large hibernated larvae of six species of the genus *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Ins. Soc.* 30 : 134-148.

ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1983b). A comparison of the effect of temperature on the development of large hibernated larvae of four species of *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 30 : 106-118.

ELMES G.W., WARDLAW J.C. & THOMAS J.A. (1991a). Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly and their *Myrmica* host ants : patterns of caterpillar growth and survival. *J. Zool. Lond.* 224 : 79-92.

ELMES G.W., THOMAS J.A. & WARDLAW J.C. (1991b). Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly, and their *Myrmica* host ants : wild adoption and behaviour in ant-nests. *J. Zool. Lond.* 223 : 447-460.

ELMES G.W., THOMAS J.A., HAMMARSTEDT O., MUNGUIRA M.L., MARTIN J. & van der MADE J.G. (1994). Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of the endangered butterfly, *Maculinea alcon*. *Memorab. Zool.* 48 : 55-68.

ELMES G.W., THOMAS J.A., WARDLAND J.C., HOCHBERG M.E., CLARKE R.T. & SIMCOW D.J. (1998). The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *J. Insect Conserv.* 2 : 67-78.

ERHARDT A. & THOMAS J.A. (1991). Lepidoptera as indicators of change in semi-natural grasslands of lowland and upland Europe. In *The conservation of insects and their habitats.* N.M. Collins & J.A. Thomas (eds.). Academic Press, London. pp. 213-236.

ERHARDT A. (1995). Ecology and conservation of alpine lepidoptera. In *Ecology and conservation of butterflies.* A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 258-275.

F

FAHRIG L. (1992). Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theor. Popul. Biol.* 41 : 300-314.

FAHRIG L. & MERRIAM H.G. (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66 : 1762-1768.

FAHRIG L. & MERRIAM H.G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conserv. Biol.* 8 : 50-59.

FAHRIG L. & PALOHEIMO J. (1988a). Determinants of local population size in patchy habitats. *Theor. Popul. Biol.* 34 : 194-213.

FAHRIG L. & PALOHEIMO J. (1988b). Effects of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69 : 468-475.

FEBER R.E. & SMITH H. (1995). Butterfly conservation and arable farmland. In *Ecology and conservation of butterflies.* A.S. Pullin (ed.). Chapman and hall, London. pp. 84-97.

FEBER R.E., SMITH H. & MACDONALD D.W. (1996). The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields. *J. Appl. Ecol.* 33 : 1191-1205.

FELLER W. (1943). On a general class of contagious distributions. *Ann. Math. Stat.* 14 : 389-400.

FERSON S. & BURGMAN M.A. (1990). The dangers of being few : demographic risk analysis for rare species extinction. In *Ecosystem management : rare species and significant habitats.* New York State Museum, New York. pp. 129-132.

FIEDLER K. (1988). The preimaginal epidermal organs of *Lycaena tityrus* (Poda 1761) and *Polyommatus coridon* (Poda 1761) (Lepidoptera : Lycaenidae) : a comparison. *Nota Lepid.* 11 : 100-116.

FIEDLER K. (1989). Differences in the behaviour of ants towards two larval instars of *Lycaena tityrus* (Lepidoptera : Lycaenidae). *Dtsch. ent Z. N. F.* 36 : 267-271.

FIEDLER K. (1990a). Effects of larval diet on myrmecophilous qualities of *Polyommatus icarus* caterpillars (Lepidoptera : Lycaenidae). *Oecologia* 83 : 284-287.

FIEDLER K. (1990b). New information on the biology of *Maculinea nausithous* and *M. teleius*. *Nota lepid.* 12 : 246-256.

FIEDLER K. (1991). European and North West African Lycaenidae (Lepidoptera) and their associations with ants. *J. Res. Lepid.* 28 : 239-257.

FIEDLER K. (1992). Recent contributions to the behavioural ecology and evolution of lycaenid-ant associations (Lepidoptera, Lycaenidae). *Nota lepid.* 14(Suppl) : 11-13.

FIEDLER K. (1993). The remarkable biology of two Malaysian lycaenid butterflies. *Nature malaysiana* 18 : 35-42.

FIEDLER K. (1995). Lycaenid butterflies and plants : is myrmecophily associated with particular hostplant preferences ? *Ethol. Ecol. Evol.* 7 : 107-132.

FIEDLER K. (1998). Diet breadth and host plant diversity of tropical - vs. temperate - zone herbivores : South-east Asian and West Palaearctic butterflies as a case study. *Ecol. Entomol.* 23 : 285-297.

FIEDLER K. & HAGEMANN D. (1995). The influence of larval age and ant number on myrmecophilous interactions of the African Grass Blue butterfly, *Zizeeria knysna* (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Res. Lep.* 31 : 213-232.

FIEDLER K. & HOLLDOBLER B. (1992). Ants and *Polyommatus icarus* immatures (Lycaenidae) - sex-related developmental benefits and costs of ant attendance. *Oecologia* 91 : 468-473.

FIEDLER K. & HUMMEL V. (1995). Myrmecophily in the brown argus butterfly, *Aricia agestis* (Lepidoptera : Lycaenidae) : effects of larval age, ant number and persistence of contact with ants. *Zoology* 99 : 128-137.

FIEDLER K. & MASCHWITZ U. (1988). Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera : Lycaenidae). II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants - a quantitative approach. *Oecologia (Berl.)* 75 : 204-206.

FIEDLER K. & MASCHWITZ U. (1989a). Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera : Lycaenidae). I. Release of food recruitment in ants by lycaenid larvae and pupae. *Ethology* 80 : 71-80.

FIEDLER K. & MASCHWITZ U. (1989b). The symbiosis between the weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, and *Anthene emolus*, an obligate myrmecophilous lycaenid butterfly. *J. Nat. Hist.* 23 : 833-846.

FIEDLER K. & MASCHWITZ U. (1989c). Adult myrmecophily in butterflies : the role of the ant *Anoplolepis longipes* in the feeding and oviposition behaviour of *Allotinus unicolor* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Tyô to Ga* 40 : 241-251.

FIEDLER K. & SAAM C. (1994). Does ant-attendance influence development in 5 European Lycaenidae species ? *Nota lepid.* 17 : 5-24.

FIEDLER K., HÖLLDOBLER B. & SEUFERT P. (1996). Butterflies and ants : the communicative domain. *Experientia* 52 : 14-24.

FIEDLER K., SCHURIAN K.G. & HAHN M. (1994). The life-history and myrmecophily of *Polyommatus candalus* (Herrich-Schäffer) from Turkey (Lep., Lycaenidae). *Linneana Belg.* 14 : 315-332.

FIEDLER K., SEUFERT P., PIERCE N.E., PEARSON J.G. & BAUMGARTEN H.T. (1995). Exploitation of lycaenid-ant mutualisms by braconid parasitoids. *J. Res. Lepid.* 31 : 153-168.

FIGURNY E. & WOYCIECHOWSKI M. (1998). Flowerhead selection for oviposition by females of the sympatric butterfly species *Maculinea teleius* and *M. nausithous* (Lepidoptera : Lycaenidae). *Entomol. Gener.* 23 (3) : 215-222.

FRANKEL O.H. & SOULÉ M.E. (1981). *Conservation and evolution*. Cambridge University Press.

FRANKHAM R. & RALLS K. (1998). Inbreeding leads to extinction. *Nature* 392 : 441-442.

FRANKLIN I.R. (1980). Evolutionary change in small populations. In *Conservation Biology. An Evolutionary Ecological Perspective.* M.E. Soulé and B.A. Wilcox (eds.). Sinauer, Sunderland. M.A. pp. 135-150.

FRAZER J.F.D. (1973). Estimating butterflies numbers. *Biol. Conserv.* 5 : 271-276.

FROHAWK F.W. (1916). Further observations on the last stage of the larva of *Lycaena arion*. *T. Entomology Society London* 1915 : 313-316.

G

GADEBERG R.M.E. & BOOMSMA J.J. (1997). Genetic populations structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *J. Insect Conserv.* 1 : 99-111.

GAILLARD J.M., BOUTIN J.M. & VAN LAERE G. (1993). Dénombrer les populations de chevreuils par l'utilisation du line transect. Étude de faisabilité. *Rev. Écol.* (Terre Vie) 48 : 73-85.

GAME M. (1980). Best shape for nature reserve. *Nature* 187 : 630-631.

GATES C.E., MARSHALL W.H. & OLSON D.P. (1968). Line transect method of estimating grouse population densities. *Biometrics* 24 : 135-145.

GEIßLER S. (1990). *Autökologische Untersuchungen zu Maculinea nausithous*. Diplomarbeit, Institut für Landschaftsplanung der Universität Stuttgart-Hohenheim. 116.

GETIS A. & FRANKLIN J. (1987). Second-order neighborhood analysis of mapped point pattern. *Ecology* 68 (3) : 473-477.

GILBERT L.E. & SINGER M.C. (1973). Dispersal and gene flow in a butterfly species. *Am. Nat.* 107 : 58-72.

GILPIN M.E. (1987). Spatial structure and population vulnerability. In *Viable Population for Conservation*. M.E. Soulé (ed.). Cambridge Univ. Press, New York. pp. 125-136.

GILPIN M.E. & SOULÉ M.E. (1986). Minimum Viable Populations : processes of species extinction. In *Conservation Biology : The science of scarcity and diversity*. M.E. Soulé (ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 19-34.

GONSETH Y. (1992). Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepid.* 15 : 106-122.

GONSETH Y. (1993). Les lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel - I : Les milieux à *Maculinea nausithous* (Bergstr.). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 116, fasc. 2.

GONSETH Y. (1994a). La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel - II - Tourbières, prés à litière, mégaphorbiées. *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* 117 : 33-57.

GONSETH Y. (1994b). La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 67 : 17-36.

GOODMAN D. (1987). Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves. *Nat. Res. Model.* 1 : 205-234.

GRIFFITH B., SCOTT M.J., CARPENTER J.W. & REED C. (1989). Translocations as a species conservation tool : status and strategy. *Science* 245 : 477-480.

GROOMBRIDGE B. (1992). *Global biodiversity. Status of the earth's living ressources.* B Groombridge (ed.). Chapman and Hall, London.

GROSSI J.L. & ROBIC J.F. (1997). *Seconde réunion territoriale sur l'entité du Marais de Lavours. Cartographie des inventaires et diagnostic communal.* Document d'objectifs Life natura 2 000 "Haut-Rhône - Chautagne - Lavours - Bourget", CPNS.

GRUMBINE R.E. (1990). Viable populations, reserve size and federal lands management : a critique. *Conserv. Biol.* 4 : 127-134.

H

HAMILTON W.D. & MAY R.M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature* 269 : 578-581.

HAMMARSTEDT O. (1992). Conservation of butterflies in the Nordic countries. In *Future of Butterflies in Europe : strategies for survival.* T. Pavlicek-van Beek, A.H. Ovaa & J.G. van der Made (eds.). Proceedings of the International Congress 1989. pp. 16-25.

HANSKI I. (1983). Coexistance of competitors in patchy environment. *Ecology* 64 : 473-500.

HANSKI I. (1985). Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology* 66 : 335-343.

HANSKI I. (1991). Single-species metapopulation dynamics : concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42 : 17-38.

HANSKI I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63 : 151-162.

HANSKI I. & GILPIN M. (1991). Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42 : 3-16.

HANSKI I. & GILPIN M.E. (1997). *Metapopulation dynamics : Ecology, Genetics and Evolution.* I. Hanski & M.E. Gilpin (eds.). Academic Press, Inc.

HANSKI I. & KUUSSAARI M. (1995). Butterfly metapopulation dynamics. In *Population dynamics : new approaches and synthesis.* N. Cappuccino and P.W. Price (eds.). Academic Press, San Diego, CA. pp. 149-172.

HANSKI I. & SIMBERLOFF D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In *Metapopulation dynamics : Ecology, Genetics and Evolution.* I. Hanski & M.E. Gilpin (eds.). Academic Press, Inc. pp. 5-26.

HANSKI I. & THOMAS C.D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation : a spatially explicit model applied to butterflies. *Biol. conserv*. 68 : 167-180.

HANSKI I., KUUSSAARI M. & NIEMEN M. (1994). Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75 : 747-762.

HANSKI I., PAKKALA T., KUUSSAARI M. & LEI G. (1995a). Metapopulation of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* 72 : 21-28.

HANSKI I., POYRY J., PAKKALA T. & KUUSSAARI M. (1995b). Multiple equilibra in metapopulation dynamics. *Nature* 377 : 618-621.

HANSKI I., MOILANEN A. & GYLLENBERG M. (1996). Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.* 147 : 527-541.

HANSSON L. (1991). Dispersal and connectivity in metapopulation. In *Metapopulation dynamics : empirical and theoretical investigations*. M. E. Gilpin and I. Hanski (eds.). Academic Press, London. pp. 89-103.

HARRISON S. (1991). Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42 : 73-88.

HARRISON S. (1994). Resources and dispersal as factors limiting a population of the tussock moth (*Orgyia vetusta*), a fligthless defoliator. *Oecologia* 99 : 27-34.

HARRISON S. & QUINN J.F. (1989). Correlated environments and the persistance of metapopulations. *Oikos* 56 : 293-298.

HARRISON S. & TAYLOR A.D. (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. In *Metapopulation dynamics : Ecology, Genetics and Evolution*. I. Hanski & M.E. Gilpin (eds.). Academic Press, Inc. pp. 27-42.

HARRISON S., MURPHY D.D. & EHRLICH P.R. (1988). Distribution of the bay Checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis* : evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.* 132 : 360-382.

HASTINGS A. & WOLIN C.L. (1989). Within-patch dynamics in metapopulation. *Ecology* 70 : 1261-1266.

HAYES R.J. & BUCKLAND S.T. (1983). Radial distance models for the line transect method. *Biometrics* 39 : 29-42.

HEATH J. (1981). Threatened Rhopalocera (butterflies) in Europe. Conseil de l'Europe (eds.). Strasbourg, Nature and Environment series, n° 23. 157p.

HENNING S.F. (1983). Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Entomol. Soc. S. Afr.* 46 : 341-366.

HILL C.J. & PIERCE N.E. (1989). The effect of adult diet on the biology of butterflies. I. The common imperial blue, *Jalmenus evagoras*. *Oecologia* 81 : 249-257.

HINTON H.E. (1951). Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera, a summary. *Trans. So. Lond. Entomol. Nat. Hist. Soc.* 1949-50 : 111-175.

HOCHBERG M.E., THOMAS J.A. & ELMES G.W. (1992). A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *J. Anim. Ecol.* 61 : 397-409.

HOCHBERG M.E., CLARKE R.T., ELMES G.W. & THOMAS J.A. (1994). Population dynamic consequences of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant hosts. *J. Anim. Ecol.* 63 : 375-391.

I-J-K

IMS R.A. & YOCCOZ N.G. (1997). Studying transfer processes in metapopulations : Emigration, Dispersal and Colonization. In *Metapopulation dynamics : Ecology, Genetics and Evolution*. I. Hanski & M.E. Gilpin (eds.). Academic Press, Inc. pp. 247-265.

JORDANO D. & THOMAS C.D. (1992). Specifity of an ant-lycaenid interaction. *Oecologia* 91 : 431-438.

JORDANO D., RODRIGUEZ J., THOMAS C.D. & FERNANDEZ HAEGER J. (1992). The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lasius* ants. *Oecologia* 91 : 439-446.

KITCHING R.L. (1983). Myrmecophilous organs of the larvae and pupae of the lycaenid butterfly *Jalmenus evagoras* (Donovan). *J. Nat. Hist.* 17 : 471-481.

KLEIN M., MÜLLER-SCHULTE E. & KNEITZ G. (1998). Standardisierte Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zum Vergleich wichtiger taxonomischer Mermale der in Deutschland vorkommenden *Myrmica*-species (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gener.* 23 (3) : 195-214.

KOCKELKE K., HERMANN G., KAULE G., VERHAAGH M. & SETTELE J. (1994). Zur Autökologie und Verbreitung des Kreuzenzian-Ameisenbläulings, *Maculinea rebeli* (Hirschke, 104). *Carolinea* 52 : 93-109.

KOLEV Z. (1998). *Maculinea arion* (L.) in Finland - distribution, state of knowledge and conservation. *J. Insect Conserv.* 2 : 91-93.

L

LAAKE J.F., BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R. & BURNHAM K.P. (1994). *Distance User's Guide V2.1.* R.E.S.E.A.R.C.H. U.N.I.T. Colorado Fish and Wildlife (eds.). Colorado State Univ., Fort Collins. 84p.

LANDE R. (1987). Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* 130 : 624-635.

LANDE R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241 : 1455-1460.

LANDE R. (1995). Mutation and conservation. *Conserv. Biol.* 9 : 782-7891.

LANDE R. & BARROWCLOUGH G.F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In *Viable Population for Conservation*. M.E. Soulé (ed.). Cambridge Univ. Press, Cambridge / New York. pp. 87-124

LANDE R., ENGEL S. & SAETHER B.E. (1998). Extinction times in finite metapopulation models with stochastic local dynamics. *Oikos* 83 : 383-389.

LEBRETON J.D. (1981). *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux : modèles mathématiques en temps discret*. Thèse d'état - LYON1. 209p.

LEFKOVITCH L.P. & FAHRIG L. (1985). Spatial caracteristics of habitat patches and population survival. *Ecol. Model.* 30 : 297-308.

LEGAY J.M. & DEBOUZIE D. (1985). *Introduction à une biologie des populations*. Masson. 149pp.

LEONARD J.G. & HERBERS J.M. (1986). Foraging tempo in two woodland ant species. *Anim. Behav.* 34 : 1172-1181.

LEPART J. & ESCARRE J. (1983). La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 (3), 133-178.

LEVINS R. (1969). The effects of random variation of different types on population growth. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 62 : 1061-1065.

LEVINS R. (1970). Extinction. In Some Mathematical Questions in Biology, *Am. Math. Soc.*, Providence, RI. pp. 75-108.

LHONORÉ J. (1994). Étude de quatre espèces de lépidoptères protégés dans l'Ouest de la France. *Bull. Soc. Nat. Ouest de la France* 16 (2) : 59-63.

LHONORÉ J. (1996). Rapport final sur la biologie, l'écologie et la répartition géographique de quatre espèces de Lépidoptères Rhopalocères protégés (Lycaenidae, Satyridae) dans l'Ouest de la france. *Rapport SRETIE, OPIE, Minist. de l'Environnement*. 130p.

M

MAC ARTHUR R.H. & WILSON O.E. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, London.

MAJCHRAK Y. (1992). *Evolution des communautés végétales de marais tourbeux soumises au pâturage de bovins et d'équins - Application pour la gestion conservatoire d'une zone humide, le marais de Lavours (Ain, France)*. - Grenoble 1. 150p.

MAJCHRZAK Y. & MOREAU D. (1991). Réflexion pour la réalisation d'un plan de gestion de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours. *Rapport Ministère de l'Environnement et CPRN*. 115p.

MALICKY H. (1969). Versuch einer Analyse der ökologischen Bezeihungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (hymenoptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 112 : 213-298.

MALICKY H. (1970). New aspects on the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *J. Lepid. Soc.* 24 : 190-202.

MAUBERT P. (1996). Synthèse de la gestion par pâturage et fauchage réalisée dans la réserve naturelle de Grand-Pierre et Vitain (Loir-et-Cher, France). *Actes du colloque international "La gestion des pelouses calcicoles"*. pp. 75-88.

MAY R.M. & SOUTHWOOD T.R.E. (1990). Introduction. In *Living in a patchy environment*. B. Schorrocks and I.R. Swingland (eds.). Oxford Science Publication, Oxford. pp. 1-22.

MILLS L.S. & SMOUSE P.E. (1994). Demographics consequences of inbreeding in remnant populations. *Am. Nat.* 144 : 412-431.

MOORE N.W. (1991). Observe extinction or conserve diversity ? In *The conservation of insects and their habitats*. M.N. Collins (ed.). Academic Press, London. pp. 1-8.

MORAND A., MAJCHRZAK Y., MANNEVILLE O. & BEFFY J.L. (1994). Papillons du genre *Maculinea* (Lycaenidae) et pastoralisme : aspects antagonistes d'une gestion conservatoire. *Ecologie* 25 : 9-18.

MORAND A., MANNEVILLE O., MAJCHRZAK Y., DARINOT F. & BEFFY J.L. (1998). Conséquences des modes de gestion conservatoire (pâturage équin et bovin, pâturage mixte, fauche et débroussaillement) sur la dynamique des communautés végétales de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours (Ain, France ; bilan de 1987 à 1996). *Rapport d'étude contrat n°1*

entre la Réserve Naturelle du Marais de Lavours et la DIREN Rhône-Alpes.

MOSER J.C. (1964). Inquiline roach responds to trail making substance of leaf-cutting ants. *Science* 143 : 1048-1049.

MUNGUIRA M.L. (1995). Conservation of butterfly habitats and diversity in European Mediterranean countries. In *Ecology and Conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 277-289.

MURPHY D.D. (1988). Are we studying our endangered butterflies to death ? *J. Res. Lepidop*. 26 : 236-239.

MURPHY D.D., FREAS K.E. & WEISS S.B. (1990). An environment metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conserv. Biol.* 4 : 41-51.

N-O

NAULT L.R., MONTGOMERY M.E. & BOWERS W.S. (1976). Ant-aphid association : role of aphid alarm pheromone. *Science* 192 : 1349-1351.

NEVE G., BARASCUD B., HUGUES R., AUBERT J., DESCIMON H., LEBRUN P. & BAGUETTE M. (1996). Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclossiana eunomia* (Lepidoptera : Nymphilidae). *J. Appl. Ecol.* 33 : 14-22.

NEW T.R. (1991). *Butterfly Conservation*. Oxford. 224p.

NEW T.R., PYLE R.M., THOMAS J.A., THOMAS C.D. & HAMMOND P.C. (1995). Butterfly conservation management. *Annu. Rev. Entomol.* 40 : 57-83.

NICHOLSON A.T. (1954). An outline of dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.* 2 : 9-65.

NIEMINEN M. (1996). Risk of population extinction in moths : effect of host plant characteristics. *Oikos* 76 : 475-484.

NISBET R.M. & GURNEY W.S.C. (1982). *Modelling Fluctuating Populations*. J. Wiley, New York.

NOSS R.F. (1987). Corridors in real landscapes : a reply to Simberloff and Cox. *Conserv. Biol.* 1 : 159-164.

OATES M.R. (1995). Butterfly conservation within the management of grassland habitats. In *Ecology and conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 98-112.

OOSTERMEIJER J.G.B., VAN'T VEER R. & DEN NIJS J.C.M. (1994). Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *J. Appl. Ecol.* 31 : 428-438.

P

PACKER L., TAYLOR J.S., SAVIGNANO D.A., BLESER C.A., LANE C.P. & SOMMERS L.A. (1998). Population biology of an endangered butterfly, *Lycaeides melissa samuelis* (Lepidoptera ; Lycaenidae) : genetic variation, gene flow, and taxonomic status. *Can. J. Zool.* 76 (2) : 320-329.

PASSERA L. (1984). *L'organisation sociale des Fourmis*. Bios / Univ. Paul Sabatier, Privat, Toulouse. 360p.

PAUTOU G. (1984). Les forêts alluviales dans l'axe rhodanien : organisation spatiale et évolution, comparaison avec d'autres systèmes fluviaux. *Doc. Carto. Ecol.* XXVII 43-64.

PAUTOU G. (1985). Problèmes biologiques posés par l'extention des peuplements des ligneux dans le Marais de Lavours. *Rapport Université Grenoble et Réserve de Lavours*. 19p.

PAUTOU G. & BRAVARD J.P. (1982). L'incidence des activités humaines sur la dynamique de l'eau et l'évolution de la végétation dans la vallée du Haut-Rhône français. *Rev. Géogr. Lyon* 57 : 63-79.

PIERCE N.E. (1985). Lycaenid butterflies and ants : selection for nitrogen-fixing and other protein-rich food plants. *Am. Nat.* 125 : 888-895.

PIERCE N.E. (1987). The evolution and biogeography of associations between lycaenid butterflies and ants. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 4 : 89-116.

PIERCE N.E. (1989). Butterfly-ant mutualisms. In *Towards a more exact ecology*. P.J. Grubb and J. Whittaker (eds). Oxford : Blackwell Science Publishers. pp. 299-324.

PIERCE N.E. & EASTEAL S. (1986). The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus. J. Anim. Ecol.* 55 : 451-462.

PIERCE N.E. & ELGAR M.A. (1985). The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16 : 209-222.

PIERCE N.E. & MEAD P.S. (1981). Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. *Science* 211 : 1185-1187.

PIERCE N.E., KITCHING R.L., BUCKLEY R.C., TAYLOR M.F.J. & BENBOW K.F. (1987). The costs and benefits of co-operation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21 : 237-248.

PIERCE N.E., NASH D.R., BAYLIS M. & CARPER E.R. (1991) Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants. In *Ant-plant interactions*. C.R. Huxley and D.F. Cutler (eds.). Oxford Univ. Press. pp. 131-142.

POLLARD E. & EVERSHAM B.C. (1995). Butterfly monitoring. II. Interpreting the changes. In *Ecology and conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 23-36.

POLLARD E. & YATES T.J. (1993). *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. F.B. Goldsmith and E. Duffey (eds.). 274p.

PORTER K. (1992). Eggs and egg-laying. In *The ecology of butterflies in Britain*. R.L.H. Dennis (ed.). Oxford : Oxford Univ. Press. pp. 46-72.

PULLIAM H.R. (1988). Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* 132 : 652-661.

PULLIAM H.R. & DANIELSON B.J. (1991). Sources, sinks and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.* 137 : S50-S66.

PULLIN A.S. (1987). Changes in leaf quality following clipping and regrowth of *Urtica dioica* and consequences for a specialist insect herbivore, *Aglais urticae*. *Oikos* 49 : 39-45.

PULLIN A.S. (1996). Restoration of butterfly populations in Britain. *Restor. Ecol.* 4 : 71-80.

PULLIN A.S., MCLEAN I.F.G. & WEBB M.R. (1995). Ecology and conservation of *Lycaena dispar* : British and European perspectives. In *Ecology and conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 48-164.

PUREFOY E.B. (1953). An unpublished account of experiments carried out at East Farleigh, Kent, in 1915 and subsequent years on the life history of *Maculinea arion*, the large blue butterfly. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A) 28 : 160-162.

PYLE R.M., BENTZIEN M. & OPLER P.A. (1981). Insect conservation. *Annu. Rev. Entomol.* 26 : 233-258.

Q-R

QUINET Y. & PASTEELS J.M. (1995). Trait following and stowaway behaviour of the myrmecophilous staphylinid beetle, *Homoeusa acuminata*, during the foraging trips of its host *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. soc.* 42 : 31-44.

QUINN J.F. & HASTINGS A. (1987). Extinction in subdivised habitat. *Conserv. Biol.* 1 (3) : 198-208.

RAMADE F. (1991). La conservation de la diversité biologique. *Le courrier de la nature*. 130 : 16-34.

RAVENSCROFT N.O.M. (1990) The ecology and conservation of the silver-studded blue butterfly *Plebejus argus* L. on the Sandlings of East Anglia, England. *Biol. Conserv.* 53 : 21-36.

RICHARD A. (1997). *Population, déplacements, écologie de la fourmi-hôte, et conservation de l'azuré des paluds* Maculinea nausithous (Bergstr.) *au Val-de-Ruz (Lep. Lycaenidae).* Travail de diplôme. Univ. de Neuchâtel. 57p.

RIPLEY B.D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *J. Appl. Prob.* 13 : 255-266.

RIPLEY B.D. (1977). Modelling spatial patterns (with discussion). *J. R. Stat. Soc.* B39 : 172-212.

ROBBINS R.K. (1991). Cost and evolution of a facultative mutualism between ants and lycaenid larvae (Lepidoptera). *Oikos* 62 : 363-369.

ROBSON W. (1996). Distribution in butterflies in agricultural landscapes. In *Biodiversity in changing agricultural landscapes*. L. Firbank (ed.).

ROFF D.A. (1975). Population stability and the evolution of dispersal in heterogenous environment. *Oecologia* 19 : 217-237.

ROSS G.N. (1966). Life-history studies on Mexican butterflies. IV. The ecology and ethology of *Anatole rossi*, a myrmecophilous metalmark (Lepidoptera : Riodinidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 59 : 985-1004.

ROZIER Y. (1998). Les *Maculinea* (Lepidoptera, Lycaenidae) des zones humides : l'exemple de la Réserve naturelle du Marais de Lavours (Ain, France). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 67 (10) : 291-294.

RUEETSCHI J. (1988). Reintroduction experiment with *Colias palaeno europome* Esper. *Nota Lepid.* 11 : 223-230.

RUGGIERO L.F., HAYWARD G.D. & SQUIRES J.R. (1994). Viability analysis in biological evaluations : concepts of population viability analysis, biological population and ecological scale. *Conserv. Biol.* 8 : 364-372.

S

SACCHERI I., KUUSSAARI M., KANKARE M., VIKMAN P., FORTELIUS W. & HANSKI I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392 : 491-494.

SANETRA M. & FIEDLER K. (1996). Behaviour and morphology of an aphytophagous lycaenid caterpillar : *Cigaritis* (*Apharitis*) *acamas* Klug 1834 (Lepidoptera : Lycaenidae). *Nota lepid.* 18 : 57-76.

SAUNDERS D.A., HOBBS R.J. & MARGULES C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Conserv. Biol.* 5 : 18-32.

SAVOLAINEN R. & VEPSALAINEN K. (1990). The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.* 59 : 643-654.

SCHEPER M., VAN DER MADE J. & WYNHOFF I. (1995). *Maculinea alcon* : interactions between a myrmecophilous butterfly, its larval foodplant and its host ants. *Proc. Exper. Appl. Entomol., Nederl. Ent. Ver.* 6 : 77-78.

SCHROTH M. & MASCHWITZ U. (1984). Zur Larvalbiologie und Wirtsfindung von *Maculinea teleius* (Lepidoptera : Lycaenidae), eines Parasiten von *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gener.* 9 : 225-230.

SCHURIAN K.G. (1984). Das Problem des Rückgangs der beiden Bläulingsarten *Maculinea teleius* Bergstr. und *M. nausithous* Bergstr. (Lep., Lycaenidae). *Mitt. Int. Ent. Ver.* 9 (1) : 10-12.

SHAFER C.L. (1990). *Nature Reserve.* R.U.D.N.I.C.K. Norman (eds.). Smithsonian Institution, Washington & London. 189pp.

SHAFFER M.L. & SAMSON F.B. (1985). Population size and extinction : a note on determining critical population sizes. *Am. Nat.* 125 : 144-152.

SHAFFER M.L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31 : 131-134.

SHAFFER M.L. (1987). Minimum viable population : coping with uncertainty In *Viable population for conservation*. M.E. Soulé (ed.). Cambridge Univ. Press, New York. pp. 69-86.

SHERMAN D.E., KAMINSKI R.M. & LEOPOLD B.D. (1995). Winter line transect surveys of wood ducks and mallards in Mississippi greentree reservoirs. *Wildlife Soc. Bull.* 23 : 155-163.

SIMBERLOFF D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19 : 473-511.

SIMBERLOFF D. (1994). The ecology of extinction. *Acta Palaeontol. Pol.* 38 : 159-174.

SIMBERLOFF D. & COX J. (1987). Consequences and coasts of conservation corridors. *Conserv. Biol.* 1 : 62-71.

SIMBERLOFF D., FARR J.A., COX J. & MEHLMAN D.W. (1992). Movement corridors : conservation bargains or poor investments ? *Conserv. Biol.* 6 : 493-504.

SINGER M.C. (1972). Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176 : 75-77.

SINGER M.C., THOMAS C.D. & PARMESAN C. (1993). Rapid human induced evolution of insect host associations. *Nature* 366 : 681-683.

SLATKIN M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236 : 787-792.

S.O.G.R.E.A.H. (1986). Remembrement des communes de Ceyzérieu, Flaxieu, Pollieu et Lavours. Étude d'impact. *Rapport pour la DDAF de l'Ain*, 96p.

SOULÉ M.E. (1980). Thresholds for survival : maintaining fitness and evolutionary potential. In *Conservation biology : an evolutionary-ecological approach*. M.E. Soulé and B.A. Wilcove. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. pp. 151-170.

SOULÉ M.E. (1985). What is conservation biology ? *BioScience* 35 : 727-734.

SOULÉ M.E. (1987). *Viable Population for Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge / New York. 189 pp.

SOUTHWELL C. & WEAVER K. (1993). Evaluation of analytical procedures for density estimation from line-transect data : data grouping, data truncation and the unit of analysis. *Wild. Res*. 20 : 433-444.

STEARNS S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford : Oxford Univ. Press.

SUTCLIFFE O.L. & THOMAS C.D. (1996). Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. *Conserv. Biol*. 10 : 1359-1365.

SUTCLIFFE O.L., THOMAS C.D. & MOSS D. (1996). Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *J. Anim. Ecol*. 65 : 85-95.

SWENGEL A.B. (1996). Effect of fire and hay management on abundance of prairie butterflies. *Biol. Conserv*. 76 : 73-85.

SWENGEL A.B. (1998). Effects of management on butterfly abundance in tallgrass prairie and pine barrens. *Biol. Conserv*. 83 : 77-89.

T

TAUTZ J. & FIEDLER K. (1992). Mechanoreceptive properties of caterpillar hairs involved in mediation of butterfly-ant symbioses. *Naturwissenschaften* 79 : 561-563.

THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLÉDEC S., & OLIVIER J.M. (1997). ADE : a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput*. 7 (1) : 75-83.

THOMAS C.D. (1990). What do real population dynamics tell us about minimun viable population sizes ? *Conserv. Biol*. 4 : 324-327.

THOMAS C.D. (1991). Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia* 87 : 577-580.

THOMAS C.D. (1993). Local extinctions, colonizations and distributions : habitat tracking by British butterflies. In *Individuals, populations and patterns in ecology*. S. Leather, R.A.D. Watt, N.J. Mills & K.F.A. Walters (eds.). Intercept Ltd, Andover.

THOMAS C.D. (1994). Extinction, colonization and metapopulations : environmental tracking by rare species. *Conserv. Biol*. 8 : 373-378.

THOMAS C.D. (1995). Ecology and conservation of butterfly metapopulations in the fragmented British landscape. In *Ecology and Conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 46-63.

THOMAS C.D. & HANSKI I. (1997). Butterfly metapopulations. In *Metapopulation dynamics : Ecology, Genetics and Evolution*. I. Hanski & M.E. Gilpin (eds.). Academic Press, Inc. pp. 359-386.

THOMAS C.D. & HARRISON S. (1992). Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *J. of Anim. Ecol.* 61 : 437-446.

THOMAS C.D. & JONES T.M. (1993). Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges : lessons for conservation in a fragmented landscape. *J. Anim. Ecol.* 62 : 472-481.

THOMAS C.D., THOMAS J.A. & WARREN M.S. (1992). Distibution of occupied and vacant habitats in fragmented landscapes. *Oecologia*, berl. 92 : 563-567.

THOMAS J.A. (1976). The biology and conservation of the Large Blue Butterfly *Maculinea arion* L., *ITE, Monks Wood, Abbots Ripton, UK.*

THOMAS J.A. (1977). Ecology and conservation of the Large Blue Butterfly - *Second report, ITE, Mounks Wood, Abbots Ripton, UK.*

THOMAS J.A. (1979). The extinction of the Large Blue and the conservation of the Black Hairstreak butterflies (A contrast of failure and success). *Report of the Institute of Terrestrial Ecology 1979.* Natural environment Research Council, Swindon. pp. 19-23.

THOMAS J.A. (1980). Why did the large blue become extinct in Britain ? *Oryx* 15 : 243-247.

THOMAS J.A. (1983a). A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biol. Conserv.* 27 : 195-211.

THOMAS J.A. (1983b). The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* (Lepidoptera : Lycaenidae) in Britain. *J. Appl. Ecol.* 20 : 59-83.

THOMAS J.A. (1984a). The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *Maculinea teleius* (the scarce large blue) in France. *Biol. Conserv.* 28 : 325-347.

THOMAS J.A. (1984b). The conservation of butterflies in temperate countries : past efforts and lessons for the future. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* 11 : 333-353.

THOMAS J.A. (1989). The return of the large blue butterfly. *Br. Wildl.* 1 : 2-13.

THOMAS J.A. (1991). Rare species conservation : case studies of European butterflies. *Symp. Br. Ecol. Soc.* 31 : 149-197.

THOMAS J.A. (1993). Holocene climate changes and warm man-made refugia may explain why a sixth of british butterflies possess unnatural early-successional habitats. *Ecography* 16 : 278-284.

THOMAS J.A. (1994). Why small cold-blooded insects pose different conservation problems to birds in modern landscapes. *Ibis* 137 : 112-119.

THOMAS J.A. (1995a). The conservation of declining butterfly populations in Britain and Europe : priorities, problems and successes. *Biol. J. Linn. Soc.* 56 (Suppl.) : 55-72.

THOMAS J.A. (1995b). The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of large blue butterfly. In *Ecology and conservation of butterflies*. A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 181-197.

THOMAS J.A. & ELMES G.W. (1992). The ecology and conservation of *Maculinea* butterflies and their *Ichnemon* parasitoids. In *Future of butterflies in Europe : strategies for survival.* T. Pavlicek-van Beek, A.H. Ovaa and J. van der Made (eds.). Agricultural University, Wageningen. pp. 116-123.

THOMAS J.A. & ELMES G.W. (1993). Specialized searching and the hostile use of allomones by parasitoid whose host, the butterfly *Maculinea rebeli*, inhabits ant nests. *Anim. Behav.* 45 : 593-602.

THOMAS J.A. & WARDLAW J.C. (1990). The effects of queen ants on the survival of *Maculinea arion* larvae in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* 85 : 87-91.

THOMAS J.A. & WARDLAW J.C. (1992). The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia* 91 : 101-109.

THOMAS J.A., ELMES G.W., WARDLAW J.C. & WOYCIECHOWSKY M. (1989). Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* 79 : 452-457.

THOMAS J.A., MUNGUIRA M.L., MARTIN J. & ELMES G.W. (1991). Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs : a consequence of advanced myrmecophily ? *Biol. J. Linn. Soc.* 44 : 175-184.

THOMAS J.A., ELMES G.W. & WARDLAW J.C. (1993). Contest competition among *Maculinea rebeli* butterfly larvae in ant nests. *Ecol. Entomol.* 18 : 73-76.

THOMAS J.A., ELMES G.W., CLARKE R.T., KIM K.G., MUNGUIRA M.L. & HOCHBERG M.E. (1997). Field evidence and model predictions of butterfly-mediated apparent competition between gentian plants and red ants. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 18 : 671-684.

TURNER M.G. (1989). Landscape ecology : the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20 : 171-197.

V-W

VAN SWAAY C.A.M. (1990). An assessment of the changes in butterfly abundance in the Netherlands during the 20th century. *Biol. Conserv.* 52 : 287-303.

VAN SWAAY C.A.M. (1995). Measuring changes in butterfly abondance in the Netherlands. In *Ecology and conservation of butterflies.* A.S. Pullin (ed.). Chapman and Hall, London. pp. 230-247.

VAN SWAAY C.A.M., MAES D. & PLATE C. (1997). Monitoring butterflies in the Netherlands and Flanders : the first results. *J. Insect Conserv.* 1 : 81-87.

VAN WIEREN S.E. (1995). The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* 56 (Suppl.) : 11-23.

VANE-WRIGHT R.I. (1978). Ecological and behavioural origins of diversity in butterflies. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* 9 : 56-70.

WAGNER D. (1993). Species-specific effects of tending ants on the developpement of lycaenid butterfly larvae. *Oecologia* 96 : 276-281.

WAGNER D. (1995). Pupation site choice of a North American lycaenid butterfly : the benefits of entering ant nests. *Ecol. Entomol.* 20 : 384-392.

WAGNER D. & KURINA L. (1997). The influence of ants and water availability on oviposition behaviour and survivorship of a facultatively ant-tended herbivore. *Ecol. Entomol.* 22 : 352-360.

WARDLAW J.C. (1991). Techniques for rearing *Myrmica* ants (Hym.) and *Maculinea rebeli* Hir. caterpillars (Lep., Lycaenidae). *Ent. Mon. Mag.* 127 : 233-242.

WARDLAW J.C. & ELMES G.W. (1995). Trophic eggs laid by fertile *Myrmica* queens (Hymenoptera : Formicidae). *Ins. Soc.* 42 : 303-308.

WARDLAW J.C., ELMES G.W. & THOMAS J.A. (1998). Techniques for studying *Maculinea* butterflies. II. Identification guide to *Myrmica* ants found on *Maculinea* sites in Europe. *J. Insect Conserv.* 2 : 119-127.

WARREN M.S. (1987a). The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly *Mellicta athalia*. I. Host selection and phenology. *J. Appl. Ecol.* 24 : 467-482.

WARREN M.S. (1987b). The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly *Mellicta athalia*. II. Adult population structure and mobility. *J. Appl. Ecol.* 24 : 483-498.

WARREN M.S. (1987c). The butterflies of the "Marais de Lavours" and its environs. *Rapport Réserve Naturelle de Lavours*. 7p.

WARREN M.S. (1991). The successful conservation of an endangered species, the Heath Fritillary butterfly *Mellicta athalia*, in Britain. *Biol. Conserv.* 55 : 37-56.

WARREN M.S. (1992). The conservation of British butterflies. In *The ecology of butterflies in Britain*. R.L.H. Dennis (ed.). Oxford Univ. Press, U.K. pp. 246-274.

WARREN M.S. (1993). A review of butterfly conservation in central southern Britain. I - Protection, evolution and extinction on primes sites. *Biol. conserv.* 64 : 25-35.

WHELAN R.J. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge Univ. Press. 345 p.

WILCOX B.A. (1986). Extinction models and conservation. *Trend. Ecol. Evol.* 1 : 46-48.

WILCOX B.A. & MURPHY D.D. (1985). Conservation strategy : the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.* 125 : 879-887.

WILLEMS J.H. (1983). Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio* 52 : 171-180.

WILLIAMS E H. (1995). Fire-burned habitat and reintroductions of the butterfly *Euphydryas gillettii* (Nymphalidae). *J. Lep. Soc.* 49 : 183-191.

WILSON E.O. & WILLIS E.O. (1975). Applied biogeography. In *Ecology and evolution of communities.* M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Harvard University Press, Cambridge, MA. pp. 523-534.

WRIGHT S.J. & HUBBELL S.P. (1983). Stochastic extinction and reserve size : a focal species approach. *Oikos* 41 : 476-496.

WYNHOFF I. (1996). *International* Maculinea *Workshop*. Dutch butterfly Conservation, De Vlinderstichting. 71p.

WYNHOFF I. (1998a). The recent distribution of the European *Maculinea* species. *J. Insect Conserv.* 2 : 15-27.

WYNHOFF I. (1998b). Lessons from the reintroduction of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in the Netherlands. *J. Insect Conserv.* 2 : 47-57.

WYNHOFF I. & VAN DER MADE J. (1995). Reintroduction of *Maculinea teleius* and *Maculinea nausithous* in the Netherlands in 1990. *Proc. Exper. & Appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam* 6 : 79-80.

WYNHOFF I., OOSTERMEIJER J.G.B., SCHEPER M. & VAN DER MADE J.G. (1996). Effects of habitat fragmentation on the butterflies *Maculinea alcon* in the Netherlands. In *Species Survival in Fragmented Landscapes.* J. Settele, C. Margules, P. Poschlod and K. Henle (eds.). The GeoJournal Library vol. 35. Dordrecht, Klumer. pp. 12-23.

ANNEXES

MONOGRAPHIE DU SYSTÈME *MACULINEA*-PLANTE-HÔTE-*MYRMICA*

Les problèmes de gestion d'espèces rares ne pouvant se résoudre sans une connaissance détaillée de leur biologie, il nous est apparu important, dans une première partie, de développer chaque étape du cycle de vie du *Maculinea*. Dans une deuxième partie, nous avons essayé de comprendre quels peuvent être les avantages évolutifs pour un organisme de développer une relation myrmécophile en examinant les différents types d'interactions qui existent entre les lépidoptères et les fourmis, les organes mis en jeu, les avantages et les coûts.

A - LE CYCLE DE VIE DES *MACULINEA*

Le genre *Maculinea* est confiné au Palearctique. *M. nausithous*, *M. teleius*, *M. alcon* et *M. arion* se distribuent depuis l'Europe centrale jusqu'en Chine et/ou au Japon tandis que *M. rebeli* n'est probablement qu'en Europe. Ce genre se répartit surtout du centre jusqu'à l'Est de l'Europe et l'Ouest de l'Asie. Grossièrement, *M. teleius* et *M. arion* se distribuent depuis la France - Espagne jusqu'en Chine ; *M. nausithous* de l'Espagne jusqu'en Mongolie ; pour *M. alcon* et *M. rebeli* la distribution est plus délicate puisque ces deux espèces ont souvent été confondues dans la littérature. Enfin, la sixième espèce *M. arionides* semble ne se trouver qu'en Chine et au Japon (WYNHOFF, 1998a).

Nous décrivons ici le cycle de vie des 5 espèces européennes de *Maculinea* tout en s'attachant particulièrement à la biologie des *Maculinea* inféodés aux milieux humides (Figure 38).

Maculinea teleius est une espèce souvent présente dans les zones généralement ensoleillées et protégées du vent des marais de faible altitude, des prés humides, des prés à litière, des dépressions mouillantes ou des rives des lacs. *M. nausithous* prospère dans les prairies de fauche et pâturages humides, les talus herbacés, les rives de canaux de drainage et les prés à litière non exploités alors que *M. alcon* vit dans les zones abritées des landes humides et des prés à litières (ELMES & THOMAS, 1987b).

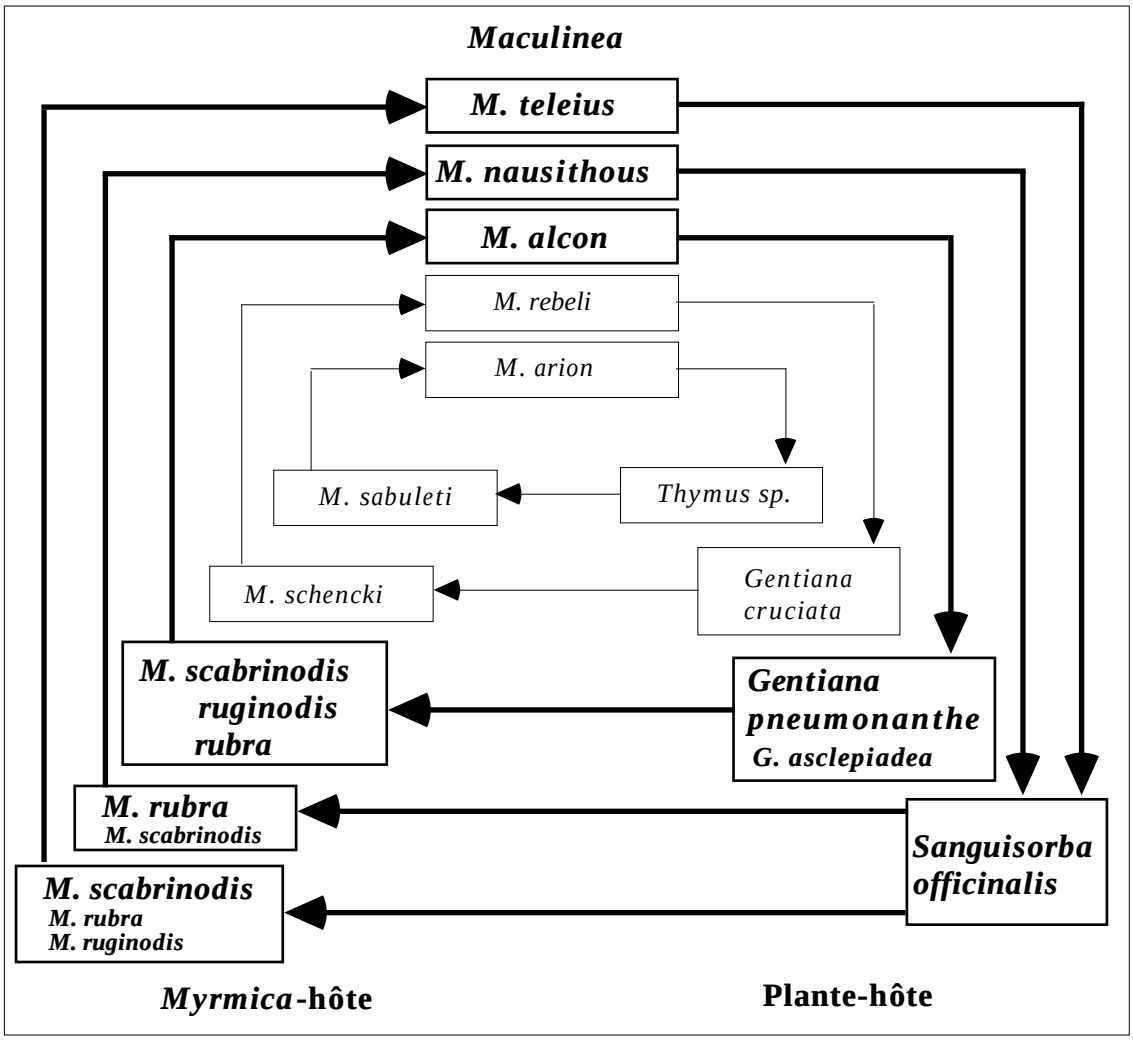


Figure 38 : Cycle de vie des espèces européennes de *Maculinea* **des zones humides** et des prairies sèches

M. teleius et *M. nausithous* partagent la même plante-hôte, la grande pimprenelle ou *Sanguisorba officinalis*. Cette hémicryptophyte de la famille des Rosacées est généralement associée aux sols basiques. Toutes les fleurs sont hermaphrodites et s'épanouissent de juin à septembre. On la rencontre en plaine et jusqu'à 2 300m d'altitude. Les tiges hautes de 30 à 120 cm sont ramifiées vers le sommet. Les feuilles de la rosette radicale ont de longs pétioles et sont imparipennées. Les fleurs rouge foncé des têtes florales sont de type 4 et sont dépourvues de pétales. Bien que peu éclatants, les sépales colorés assurent la fonction d'appât optique des insectes. Un rhizome souterrain porte des bourgeons qui permettent la reproduction végétative. Bien qu'hygrophile (indicatrice de sols à humidité variable), elle peut toutefois coloniser des sols relativement secs et est ainsi parfois associée à certaines espèces mésophiles des pelouses maigres. Elle colonise préférentiellement les prairies à litière et les bas-marais alcalins, mais peut aussi se retrouver en contact direct de Mégaphorbiées ou dans des pâturages humides légèrement engraissés (GONSETH, 1994a).

La plante-hôte de *M. alcon* est la gentiane des marais *Gentiana pneumonanthe*. Cette hémicryptophyte vivace des prairies humides et des zones marécageuses passe l'hiver sous forme de rosette de petites feuilles.

Elle présente la capacité de vivre à l'état ralenti sous forme de graine pendant une, deux voire trois années. La germination annuelle élevée induit un *turn-over* important des individus. La floraison peut être extrêmement précoce (fin juin) alors qu'elle se réalise en général de juillet à octobre (LHONORÉ, 1996). Il existe une forte variabilité de la phénologie selon régions qui se répercute sur les périodes de vol du papillon (Figure 39).

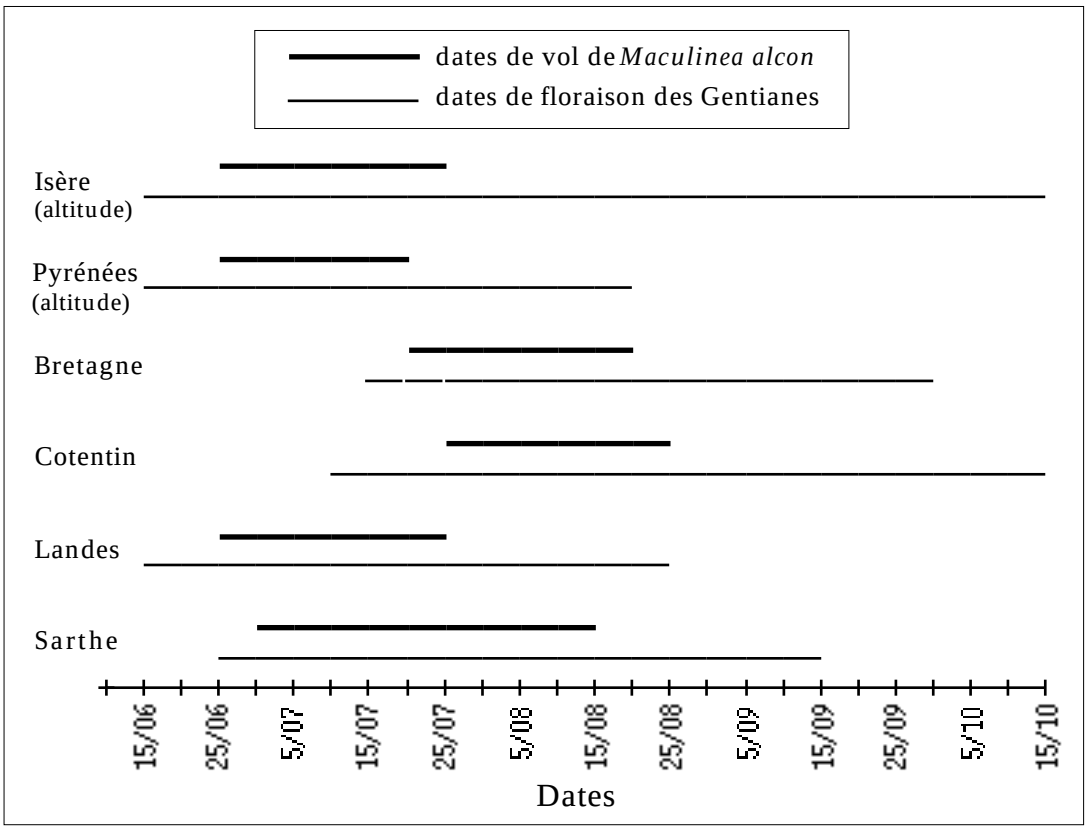


Figure 39 : Dates de floraison de *Gentiana pneumonanthe* et dates de vol de *Maculinea alcon* selon différentes régions (d'après LHONORÉ, 1996).

A.1 - LES INTERACTIONS PAPILLONS - PLANTES-HÔTES

A.1.1 - LA PRISE DE NOURRITURE

Le nectar est un facteur important dans le potentiel de fécondité et de longévité des papillons adultes et peut être un facteur limitant dans les champs cultivés (DOVER, 1996). Bien qu'elles ne visitent pas fréquemment les fleurs, toutes les espèces de *Maculinea* recherchent des sources de nectar. Pour *Maculinea nausithous*, la source de nectar est régulièrement la plante-hôte puisque la quasi-totalité des contacts alimentaires concerne *Sanguisorba officinalis* (GONSETH, 1992). Si la densité des plantes-hôtes est suffisamment élevée, d'autres fleurs ne sont pas nécessaires. D'ailleurs, l'existence de *M. nausithous* se déroule presque entièrement sur les capitules de la sanguisorbe sur laquelle elle se pose, s'accouple, suce du nectar et pond. Cette spécialisation peut permettre de trouver des ressources énergétiques dans des milieux très pauvres en plantes nectarifères. *M.*

teleius se nourrit de plusieurs espèces de fleurs différentes (THOMAS, 1984a) et recherchera donc des sites composés d'une mosaïque de zones fauchées et de zones abandonnées. La ponte se produit souvent dans les zones fauchées alors que la prise de nectar se fait surtout dans les zones abandonnées. Les sources de nectar de *M. alcon* sont assez limitées. La plante la plus utilisée est *Erica tetralix* mais les adultes se nourrissent aussi de *Gentiana pneumonanthe* et parfois de *Calluna vulgaris* et *Lythrum salicaria* (MAES et WYNHOFF, comm. pers.). *M. arion* nécessite une grande variété de plantes nourricières alors que *M. rebeli* est rarement observé en train de se nourrir.

A.1.2 - LA PONTE

Toutes les espèces de *Maculinea* pondent généralement un œuf à la fois. Occasionnellement, les femelles pondent trois œufs en même temps. De nombreuses femelles sont tuées avant d'avoir pu pondre un seul œuf mais celles qui survivent peuvent potentiellement pondre plusieurs centaines d'œufs chacune. On estime la ponte réalisée à une soixantaine d'œufs par femelle (THOMAS, 1989) bien que la ponte moyenne d'une femelle *M. alcon* soit d'environ 80 œufs dans l'ouest de la France (LHONORÉ, comm. pers.). La survie des œufs est élevée chez toutes les espèces de *Maculinea*. Chez *M. arion*, *M. nausithous* et *M. teleius*, les œufs sont pondus profondément dans les fleurs et sont donc peu accessibles aux prédateurs et aux parasitoïdes (THOMAS *et al.*, 1991). Chez *M. alcon* et *M. rebeli*, les œufs sont exposés sur la plante-hôte mais leur épaisse cuticule (6 à 30 fois supérieure que chez les espèces endocarpellaires) les protège du parasitisme. A cause de l'épaisseur de cette cuticule, les larves sont obligées de sortir par la face basale de l'œuf où la coquille est plus fine.

• *CHEZ* MACULINEA TELEIUS

Les œufs sont donc enfoncés un à un profondément dans les boutons de la sanguisorbe à l'aide d'un oviscapte. Contrairement à *M. nausithous*, les femelles cherchent toujours les petits capitules jeunes à boutons extrêmement serrés en choisissant avant tout ceux des pousses latérales sur les grandes plantes. Elles ne pondent sur les capitules terminaux que si les sanguisorbes sont petites. Généralement, un seul œuf est déposé par tête florale (FIGURNY & WOYCIECHOWSKI, 1998). Si plusieurs œufs sont pondus sur une inflorescence, il est très rare d'observer la survie de plus d'une chenille. Les chenilles de *M. teleius* et de *M. nausithous* se nourrissent de la même plante et peuvent facilement être confondues.

• *CHEZ* MACULINEA NAUSITHOUS

Les œufs sont déposés séparément ou en petits groupes dans les grands capitules terminaux de *Sanguisorba officinalis*. Dans les habitats particulièrement favorables, ils sont parfois trouvés en très grand nombre (THOMAS, 1984a) puisqu'on peut compter exceptionnellement 20 à 30 œufs sur les plus grosses inflorescences. Suivant le site, le nombre d'œufs par tête florale est variable mais se situe en général entre 2 et 8. Il dépend de la densité en sanguisorbes et peut être particulièrement élevé si le nombre de têtes florales adéquates dans un site est limité. Les œufs sont pondus en grand nombre sur les sanguisorbes aux tiges élevées, pourvues de nombreux boutons ou encore poussant en milieu ouvert donc les tiges les plus

visuellement attractives. En fait, la hauteur des tiges n'a pas une influence directe sur le nombre d'œufs pondus mais elle conditionne le nombre de boutons qui va influencer significativement le nombre d'œufs. La recherche visuelle semble jouer un rôle important dans la localisation des plantes-hôtes convenables pour la ponte (PORTER, 1992) et dans des habitats ayant un faible nombre de plantes, les têtes florales sont parfois surchargées en œufs provoquant une perte considérable du potentiel reproductif (FIEDLER, 1990b). Un certain nombre d'œufs peuvent être pondus sur les jeunes boutons terminaux mais la survie est plus élevée sur les boutons les plus âgés. En général, les femelles pondent sur les boutons des tiges latérales que si leur taille est identique à celle des boutons terminaux. La survie est néanmoins plus faible de 10% (WYNHOFF, 1996).

La plupart des fleurs contiennent plusieurs chenilles mais seuls 5 ou 6 individus peuvent se développer sur un même capitule. Les chenilles n'étant pas cannibales, la compétition pour la nourriture limite les chances de survie des larves excédentaires (FIEDLER, 1990b). Le stade phénologique de la plante est important puisque les jeunes inflorescences sont aptes à recevoir les pontes de *M. teleius* pendant 5 à 7 jours avant d'atteindre, au bout de 15 jours, la maturité recherchée par les femelles de *M. nausithous* (WYNHOFF, 1996). *M. nausithous* étant moins sélectif que *M. teleius*, il est possible que les femelles pondent sur des inflorescences qui contiennent des œufs de *M. teleius*. Il peut ensuite y avoir une compétition pour la nourriture entre les larves des deux espèces[1]. *M. teleius* choisit peut être les jeunes inflorescences afin que sa chenille se développe avant celle de *M. nausithous* et évite ainsi la compétition interspécifique (FIGURNY & WOYCIECHOWSKI, 1998).

• *CHEZ* MACULINEA ALCON

Les femelles de cette espèce pondent leurs œufs sur la gentiane pneumonanthe ou sur la gentiane à feuilles d'asclépiade, *Gentiana asclepiadea*. Contrairement aux deux espèces précédentes, les œufs sont très visibles puisque déposés sur les fleurs encore fermées, les boutons voire les bractées. Cette exposition aux prédateurs est compensée par une épaisse coquille obligeant la chenille à sortir de l'œuf par la base afin de se forer un passage jusqu'à l'ovaire (ELMES & THOMAS, 1987b). On compte en général une dizaine de chenilles par fleur (LHONORÉ, 1996). La survie des chenilles sur la fleur dépend non seulement de leur nombre mais également de la taille et de la maturité des boutons au moment de la ponte. Elle est maximale lorsque le nombre de chenilles est réduit et qu'elles se trouvent sur les boutons de taille moyenne. Les gros boutons donnent une survie plus faible. Plus le nombre de chenilles par fleur est élevé, plus leur poids au moment de quitter la plante-hôte et donc la probabilité d'être acceptées dans les fourmilières est faible (GADEBERG & BOOMSMA, 1997). La croissance larvaire sur les plantes-hôtes est affectée par la compétition intraspécifique et la dynamique de la population locale est probablement influencée par ces interactions densité-dépendantes négatives entre le papillon et la plante.

[1] Seulement 7% des inflorescences contenant des œufs de *Maculinea teleius* sont utilisés ensuite par les femelles de *M. nausithous* (WYNHOFF, 1996).

Parfois, un petit nombre de chenilles essaye d'éviter la compétition en migrant sur un autre bouton.

Pour les chenilles de toutes les espèces, la plante-hôte est une source de nourriture négligeable (1% de la biomasse finale) par rapport au couvain consommé dans la fourmilière. On peut alors se demander si les papillons détectent la présence de fourmis avant de pondre. Les premiers travaux indiquaient que *Maculinea arion* pondait sur les pieds de thym poussant non pas dans les zones à *Myrmica* mais sur ou à côté de fourmilières de *Lasius flavus*[1]. Il a ensuite été démontré qu'une forte densité de fourmis-hôtes convenables n'influence pas la ponte de *M. arion*. Si la ponte fourmi-dépendante n'est pas prouvée[2], une corrélation spatiale semble exister entre les sites de pontes préférentiels et la présence des *Myrmica* (SCHEPER *et al.*, 1995). On peut se demander si cette association spatiale est réellement le résultat d'une reconnaissance de l'hôte ou si les femelles utilisent des variables environnementales[3] qui sont corrélées avec l'habitat préférentiel de la *Myrmica* spécifique (FIEDLER *et al.*, 1996). Durant la ponte, aucune interaction comportementale entre les fourmis-hôtes et les papillons n'ont été observées. Les fourmis-hôtes ne semblent donc pas jouer de rôle dans la sélection de la plante-hôte par la femelle bien qu'une corrélation fourmis-hôtes - densité de ponte ait été mise en évidence chez *M. nausithous*[4] (WYNHOFF & VAN DER MADE, 1995) et qu'il soit possible que *M. alcon* puisse localiser les fourmilières-hôtes (SCHEPER *et al.*, 1995).

A.2 - LES INTERACTIONS PAPILLONS - FOURMIS-HÔTES

Le genre *Myrmica* est commun et largement répandu. En plaine, ce sont les seules fourmis d'Europe habitant des sols à la fois imperméables, ombragés et inondés en hiver. On dénombre 14 espèces[5] de *Myrmica* en France (BERNARD, 1968) dont seul un nombre limité est parasité par les *Maculinea*. La distinction entre certaines espèces peut être très difficile[6] bien que les aspects de leur biologie comme la morphologie, le comportement individuel, la physiologie sociale et la génétique aient été intensivement étudiés. A l'inverse, certains aspects de leur écologie tels que la fidélité à la colonie, la persistance du nid dans un site, la structure et la stabilité de la communauté ont été relativement peu étudiés parce que les études sur le terrain de ces espèces peuvent s'avérer très difficiles (ELMES *et al.*, 1998).

Les espèces de *Myrmica* sont caractéristiques des champs humides et gras et n'exigent pas de ressources très spécialisées. Elles sont capables de coexister avec d'autres genres de fourmis vivant dans les milieux humides.

---

[1] *Lasius flavus* ne permet pas le développement des chenilles de *Maculinea*.
[2] Comme chez aucun membre de la tribu des Glaucopsychiti.
[3] Telles que la densité ou la hauteur de végétation, etc. induisant un microclimat particulier.
[4] Par contre, il n'y a pas de corrélation fourmis-hôtes - densité de ponte chez *M. teleius* (WYNHOFF & VAN DER MADE, 1995).
[5] Sur les 36 espèces mondiales, 5 seulement sont communes à la fois en Europe, en Asie et en Amérique du Nord (BERNARD, 1968). Une quinzaine d'espèces vivent en Suisse (DELLA SANTA, 1994) et 16 espèces différentes ont été répertoriées en Allemagne (KLEIN *et al.*, 1998).
[6] Voire même impossible si on a une seule ouvrière (THOMAS *et al.*, 1989).

Ce ne sont pas des fourmis territoriales et, comme les *Formica*, elles errent librement (DONCASTER, 1981). Les colonies sont capables de s'installer sur de petites zones entre les territoires des colonies de *Lasius* et peuvent, lorsque le site devient défavorable, se déplacer aisément.

Généralement, les nids sont peu profonds, assez étendus construits dans le sol mais peuvent également être construits sous des pierres, dans du bois pourri, des touffes d'herbes ou de la mousse. Beaucoup de nids, particulièrement dans les endroits humides, dressent de petits solariums mais certains ne présentent aucune particularité extérieure (ELMES *et al.*, 1998). Il est donc plus aisé de les trouver dans les biotopes frais et humides car ils sont placés dans des touffes d'herbacées et peuvent être repérables par leur couverture de débris végétaux et de particules de terre abritant le solarium destiné à réchauffer l'intérieur du nid. Dans les biotopes chauds et secs, les fourmilières sont entièrement souterraines et ne sont repérables que par une ou deux petites entrées à la surface du sol (ELMES & THOMAS, 1987a).

A.2.1 - LES DIFFÉRENTS GROUPES DE *MYRMICA*

Certains auteurs (BERNARD, 1968 ; DELLA SANTA, 1994) distinguent deux groupes de *Myrmica* séparés par les antennes des mâles et les adaptations écologiques des ouvrières :

- Le groupe des *scabrinodis* vivant sur les terrains perméables, fissurés ou sablonneux dont les stations sont bien exposées et situées à des altitudes inférieures à 1 300 m.
- Le groupe des *rubra* vivant sur des terrains moins perméables, argileux aux stations plus froides et plus humides dépassant parfois 2 000 m d'altitude.

Pour d'autres chercheurs (ELMES & THOMAS, 1987a ; WARDLAW *et al.*, 1998b), il existe quatre grands groupes de *Myrmica* séparés selon la forme de la base de l'antenne ou scape des ouvrières :

- Le groupe des *scabrinodis* dans lequel on trouve : *M. sabuleti* Meinert, *M. scabrinodis* Nyl., *M. vandeli* Bondroit, *M. specioides* Bondr. et *M. lonae* Finzi. C'est un groupe extrêmement difficile à déterminer, il existe deux ou trois races de *M. scabrinodis* qui cohabitent avec d'autres espèces. En plus, on note la présence d'espèces Est européennes et ibériques qui compliquent encore la situation. L'espèce *M. scabrinodis* est la plus répandue et la plus fréquente dans ce groupe. Elle occupe des milieux très variés : marais, prés à litière, clairières et toutes sortes de milieux herbacés dans lesquels elles sont largement dispersées.
- Le groupe des *rubra* dans lequel on trouve : *M. rubra* Nyl. (= *laevinodis*) et *M. ruginodis* Nyl.[1]. *M. rubra* se développe essentiellement dans les milieux humides, à sol lourd, peu perméables (THOMAS, 1984a) tels que les prés humides, les lisières, les berges des rivières, les gravières et les herbages des stations fraîches. Ses nids se trouvent sous des pierres, du bois ou dans le sol et sont parfois surmontés de grands solariums. Dans les stations à

[1] Ces deux espèces sont très voisines et les ouvrières sont parfois difficiles à distinguer. Emery les avait réunies sous le nom de *M. rubra* L. puis, elles furent séparées non pas sur leur morphologie mais sur leur écologie.

Maculinea teleius et *M. nausithous,* l'espèce nidifie plutôt dans les endroits plus secs à végétation plus haute, notamment sur les rivages des fossés ou en bordure des buissons ou forêts du voisinage. Les ouvrières cherchent leur nourriture assez loin de leur nid dans les endroits plus humides, où *Myrmica scabrinodis* séjourne souvent. Elles semblent toutefois éviter les zones périodiquement inondées de ses milieux de prédilection. L'activité des ouvrières de *M. rubra* aux abords de l'entrée de la fourmilière est en général très faible et il est extrêmement difficile d'en donner la localisation précise (DOBRANSKA & DOBRANSKI, 1976). *M. ruginodis* semble bien se développer dans les herbes denses lorsqu'elles ne dépassent pas 30 cm (BRIAN, 1951). Cette espèce est rare en milieu découvert et ensoleillé mais elle est moins hygrophile que *M. rubra* et préfère les sols plus secs et plus perméables.

- Le groupe des *lobicornis* dans lequel on trouve : *M. lobicornis* Nylander et *M. schencki* Emery.
- Le groupe des *rugulosa* dans lequel on trouve : *M. rugulosa* Nyl., *M. limanica* K. Arnoldi, *M. sulcinodis* Nyl. et *M. gallienii* Bondr.

La classification des *Myrmica* n'est pas figée et certains auteurs (KLEIN *et al.*, 1998) proposent d'autres regroupements des différentes espèces. Quoi qu'il en soit, la détermination des individus est axée sur deux caractères discriminants : la forme du scape et la longueur des épines de l'épinotum. Pour cela, il existe deux indices :

- L'Indice Frontal qui est le rapport entre la plus grande largeur de la face, yeux compris et la largeur entre les arêtes frontales.
- L'Indice de l'Épine qui est le rapport entre la plus grande largeur de la face, yeux compris et la longueur de l'épine de l'épinotum (DELLA SANTA, 1994) (Figure 40).

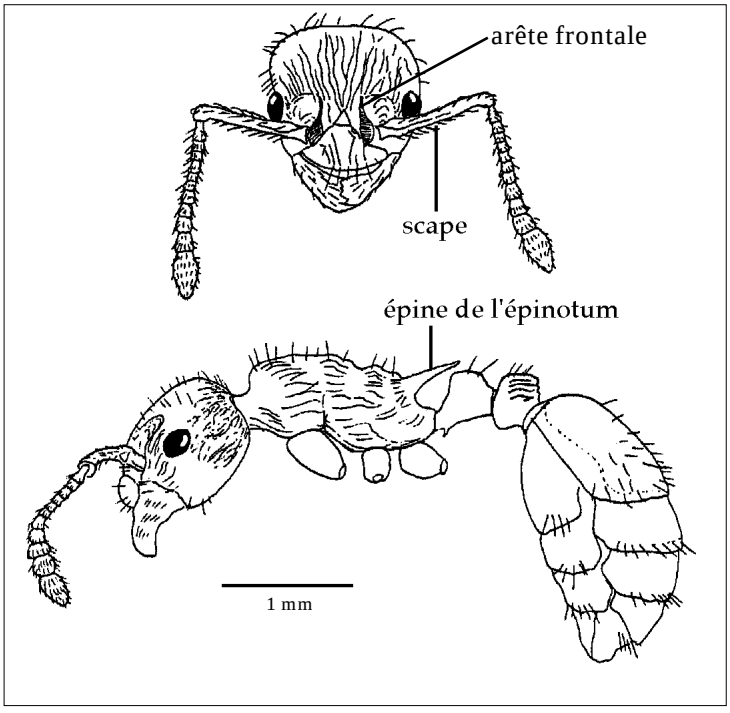


Figure 40 : Morphologie externe d'une *Myrmica scabrinodis* (d'après DELLA SANTA, 1994)

La spécificité des fourmis-hôtes pour une espèce de *Maculinea* est moins marquée au laboratoire qu'en conditions naturelles[1]. Dans la nature, si chaque chenilles doit être élevée par au moins 50 ouvrières (ELMES *et al.*, 1991a,b), moins d'une dizaine suffisent pour élever une chenille jusqu'à la pupaison en laboratoire. La plupart des chenilles se nourrissent du couvain les semaines suivant l'adoption puis au printemps suivant (ELMES *et al.*, 1991b).

A.2.2 - LES FOURMIS-HÔTES DES MILIEUX HUMIDES

• *MACULINEA TELEIUS*

Bien que les fourmis *Myrmica rubra* puissent occasionnellement servir d'hôte, les jeunes chenilles de *Maculinea teleius* survivent essentiellement dans les fourmilières de *Myrmica scabrinodis*. Dans les endroits humides tels que les marais de Lavours et de Chautagne, les fourmilières de *M. scabrinodis* sont près de la surface du sol. On peut trouver la chrysalide du papillon, dans a partie supérieure du nid, au fond de la chambre principale du solarium. Il est toutefois difficile de distinguer les chrysalides de *Maculinea teleius* de celles des autres *Maculinea* ; la fourmi-hôte est le meilleur indice d'identification (ELMES & THOMAS, 1987b).

• *MACULINEA NAUSITHOUS*

La fourmi-hôte la plus fréquemment rencontrée pour cette espèce est *Myrmica rubra*. Cependant, dans certains sites en Espagne et en Pologne, la chenille est hébergée par *M. scabrinodis* (WYNHOFF, 1996). Comme pour *Maculinea teleius*, la chenille ne bénéficie pas d'échanges trophalaxiques[2] de la part des fourmis et ne se nourrit que du couvain. Au printemps, elle consomme de grandes quantités de larves. On peut trouver 3 à 4 chenilles dans un même nid, parce que *M. nausithous* est la plus petite des espèces de *Maculinea* et que les nids de *Myrmica rubra* sont généralement plus grands que ceux des autres espèces de *Myrmica* (ELMES & THOMAS, 1987b). Une adoption par une mauvaise fourmi-hôte ou la présence de parasitoïdes entraîne une mortalité larvaire importante à l'intérieur des fourmilières (FIEDLER, 1990b).

• *MACULINEA ALCON*

M. alcon est la seule espèce dont la fourmi-hôte diffère selon la répartition géographique[3]. Contrairement à *M. teleius* et *M. nausithous*, la chenille *M. alcon* présente la particularité d'être alimentée directement par les ouvrières. Entre dix et vingt chenilles peuvent se développer dans une fourmilière (ELMES & THOMAS, 1987b ; THOMAS & WARDLAW, 1992).

Les fourmis des milieux humides survivent aux inondations en réduisant considérablement leur activité et leur consommation d'oxygène.

---

[1] *Maculinea rebeli* a pu être élevé jusqu'à la pupaison avec *Myrmica schencki*, *M. rubra*, *M. scabrinodis*, *M. ruginodis*, *M. sabuleti*, *M. sulcinodis*. *Maculinea alcon* a été testé avec succès avec les 4 premières espèces.

[2] Ce sont des échanges d'aliments liquides entre deux individus.

[3] La fourmi-hôte est *M. rubra* en Suède (HAMMARSTEDT, 1992), *M. ruginodis* et *M. scabrinodis* aux Pays-Bas, en Allemagne et en Belgique mais également *M. rubra* en Belgique, *M. ruginodis* et *M. rubra* au Danemark et seulement *M. scabrinodis* en Espagne (WYNHOFF, comm. pers.).

Si les températures sont suffisamment basses, elles peuvent supporter des périodes d'inondations de plusieurs semaines. La survie des *Myrmica* est accrue si une quantité suffisante d'oxygène est maintenue dans les galeries de la fourmilière et dans l'enchevêtrement des racines des touradons de molinie ou de carex. Grâce aux bulles d'air, environ 50% des ouvrières peuvent survivre à une inondation longue de 9 à 10 semaines (BOOMSMA & ISAAKS, 1982).

A.2.3 - LA PÉRIODE D'ACTIVITÉ

La période d'activité est relativement semblable pour les espèces de *Myrmica* qui occupent des niches écologiques similaires. Leur capacité à vivre dans un habitat est déterminée par leur réponse physiologique à la température (ELMES & WARDLAW, 1982c).

Les facteurs insolation, température de l'air et température du sol sont hautement corrélés mais n'ont pas la même importance sur le comportement des fourmis. La distribution des *Myrmica* est fortement corrélée avec le nombre d'heures d'insolation par jour[1]. La gestion du milieu peut donc influencer directement l'installation ou le maintien de fourmilières d'une espèce donnée. Les années où les colonies sont les plus grosses et les plus productives sont les années dont l'insolation est la plus longue[2]. Si l'insolation est le facteur environnemental le plus important pour la structure des populations de *Myrmica*, le début de l'activité des ouvrières au printemps est essentiellement provoqué par la température moyenne en février et mars (ELMES, 1982). L'affouragement dépend de la température à la surface du sol et les fourmis semblent être moins actives lors des fortes chaleurs[3] (ELMES *et al.*, 1991b). Généralement, la période de plus forte activité des *Myrmica* a lieu dans l'après midi et en début de soirée. Les chenilles *Maculinea* quitte la plante-hôte à ce moment là et augmentent ainsi leurs chances d'être trouvées par des *Myrmica* en évitant les espèces prédatrices, *Lasius* et *Formica*, dont la période d'activité maximale se situe plus tard dans l'après midi.

Chaque espèce de *Myrmica* est adaptée à un milieu plus ou moins chaud. Pour les espèces des milieux humides, on trouve en général le long d'un gradient croissant des températures *M. ruginodis, M. rubra* puis *M. scabrinodis*. Les habitats ayant des grandes variations de températures annuelles ont des structures de population plus stables et peuvent supporter plus d'une espèce de *Myrmica*. Les habitats ayant de faibles variations annuelles tendent à établir des populations monospécifiques aux structures

---

[1] Lorsque l'ensoleillement moyen est de 4,5 h/jour, *Myrmica sabuleti* ne peut se développer. Quand l'ensoleillement passe à 5,2 h/jour, des colonies clairsemées de *M. sabuleti* s'implantent et lorsqu'il atteint 5,8 h/jour, les fourmilières de *M. scabrinodis* supplantent celles de *M. sabuleti* (ELMES & WARDLAW, 1982a).

[2] La production annuelle des colonies de *Myrmica sabuleti* est fortement corrélée à l'insolation moyenne du printemps (BRIAN & ELMES, 1974). Un fort ensoleillement favorise chez *M. ruginodis* le développement de grosses colonies avec des grosses ouvrières (BRIAN & BRIAN, 1951).

[3] Dans les sites les plus exposés, *Myrmica sabuleti* et *M. scabrinodis* ont une activité d'affouragement maximale avant 10.00h et après 17.00h lorsque l'insolation est plus faible (ELMES & WARDLAW, 1982a).

plus uniformes (ELMES & WARDLAW, 1982b). De faibles variations peuvent favoriser une espèce plus qu'une autre mais les températures préférentielles de chaque espèce étant proches, les espèces ont souvent des domaines de nidification recouvrants. La nidification ne dépendant pas uniquement de la température mais également du taux d'humidité du sol, le recouvrement des niches est sans doute diminué.

La durée de l'insolation est donc utilisée comme indicateur de la température du nid tandis que la température de l'air comme un indicateur du déclenchement de l'affouragement. La situation, l'aspect et l'ombrage de l'habitat affectent l'insolation et la température de l'air et déterminent si un site est convenable pour les fourmis.

A.2.4 - LA DÉCOUVERTE DES CHENILLES ET LE RECRUTEMENT DES CONGÉNÈRES

La nourriture des *Myrmica* est variée. Ces fourmis se nourrissent aussi bien de petits insectes vivants ou de cadavres que de végétaux, de graines, de nectar sécrété par les fleurs ou les glandes nectarifères des tiges ou encore de miellat de pucerons. C'est sans doute parce qu'elles apprécient ce miellat qu'elles ont développé leurs relations avec le papillon *Maculinea*. Seules les ouvrières les plus âgées se rencontrent sur l'aire de récolte[1]. Ce sont les plus agressives envers un ennemi et celles qui émettent et réagissent le plus aux phéromones. Les jeunes ouvrières ont plutôt tendance à rester dans le nid pour s'occuper du couvain. Il y a donc chez *Myrmica* une division du travail ou polyéthisme établit uniquement sur des différences d'âge et non pas, comme chez d'autres formicidae, sur des différences morphologiques[2]. Les ouvrières *Myrmica* peuvent être classées en trois groupes (les nourrices, les intermédiaires et les pourvoyeuses) selon le temps consacré aux ouvrières (PASSERA, 1984). La plasticité est importante, les intermédiaires pouvant rapidement se transformer en pourvoyeuses. La vitesse et l'efficacité d'affouragement des ouvrières varient avec la structure physique de l'habitat[3] mais ne dépendent pas de la taille des ouvrières (LÉONARD & HERBERS, 1986).

Dès qu'une source de nourriture - ou une chenille - est découverte, les ouvrières fourrageuses peuvent recruter des congénères pour l'exploiter[4]. Pour cela, elles ont développé un système de communication par des signaux sonores ou des signaux chimiques.

A.2.4.1 - LES SIGNAUX SONORES

Il existe deux façons d'émettre des signaux sonores chez les fourmis : soit en frappant le sol soit à l'aide d'organes stridulatoires[5]. Les vibrations

---

[1] L'âge des ouvrières peut être défini selon leur pigmentation. A la naissance elles sont très claires puis elles foncent peu à peu.

[2] Les espèces *Myrmica* sont toutes monomorphiques.

[3] Une ouvrière ira plus vite dans une végétation ouverte que dans une végétation plus dense (ELMES & WARDLAW, 1982c).

[4] Plusieurs chenilles pouvant se développer en même temps sur une même plante-hôte, lorsqu'un individu est trouvé par une fourrageuse, les autres chenilles pourront être rapidement trouvées par les 4 ou 5 ouvrières recrutées dans la colonie (ELMES *et al.*, 1991b).

[5] Les organes stridulatoires sont présents chez 83% des Myrmicinae.

transmises par le sol servent pendant les activités de récolte ou en cas de danger. Ces signaux sont très efficaces mais la qualité physique du sol joue un rôle prépondérant puisque sur un sol mouillé la propagation du son sera beaucoup moins efficace. Les stridulations servent surtout de signal de détresse. Elles permettent également une augmentation de l'activité lors d'échanges trophalaxiques ou lors de combats. Les séquences de stridulations sont différentes d'une espèce à l'autre mais peuvent également différer pour une même espèce voire une même ouvrière selon les conditions expérimentales (PASSERA, 1984).

A.2.4.2 - LES SIGNAUX CHIMIQUES

La transmission d'un message pour le recrutement semble, de surcroît dans les zones de marais, plus efficace par signaux chimiques. Il en existe deux sortes : les signaux intraspécifiques appelés phéromones et les signaux interspécifiques ou allomones.

• *LES PHÉROMONES*

Elles existent dans tous les ordres d'insectes. Chez les fourmis, la phéromone de piste[1] a une fonction de recrutement mais aussi une fonction d'orientation. Plusieurs espèces de *Myrmica* mais également d'autres genres présentent le même composé. Déposé sur le sol, il peut donc être suivi par ces différentes espèces mais il y a également un marquage plus spécifique. Des composés moins volatiles agissant comme des marqueurs de territoire[2] sont déposés simultanément par la glande de Dufour. La persistance des pistes dépend du substrat, de l'espèce, de la nature des déplacements et des conditions climatiques. La glande à poison, outre son importance dans le dépôt de la phéromone de piste, sécrète une autre phéromone qui stimule l'agressivité des ouvrières et les incite à piquer. Pour inhiber cette agressivité, il existe des substances dégagées par les glandes mandibulaires afin que les ouvrières de *Myrmica* ne piquent pas une ouvrière de la même espèce provenant de leur propre nid ou d'un autre nid.

Une autre substance, la phéromone d'alarme[3], intervient dans le processus de recrutement. Là encore, cette phéromone, sécrétée par les glandes mandibulaires, peut induire des réponses identiques chez plusieurs espèces de *Myrmica*[4]. L'étude de six espèces de *Myrmica* partageant le même biotope[5] montre qu'en cas de rencontre, elles émettent souvent cette phéromone (PASSERA, 1984). Bien que l'on rencontre les mêmes composés

---

[1] Chez *Myrmica*, il s'agit de l'éthyl-3 diméthyl-2,5 pyrazine délivrée par la glande à poison (PASSERA, 1984).

[2] Le marquage spécifique provient du fait que *Myrmica rubra* produit des hydrocarbures qui sont absents ou en très faibles quantités chez *M. scabrinodis*.

[3] La phéromone d'alarme n'engendre pas forcément une activité de défense de la fourmilière. Elle peut provoquer chez la fourmi un comportement d'assistance, de récolte, de travaux de construction, etc.

[4] *Myrmica ruginodis*, *M. rubra* et *M. sulcinodis* réagissent indifféremment à n'importe quelle substance d'alarme alors que, par exemple, *M. rubida* ne réagit qu'à sa propre phéromone (PASSERA, 1984).

[5] *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*, *M. sabuleti*, *M. rugulosa*, *M. schencki* sont amenées à se rencontrer lors de la quête de la nourriture.

chez les six espèces, chaque espèce présente une réponse individualisée. Les différences entre les six espèces sont essentiellement quantitatives[1].

• *LES ALLOMONES*

Ce sont des médiateurs chimiques réglant des relations interspécifiques[2]. On peut penser que les allomones émises par les insectes myrmécophiles à l'intention des fourmis-hôtes miment les phéromones émises par ces fourmis et on peut se demander si les chenilles de *Maculinea* sont capables de suivre les pistes afin de rejoindre un nid dans le but de se faire adopter. De même, les chenilles imitent-elles la substance d'apaisement pour se protéger de l'agressivité des fourmis ?

A.2.5 - L'ADOPTION

Mis à part *Maculinea teleius* et *M. nausithous* qui sont endocarpellaires, les trois premiers stades des chenilles peuvent rencontrer diverses espèces de fourmis qui se nourrissent des boutons floraux[3]. Chaque ouvrière de *Myrmica* qui trouve une larve de *Maculinea* peut la prendre et la ramener au nid. Dans la nature, les chenilles quittent la plante-hôte à un moment précis[4] qui coïncide avec le pic d'activité de recherche des *Myrmica* tout en évitant le pic d'activité d'espèces prédatrices telles que *Tapinoma erraticum* et *Formica nigricans* (ELMES *et al.*, 1991b).

Certains insectes myrmécophiles sont capables suivre les traces de leurs hôtes[5] (MOSER, 1964 ; CAMMAERTS *et al.*, 1990 ; QUINET & PASTEELS, 1995). Dans un premier temps, un comportement similaire a été expérimentalement mis en évidence pour *Maculinea teleius* (SCHROTH & MASCHWITZ, 1984) mais des études réalisées sur de plus grands échantillons n'ont pas permis de confirmer que *M. teleius* soit en mesure de trouver le nid des hôtes en suivant les traces des fourmis (FIEDLER, 1990b). En conditions naturelles, aucune espèce de *Maculinea* n'a été observée en train de suivre les traces des fourmis (THOMAS, 1984a ; THOMAS *et al.*, 1989). Même si elles sont placées à l'entrée des fourmilières, elles ne se déplacent pas et attendent d'être récupérées par les fourmis. On ne sait pas si elles essayent de chercher leurs hôtes au bout d'un certain temps[6] (FIEDLER, 1990b).

Les ouvrières de *Myrmica schencki* et *M. sabuleti* se déplacent généralement à environ 60 cm de leur nid avant de démarrer une recherche

---

[1] Les composants de la glande à poison, de la glande de Dufour et des glandes mandibulaires sont similaires chez *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* mais en proportions très différentes d'où une réponse différente des congénères (CAMMAERTS *et al.*, 1978).

[2] *Myrmica laevinodis* héberge l'adulte d'un coléoptère Staphilynidae *Atemeles pubicollis* alors que la larve est nourrie et élevée par *Formica polyctena*. Au printemps, le coléoptère quitte le nid de *Myrmica* pour retourner chez *Formica*. La reconnaissance et l'adoption par chacun des hôtes impliquent une communication chimique.

[3] *Lasius flavus* a été observée en train de traire une larve de *Maculinea arion* mais ne peut la transporter (FROHAWK, 1916). *Lasius niger* prête attention aux larves de *Maculinea alcon* sur les fleurs de gentianes (COTTRELL, 1984).

[4] Généralement entre 18h00 et 20h00.

[5] C'est, par exemple, le cas des chenilles *Aloeides thyra* (CLAASSENS & DICKSON, 1977), *Jalmenus evagoras* (WAGNER, 1995) ou *Euliphyra mirifica* (DEJEAN & BEUGNON, 1996).

[6] Une observation montre qu'une chenille, après 1 heure d'attente, s'est déplacée de quelques centimètres dans une zone plus exposée pour être finalement trouvée (ELMES *et al.*, 1991b).

plus détaillée. La recherche consiste en un examen de la surface du sol et de la végétation à une faible hauteur. Le manque d'intérêt porté par les fourmis envers les très jeunes chenilles rampant sur le sol suggère que la phéromone est seulement produite par la larve du quatrième stade. Toutefois, il semble que les fourmis soient incapables de reconnaître les chenilles avant de les avoir touchées (ELMES *et al.*, 1991b) et peuvent donc prospecter à quelques millimètres sans les détecter. Les chenilles sont trouvées par hasard par les ouvrières qui les prennent pour leurs propres soeurs et les emportent vers le nid[1]. *Maculinea alcon* et *M. rebeli* imitent les phéromones des fourmis mais uniquement après un contact. La stimulation tactile prolongée lors de l'adoption de *M. arion* et *M. teleius* (ELMES & THOMAS, 1987b) laisse penser que ces chenilles produisent peu ou pas de phéromones. La situation de *M. nausithous* semble intermédiaire (THOMAS, 1984). La forme et la texture de la larve jouent un rôle prépondérant. Une larve flasque et dépourvue de poils attirera moins d'ouvrières qu'une larve turgescente et normalement poilue. C'est sans doute pour cela que les larves de *M. arion* et *M. teleius* du quatrième stade se voûtent afin de gonfler leurs segments. *M. alcon* ne prend pas de forme particulière lors de l'adoption (COTTRELL, 1984). Le signal déclenchant ce comportement chez la larve n'est pas bien connu mais pourrait être tactile.

A.2.6 - LE RETOUR AU NID

Une fois la chenille adoptée, la fourmi retourne directement à son nid en la transportant comme si c'était sa propre larve. A la fin de l'été, le nombre de larves de fourmis disponibles pour la chenille de *Maculinea* est conséquent mais pas illimité. Les chenilles *prédatrices* doivent adapter leur rythme de croissance au nombre de proies disponibles pour ne pas mourir de faim après épuisement du couvain. Souvent, les fourmis adoptent plus de chenilles que ne peuvent supporter leurs nids. En laboratoire, les nids de *Myrmica* peuvent supporter beaucoup plus de chenilles *coucou* que de chenilles *primitives* parce qu'elles causent moins de dommages (HOCHBERG *et al.*, 1992). Dans un nid de *Myrmica*, le nombre maximum de nymphes est de 3 pour *Maculinea arion*, de 20 pour *M. alcon* et de 22 pour *M. rebeli* (THOMAS & WARDLAW, 1992). Il se développe alors une compétition de type *scramble*[2]. Par contre, lorsque le nombre de chenilles est trop élevé, la compétition à l'intérieur de la fourmilière des espèces *coucou* devient de type *contest*[3] (HOCHBERG *et al.*, 1994). Un nombre déterminé de chenilles survivent dans les nids. Ce nombre dépend de la taille et l'état physiologique des colonies de fourmis (THOMAS *et al.*, 1993). Les chenilles, nourries directement par les ouvrières, doivent simplement coordonner

[1] Les ouvrières ont un comportement similaire lorsque, après perturbation du nid et dispersion des larves à l'extérieur, elles saisissent et ramènent les larves perdues à la fourmilière.

[2] La compétition de type *scramble* correspond au cas où chaque compétiteur a accès à la ressource. Tous devraient acquérir une part égale, d'autant plus petite que le nombre d'individus est important et leur synchronisme élevé. Cependant, la portion de ressource prise par chaque individu dépend de la compétitivité de ce dernier (NICHOLSON, 1954).

[3] La compétition de type *contest* est applicable aux situations où un compétiteur empêche d'accéder à la ressource convoitée. Dans le cas des *Maculinea*, les chenilles entrent en compétition afin de s'attirer les faveurs des nourrices lesquelles se focaliseront sur quelques individus et laisseront mourir les autres.

leur croissance avec l'activité des *Myrmica*. Généralement, les espèces *prédatrices* détruisent la colonie-hôte qui les adopte alors que les espèces *coucou* ne font que l'affaiblir. Parfois, les chenilles *prédatrices* ont l'opportunité de prédater une deuxième colonie de fourmis mais ce phénomène est assez rare. Il semblerait que la stratégie de compétition *contest* permette un maintien plus aisé des espèces (HOCHBERG *et al.*, 1994) mais dans les deux cas, le nombre de chenilles susceptibles d'être entretenues par les fourmis est limité par la quantité de nourriture offerte et donc par la taille de la société.

Les espèces *primitives* sont privilégiées dans les fourmilières de grande taille où un grand nombre de larves de fourmi est disponible. Dans les fourmilières de petites tailles, les espèces se sont adaptées pour maximiser les contacts avec les ouvrières et bénéficier de leurs régurgitations.

A.2.7 - LA SURVIE DANS LA FOURMILIÈRE

Il n'est pas évident que les ouvrières puissent distinguer les étrangères de leurs propres sœurs. Lors d'un contact initial avec une larve de fourmi, les ouvrières ne reconnaissent probablement que l'odeur et l'apparence générales puisque des espèces de *Myrmica* peuvent accepter les larves des autres espèces (ELMES et WARDLAW, 1983a). Au cours de leur évolution, les *Maculinea* ont probablement profité de cette tolérance du genre *Myrmica* et se sont mis à produire plus tard les phéromones spécifiques de communication qui trompent totalement les fourmis.

La survie des chenilles, une fois dans la fourmilière, va dépendre de la structure de la colonie. Comme pour toutes les sociétés de fourmis, la présence d'une ou plusieurs reines peut s'avérer déterminante. Il est important de détailler le fonctionnement d'une colonie de *Myrmica* et la part prépondérante qu'occupe la (ou les) reine(s) afin d'avoir une idée de leur impact sur la survie des *Maculinea*.

• *LES REINES : UN FACTEUR DE MORTALITÉ DES CHENILLES*

Après l'hibernation, les nouvelles reines forment de nouvelles colonies. Généralement, le nombre moyen de reines par colonie est plus ou moins constant (ELMES, 1987 ; ELMES & PÉTAL, 1990) mais dans certaines populations, il fluctue d'une manière régulière au cours des années. Le nombre de reines dans une fourmilière a-t-il une influence directe ou indirecte sur la survie des *Maculinea* ? *M. scabrinodis* est normalement polygyne et a des reines qui sont plus petites et moins nombreuses que celles trouvées dans la plupart des autres colonies de *Myrmica*[1]. En cas de disparition des reines, les *Myrmica* peuvent recruter des reines de remplacement. Les colonies qui n'ont pas recrutées de reines sont amenées à disparaître et à être remplacées par des colonies ayant des reines fondatrices (ELMES, 1980).

Le nombre d'ouvrières est positivement corrélé au nombre de reines ce qui explique pourquoi les colonies de *M. rubra* sont donc les plus populeuses. Le nombre de reines pourrait avoir une conséquence sur la survie du *Maculinea* quel que soit le niveau de polygynie. Les reines

[1] On trouve en moyenne 15 reines par fourmilières de *Myrmica rubra* contre seulement 3 pour *M. sabuleti* et 2 pour *M. scabrinodis* (ELMES, 1974a).

microgynes[1] de certaines colonies ont une action royale semblable aux reines normales et peuvent parfois être trouvées dans les mêmes nids. La forme microgyne de *M. rubra* peut être commune sur certains sites (ELMES, 1973) et ne semble pas influencer l'adoption de *Maculinea*. Toutefois, les colonies microgynes de *Myrmica ruginodis*, moins agressives que les colonies macrogynes, semblent avoir un meilleur taux d'adoption de *Maculinea alcon*. Les ouvrières microgynes montrent également une meilleure aptitude à adopter de nouvelles reines et à se déplacer, après une perturbation, vers d'autres sites.

Généralement, les reines pondent des œufs reproducteurs et les ouvrières des œufs alimentaires. Cependant, la plupart des reines de *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *M. schencki* et *M. sulcinodis* pondent également des œufs alimentaires. Ces reines ont un poids similaire à celles qui pondent uniquement des œufs reproducteurs[2] et leurs œufs alimentaires ressemblent à ceux des ouvrières. Souvent, les reines pondent leurs œufs alimentaires tard dans la saison (WARDLAW & ELMES, 1995) ce qui permet peut être le maintien de la colonie lorsque le nid est parasité par une chenille. En plus de leurs œufs alimentaires, les ouvrières *M. rubra* produisent également des œufs reproducteurs (BRIAN & RIGBY, 1978).

La survie des chenilles peut donc dépendre directement des reines par l'intermédiaire de leurs pontes mais également indirectement par ce qui est communément appelé l'*effet reine*. En l'absence de reines, les grosses larves subissent un traitement préférentiel de la part des ouvrières et se transforment en gynes[3]. Par contre, lorsque les reines sont présentes, elles provoquent l'attaque des grosses larves par les ouvrières et favorisent le développement des petites larves qui deviendront des ouvrières. Elles provoquent aussi, avant l'hibernation, une métamorphose précoce de certaines larves qui donneront des gynes l'été suivant (ELMES & WARDLAW, 1983a). Une présence de longue durée des reines est donc nécessaire pour que les ouvrières arrêtent la sexualisation des larves (BRIAN *et al.*, 1981). Cet *effet reine* peut avoir des conséquences sur le développement des chenilles de *Maculinea* présentes dans la fourmilière. Il est toutefois très différent selon les espèces. Par exemple, la mortalité de *M. arion* est multipliée par trois lorsqu'une reine est présente dans la fourmilière. Dans les jours qui suivent son adoption, la chenille est souvent attaquée parce qu'en se nourrissant elle entre en contact avec les grosses larves qui contiennent des phéromones de gynes et subit donc le même traitement. Les chenilles qui passent ce cap peuvent survivre car les vieilles chenilles n'ont pas de contacts avec les grosses larves. En conditions naturelles, la survie des chenilles *M. arion* dépend plus de cet effet reine que du nombre d'ouvrières par nid ou du nombre d'ouvrières par reine[4]. La survie sera optimisée dans les nids de petites tailles parce que l'effet reine et le nombre d'ouvrières aptes à attaquer les chenilles est plus faible que dans les fourmilières de

[1] Ce sont des reines "naines".

[2] A l'exception de *Myrmica ruginodis macrogyna*, les reines de toutes les espèces produisent significativement moins d'œufs alimentaires que d'œufs reproducteurs.

[3] Jeunes reines non fécondées.

[4] Dans certains sites, la mortalité annuelle moyenne de *Maculinea arion* dans les nids de *Myrmica* peut varier de 63% à 96% (THOMAS & WARDLAW, 1990).

grande taille. Un site avec de nombreux nids de petites tailles sera plus favorable qu'un site avec peu de fourmilières de grandes tailles.

En poussant le mimétisme du couvain à l'extrême, les chenilles des espèces *coucou* semblent avoir réussi à contrer l'*effet reine*. En laboratoire, *Myrmica rebeli* survit aussi bien dans les nids avec ou sans reine (ELMES *et al.*, 1991a ; THOMAS *et al.*, 1993) parce que les chenilles sont nourries par les ouvrières et n'entrent donc pas en contact avec les gynes (THOMAS & WARDLAW, 1990). Il est également probable que toutes les espèces sécrètent une phéromone identique à celle des ouvrières et non pas à celle des larves sexuées.

La taille des colonies donc le nombre d'individus par colonie peut être extrêmement changeant. La production de nouvelles ouvrières dépend essentiellement du nombre préexistant et la présence d'une larve de *Maculinea* peut avoir de graves conséquences sur le maintien d'une fourmilière. Le nombre de reines et d'ouvrières d'une colonie varie d'une année à l'autre mais ces variations inter-annuelles pour une même colonie sont faibles par rapport aux variations inter-colonies et aux variations interspécifiques. En général, une colonie avec sexués produit plus de couvain qu'une colonie sans sexués (ELMES & WARDLAW, 1982a).

• *LES AUTRES FACTEURS DE MORTALITÉ DES CHENILLES*

La mortalité élevée mais variable de *M. arion* dans les nids de fourmis est peut être le facteur clé régulant la taille des populations (THOMAS, 1977). En plus de la présence de la reine (THOMAS & WARDLAW, 1990), les deux principales causes de mortalité sont : l'adoption des chenilles par n'importe quelle espèce de *Myrmica* (THOMAS *et al.*, 1989) et l'épuisement des ressources alimentaires dans les petits nids (PUREFOY, 1953 ; CLARKE, 1954).

Souvent de nombreuses fourmilières sont trop petites pour permettre le développement d'un papillon et seules quelques unes arrivent à en supporter deux ou plus (THOMAS & WARDLAW, 1990). La mortalité est particulièrement élevée dans les nids qui adoptent plus de deux chenilles, à cause de la compétition *scramble* et du manque de nourriture en automne. En absence de nourriture, les fourmis quittent souvent le nid et laissent la chenille. Le nid vacant est souvent recolonisé par une colonie voisine apportant de la nourriture[1]. Parfois, lorsque la nourriture vient à manquer, les chenilles sont tuées comme s'il s'agissait de larves de fourmis étrangères. Sous des conditions très défavorables, avant de quitter le nid, les ouvrières tuent les petites larves et les donnent à manger aux plus grosses. Selon ce schéma, les chenilles *coucou* sont traitées comme des super larves de fourmis et sont donc nourries avec de petites larves (ELMES *et al.*, 1991b).

A.2.8 - LA CROISSANCE

Dans la fourmilière, les chenilles se nourrissent d'œufs, de petites et grosses larves et de pré-nymphes alors que les nymphes sont généralement inconsommables. Les colonies de *Myrmica* sont peu populeuses par rapport à d'autres genres mais les chenilles utilisent cette ressource de manière efficace puisqu'elles consomment préférentiellement les larves qui sont sur

[1] Les chenilles de *Maculinea arion* ont une exceptionnelle capacité à résister à un manque de nourriture et peuvent parfois parasiter plus d'une colonie de *Myrmica*.

le point de se transformer en nymphe. Elles sélectionnent les gros individus laissant les petits se développer. Le bénéfice est probablement accru dans un nid de taille moyenne contenant une seule chenille (THOMAS & WARDLAW, 1992). Au début de l'hiver, les larves de *Myrmica* entrent en diapause[1] alors que les chenilles continuent de se nourrissent de larves pendant environ 40 jours. On note un décalage temporelle de l'arrêt de l'activité, les chenilles hivernant plus longtemps que les fourmis au printemps (THOMAS & WARDLAW, 1992). En laboratoire, on observe un arrêt de l'alimentation des chenilles entre fin octobre et début mai. Durant cette période, il y a une perte importante de poids[2] et si la chenille passe en dessous d'un certain seuil (environ 10 mg) elle se ride et meurt. Il y a donc une croissance rapide après la récupération par les fourmis puis une perte de poids durant l'hiver et enfin une nouvelle période de croissance au printemps (ELMES *et al.*, 1991a). Pendant un hiver froid, on note une perte de poids très rapidement compensé au printemps.

Les *Myrmica* sont connues pour réduire leur activité d'élevage du couvain lorsque la température est inférieure à environ 15°C. La croissance de *Maculinea rebeli* cesse quand la température passe en dessous de 14°C en automne mais on ne sait pas si c'est parce que les chenilles ne mangent plus ou si c'est parce que les fourmis cessent de les nourrir (ELMES & WARDLAW, 1983b). Il semble peu probable que les chenilles aient des prédispositions physiologiques pour passer l'hiver puisqu'un individu, introduit dans une grande colonie et gardé à température idéale, croît extrêmement rapidement et se nymphose 6 semaines après avoir quitté la plante-hôte. Durant la longue période de quiescience hivernale la mortalité est faible. Par contre, la présence de couvain au début du printemps est indispensable pour le développement du *Maculinea*[3] (THOMAS & WARDLAW, 1992). De nombreuses chenilles meurent durant cette seconde phase de croissance. Si la métamorphose se déclenche avant que la chenille ait accumulé une masse suffisante, elle meurt. Les petites chenilles qui ne se sont pas suffisamment développées pour déclencher la métamorphose peuvent survivre et persister dans la fourmilière une seconde année (ELMES *et al.*, 1991a). Une chenille a plus de chances de devenir adulte si sa croissance est maximale en automne d'où une compétition lorsque plusieurs chenilles sont adoptées en même temps.

En définitive, on remarque que la croissance au sein de la fourmilière est gérée par la température. *Myrmica* et *Maculinea* tolèrent des températures qui se situent dans une fourchette allant de 7 à 25°C. La croissance des fourmis et des chenilles s'effectue lorsque la température du nid excède 14°C mais est inhibée lorsque la température excède 25°C pendant une longue durée. Les variations de lumière ne semblent pas avoir d'effet mesurable sur le développement des chenilles (WARDLAW, 1991).

---

[1] Sauf les plus jeunes larves et les œufs encore présents qui meurent (ELMES *et al.*, 1998).

[2] Durant l'hiver, la chenille perd 50% de son poids.

[3] L'absence de larves hivernantes dans les nids de certains genres (i.e. *Formica*) explique peut être l'absence de relation avec les chenilles de *Maculinea*.

A.3 - LES INTERACTIONS PLANTES-HÔTES - FOURMIS-HÔTES

Sur les sites à *Maculinea rebeli*, il y a une étroite relation entre la densité des populations de *Myrmica* et la densité des plantes-hôtes *Gentiana cruciata*. On trouve souvent plus de colonies de *Myrmica schencki* dans les zones sans gentianes que dans les zones avec gentianes. A proximité des plantes, les colonies contiennent moins d'ouvrières et le *turn-over* est plus élevé que pour les autres espèces de *Myrmica* (THOMAS *et al.*, 1997). En effet, si une colonie non parasitée peut survivre une dizaine d'années, celles qui adoptent *M. rebeli* disparaissent beaucoup plus rapidement. Bien qu'il n'y ait pas d'interaction directe entre *Gentiana cruciata* et *Myrmica*, la densité des plantes-hôtes module les dommages infligés par le papillon aux fourmis.

A.4 - LE PARASITISME

Bien que les Lycaenidae non-phytophages sembleraient moins vulnérables aux parasitoïdes puisque vivant pour la plupart dans ou proche des fourmilières (COTTRELL, 1984), un grand nombre est infesté par des Ichneumonides. Le genre *Maculinea* est parasité par deux genres : *Neotypus* qui émerge seulement des espèces *primitives* (THOMAS *et al.*, 1991) et *Ichneumon* qui parasite seulement les espèces *coucou* (JA THOMAS, 1995a). Chaque parasitoïde mesure une dizaine de millimètres et un seul individu émerge de chaque nymphe parasitée.

En général, les chenilles des espèces primitives sont récupérées en petit nombre dans de nombreuses fourmilières. Comme il est dangereux pour le parasitoïde de pénétrer dans la fourmilière et que la visite d'un grand nombre de nids augmente les risques et l'investissement, il est plus avantageux pour le parasitoïde de piquer la chenille sur la plante nourricière. A l'inverse, les espèces *coucou* pondent un grand nombre d'œufs sur une même plante-hôte et de nombreuses chenilles sont hébergées par la même fourmilière. Il est alors plus efficace d'ignorer les chenilles sur la plante puisqu'elles ne sont pas sûres d'être adoptées et d'aller parasiter directement dans les nids où les chenilles ont de grandes chances de se nymphoser. Les femelles parasitoïdes, vivant principalement sur le sol, peuvent également piquer les chenilles au sol (THOMAS & ELMES, 1993).

L'hôte spécifique de *Maculinea rebeli* est *Ichneumon eumerus*. Le parasite localise les colonies de *Myrmica schencki* par leur odeur mais n'entre que dans les nids qui contiennent des chenilles de *Maculinea*. Il rejette les nids vides et ne visite pas un nid où une chenille a déjà été piquée (THOMAS & ELMES, 1993). En identifiant les espèces de fourmis, *I. eumerus* montre à quel point la discrimination est poussée quand on sait que les phéromones des différentes espèces de *Myrmica* sont chimiquement peu différentes (CAMMAERTS *et al.*, 1982). On ne sait pas exactement comment *I. eumerus* détecte les chenilles dès l'entrée de la fourmilière. Il semblerait que les parasitoïdes se fient aux sons puisque les chenilles et les fourmis stridulent (DEVRIES *et al.*, 1993). La différence de stridulation entre la

chenille et la fourmi permettrait à la guêpe parasite de déceler la présence des chenilles depuis l'extérieur de la fourmilière.

Les chenilles parasitées sont systématiquement les plus grosses (>20mg) alors que les autres sont constamment rejetées. D'une part, les guêpes ont sans doute du mal à se saisir des petites chenilles et d'autre part, lorsque les fourmis sont effrayées elles transportent prioritairement les petites chenilles. Le parasitoïde émerge de la nymphe 11 mois plus tard et est violemment attaqué par les fourmis mais arrive à survivre grâce à une épaisse cuticule et en dispersant une allomone qui provoque la confusion et des combats parmi les fourmi (THOMAS & ELMES, 1993).

On se rend compte ici de l'évolution remarquable de *I. eumerus* de part son comportement, son adaptation chimique et sans doute morphologique qui lui permettent d'identifier des nids de *Myrmica schencki* contenant des *Maculinea*. Par comparaison, on rappellera que le papillon est incapable de détecter la présence de fourmis lors de la ponte et que les ouvrières de *Myrmica* sont incapables de faire la distinction entre ses propres larves et les chenilles (THOMAS & ELMES, 1993).

B - LA MYRMÉCOPHILIE

Deux grands groupes d'organismes sont connus pour former des symbioses avec les fourmis et profiter de leur combativité : les plantes et divers insectes herbivores de l'ordre des homoptères et des lépidoptères. Chez toutes ces espèces, l'association avec les fourmis semble fondée sur la production de sucs nutritifs savoureux. Les insectes, pourvus d'organes spécialisés, offrent aux fourmis un miellat. Le cas le plus connu est celui des pucerons mais certains papillons agissent de la même façon. La faculté de s'associer en symbiose avec les fourmis, ou myrmécophilie, n'a été observée que dans deux familles de papillons : les Lycaenidae, présents sur tout le Globe, et les Riodinidae, présents surtout en Amérique tropicale (DEVRIES, 1992)[1]. Ces papillons collectivement nommés lycaenoïdes sont discrets (l'envergure de leurs ailes est inférieure à cinq centimètres) mais représentent 40% de l'ensemble des papillons (VANE-WRIGHT, 1978) et possèdent une variété étonnante de couleurs et de motifs. La moitié des espèces de ces deux familles sont élevées par les fourmis au moins durant une partie de leur cycle (ATSATT, 1981 ; KITCHING, 1983 ; PIERCE, 1987, 89 ; FIEDLER *et al.*, 1996). Certains lycènes sont même en association avec plusieurs espèces de fourmis[2] (BALLMER & PRATT, 1991). On étudiera ici essentiellement les interactions Lycaenidae-fourmis bien que quelques

[1] Une seule espèce de Riodinidae, *Hamearis lucina*, est connue en Europe (FIEDLER, 1991).
[2] La larve de *Euphilotes enoptes* peut être en symbiose avec 16 espèces de fourmis différentes.

exemples sur les Riodinidae seront donnés afin de bien comprendre le mécanisme de cette association.

B.1 - LA MYRMÉCOPHILIE CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

Plus d'un tiers des 18 000 espèces de papillons appartiennent à la seule famille des Lycaenidae (ACKERY, 1984) et un grand nombre de larves de ces papillons, probablement plus de 50% (MALICKY, 1969 ; PIERCE, 1987), sont associées aux fourmis (HINTON, 1951 ; ATSATT, 1981 ; COTTRELL, 1984 ; FIEDLER, 1991). Pour environ 97% des Lycaenidae myrmécophiles la relation est symbiotique : les fourmis protègent et soignent les chenilles phytophages en échange de sécrétions sucrées et riches en amino-acides (PIERCE & MEAD, 1981 ; PIERCE & EASTEAL, 1986 ; FIEDLER & MASCHWITZ, 1988). Quelques espèces de Lycaenidae ne sont pas phytophages durant une partie de leur vie et se nourrissent d'aphides ou du couvain lorsqu'elles sont transportées à l'intérieur des nids (COTTRELL, 1984). Au moins deux genres de Lycaenidae (i.e. *Lepidochrysops* et *Maculinea*) parasitent les nids de fourmis mais il en existe probablement plus. Le genre *Maculinea* est le seul Lycaenidae non-phytophage du Palearctique ouest (THOMAS *et al.*, 1989). Presque toutes les observations sur les associations entre les larves de Lycaenidae et les fourmis du Palearctique concernent les sous-familles des Dolichoderinae, Formicinae et Myrmicinae[1] (COTTRELL, 1984).

B.2 - LES DIFFÉRENTS TYPES D'INTERACTIONS MYRMÉCOPHILES

La spécificité de l'interaction entre le lépidoptère et la fourmi joue un rôle majeur dans l'écologie et l'évolution des Lycaenidae (ATSATT, 1981 ; PIERCE, 1985, 89). Le papillon présente deux stades de vie très différents mais interagit avec le partenaire seulement lors du stade immature. Certaines symbioses profitent aux deux partenaires, tandis que d'autres sont plus proches du parasitisme, une espèce vivant aux dépens de l'autre. Dans certains cas, les relations symbiotiques conduisent à des cycles de vie complexes pour l'une ou pour les deux espèces (DEVRIES, 1992).

Il existe deux sortes d'interactions entre les lépidoptères et les fourmis :
- la myrmécophilie facultative (mutualisme et commensalisme)
- la myrmécophilie obligatoire (mutualisme obligatoire et parasitisme).

Un genre est considéré comme myrmécophile si 50% ou plus de ces espèces sont associées aux fourmis ; une association est dite facultative, obligatoire ou de parasitisme si 50% ou plus des espèces sont dans l'une de ces catégories (PIERCE, 1987).

[1] Soit les genres *Tapinoma* (Dolichoderinae), *Lasius*, *Formica*, *Camponotus*, *Plagiolepis* (Formicinae) et *Myrmica*, *Crematogaster* (Myrmicinae).

B.2.1 - LA MYRMÉCOPHILIE FACULTATIVE

Cette relation facultative, fréquente dans certains groupes[1], n'est pas spécifique à un taxon de fourmis particulier. Selon le lieu et l'habitat, les chenilles s'associent à des espèces de fourmis différentes mais peuvent survivre sans l'intervention des fourmis. Les deux espèces profitent mutuellement l'une de l'autre, mais aucune ne doit sa survie à l'autre.

B.2.1.1 - LE MUTUALISME FACULTATIF

Il est très fréquent dans la nature et correspond à une interaction dont bénéficient les deux participants (CUSHMAN & BEATTIE, 1991) qui peuvent être classés comme hôtes ou comme visiteurs. L'hôte est une plante ou un animal qui fournit de la nourriture et/ou un domicile et le visiteur un animal qui fournit des services bénéfiques (e.g. protection, dispersion ou pollinisation). En général, la myrmécophilie correspond à du mutualisme : les fourmis protègent la larve et sont récompensées par de la nourriture (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989b).

B.2.1.2 - LE COMMENSALISME FACULTATIF

D'autres associations Lycaenidae-fourmis correspondent à du commensalisme. Dans ce cas, les larves se placent elles mêmes dans les zones d'activité des fourmis (e.g. les entrées des fourmilières) et sont donc protégées. Les fourmis ne tirent aucun bénéfice de la présence des chenilles mais il n'y a pas non plus de coût.

B.2.2 - LA MYRMÉCOPHILIE OBLIGATOIRE

Les lycaenides ayant une relation obligatoire et spécifique avec leurs fourmis-hôtes, particulièrement communs dans les biotopes semi-arides[2], sont beaucoup plus rares que les cas de symbiose facultative. Dans les zones tempérées, la proportion de myrmécophiles obligatoires est plus faible (environ 10% ; FIEDLER, 1991). Ces interactions obligatoires peuvent être classées en deux catégories : le mutualisme obligatoire et le parasitisme.

B.2.2.1 - LE MUTUALISME OBLIGATOIRE

Contrairement aux myrmécophiles facultatifs dont les interactions ne débutent généralement qu'à partir du troisième stade larvaire, les myrmécophiles obligatoires commencent leur relation avec les fourmis dès le premier[3] ou deuxième stade larvaire. La relation est longue et parfois les œufs et la nymphe bénéficient de la protection des fourmis (FIEDLER, 1995).

Les densités de papillons, plantes-hôtes et fourmis peuvent être corrélées entre elles (RAVENSCROFT, 1990) mais, dans de nombreux cas, il n'est pas prouvé que la variation de la densité des papillons soit une conséquence de la variation de la densité des plantes-hôtes ou des fourmis-hôtes.

---

[1] Plus de 80% des espèces européennes de la tribu des Polyommatini présentent ce type de relation (FIEDLER, 1990).

[2] 25 à 50% des espèces de Lycaenidae en Afrique du Sud et en Australie.

[3] Les genres *Cigaritis* et *Acrodipsas* ont des larves non-phytophages qui sont adoptées immédiatement après l'éclosion des œufs pondus près des nids des fourmis-hôtes (SANETRA & FIEDLER, 1996).

B.2.2.2 - LE PARASITISME OBLIGATOIRE

Le parasitisme est une interaction relativement rare puisqu'il n'y a que 37 espèces dans le monde pour lesquelles une telle relation est confirmée. Le meilleur exemple est donné par le Lycaenidae du genre *Maculinea* et la fourmi du genre *Myrmica*. Les chenilles produisent souvent des sécrétions nutritives à des taux élevés (PIERCE, 1989) et un grand nombre de fourmis sont attirées par chaque larve[1] (PIERCE *et al.*, 1987 ; CUSHMAN *et al.*, 1994). Chaque larve myrmécophile obligatoire constitue une source substantielle de nourriture.

Ce type d'interaction ne touche souvent que quelques espèces d'un même groupe. Les régions tropicales humides ont la faune Lycaenidae la plus diversifiée mais paradoxalement c'est dans ces régions qu'on trouve le moins de relations de parasitisme Lycaenidae-fourmis. La diversité des espèces de fourmis dans les forêts humides, la dynamique élevée de l'environnement et la composition imprévisible des fourmis locales posent une barrière contre l'évolution des hôtes spécifiques (FIEDLER, 1998).

On trouve surtout les papillons parasites de fourmis dans les régions avec des saisons défavorables[2]. Dans un premier temps, les papillons ont sans doute cherché un abri pour se protéger de la mauvaise saison puis, au cours de l'évolution, il y a sûrement eu une dérive du commensalisme ou du mutualisme vers le parasitisme. Cette hypothèse est confirmée par le fait qu'en Australie ou en Afrique du Sud, un bon nombre de larves cherchent un abri près ou dans les nids prouvant que le bénéfice est substantiel (WAGNER, 1995). D'un point de vue évolutif, les relations de parasitisme semblent moins stables et souffrent probablement de risques d'extinctions plus forts que les interactions neutres ou mutualistes (FIEDLER, 1998).

Dans nos régions, la fourmilière est un site favorable pour passer l'hiver et se protéger de facteurs défavorables tels que la pression pâturage et le piétinement par les mammifères, le gel, le feu ou les inondations. Ces différents facteurs n'expliquent toutefois pas le changement de régime alimentaire[3].

B.2.3 - LA MYRMÉCOXÈNIE

Bien que la myrmécophilie soit très répandue chez les Lycaenidae, un bon nombre de genres et d'espèces ne vivent pas en association avec les fourmis. Généralement, ces espèces sont dépourvues d'organes myrmécophiles mais peuvent diminuer l'agressivité des fourmis (FIEDLER, 1989). On dit que ces individus sont myrmécoxènes : on distingue les myrmécoxènes primaires qui n'ont jamais développé ces organes et les myrmécoxènes secondaires issus des myrmécophiles et dont les organes ont régressé (FIEDLER, 1995).

Les chenilles myrmécoxènes secondaires ne sont généralement pas attaquées par les fourmis car elles conservent certains organes myrmécophiles. Des interactions lors d'expériences au laboratoire ont pu

---

[1] Le genre *Cigaritis* attire jusqu'à 20 à 30 individus de sa fourmi-hôte du genre *Crematogaster* (SANETRA & FIEDLER, 1996).

[2] Saison chaude et sèche en Australie et en Afrique de Sud et longs hivers froids du Palearctique.

[3] Les papillons du genre *Aloeides* imite les signaux chimiques du couvain et passe l'hiver dans un nid spécifique mais reste phytophage (COTTRELL, 1984).

être provoquées (MALICKY, 1969 ; FIEDLER, 1991). Les Lycaenidae myrmécoxènes représentent donc un quatrième type d'interaction après le mutualisme, le commensalisme et le parasitisme. Ils sont capable de coexister avec les fourmis et donc d'éviter leurs attaques grâce à leurs adaptations morphologiques et comportementales. Toutefois, il n'y a pas d'associations stables et la relation n'entraîne aucun bénéfice ni pour le papillon ni pour la fourmi. Les espèces myrmécoxènes économisent l'énergie que les espèces myrmécophiles doivent investir dans les organes glandulaires et les sécrétions (FIEDLER, 1995). Il semble probable qu'elles soient apparues lorsque les coûts de la myrmécophilie devinrent supérieurs aux gains. C'est ainsi que dans les microhabitats peu favorables aux fourmis, la myrmécophilie tend à diminuer voire à disparaître.

B.3 - LES MÉCANISMES DE LA MYRMÉCOPHILIE

Les lépidoptères produisent deux types de substances : des substances non spécifiques produites par toute la surface du corps et des substances spécifiques à un taxon de fourmis qui imiteraient les composés phéromonaux du couvain. Certaines espèces peuvent être tolérées par plusieurs espèces de fourmis mais sont probablement transportées et nourries par seulement une partie d'entre elles. Plus la relation est spécifique et plus elle est efficace (i.e. alerte, transport) (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989b).

B.3.1 - LES ORGANES

L'association des Lycaenidae avec les fourmis entraîne un certain nombre d'adaptations spécialisées mais la relation repose généralement sur quatre caractéristiques de base : une cuticule larvaire épaisse ; des phéromones d'apaisement ; une glande à nectar et la localisation des fourmis par les adultes (ATSATT, 1981).

B.3.1.1 - LA CUTICULE

Toutes les larves de Lycaenidae ont une cuticule d'une épaisseur de 200-300 µm alors que les chenilles des autres familles ont une cuticule de 5-10 µm. Les mandibules des fourmis ne perforent donc pas les larves de lycaenides (ATSATT, 1981).

B.3.1.2 - LES ORGANES MYRMÉCOPHILES

Plusieurs glandes spécialisées se développent sur les chenilles du troisième stade larvaire. Les jeunes chenilles, aux premier et deuxième stades, sont généralement ignorées par les fourmis. Après les changements morphologiques qui conduisent au troisième stade, elles sont très recherchées par les fourmis. Lors du troisième stade, les chenilles attirent les fourmis grâce à plusieurs organes myrmécophiles (DEVRIES, 1992).

• *LES ORGANES (OU PORES) EN CUPULES*

Lorsque les fourmis trouvent des chenilles, elles procèdent à une palpation antennaire d'une zone précise, mais variable selon les espèces, de

la larve. MALICKY (1969) a montré que ces zones contiennent de nombreux petits organes glandulaires épidermiques appelés *organes en cupules* (que l'on nommera *PCO* pour Pore Cupula Organ). Ces glandes, présentes sur toute la surface du corps, produisent des substances volatiles (NAULT *et al.*, 1976) et se trouvent chez toutes les larves et les nymphes de lycaenides. Pour la plupart des espèces, la nature chimique des sécrétions de ces glandes reste inconnue (FIEDLER *et al.*, 1996).

Ces organes libèrent des substances qui **attirent** et **apaisent** les fourmis (MALICKY, 1969). Il est également possible que les sécrétions poussent les fourmis à **transporter** les chenilles (HENNING, 1983). Les nymphes ne peuvent pas attirer les fourmis mais libèrent des sécrétions d'apaisement. Les larves, étant constamment sous le contrôle d'une même colonie de fourmis, adoptent sûrement une odeur spécifique qui les protège des attaques des fourmis[1]. Les stratégies d'apaisement sont certainement plus efficaces quand elles sont adaptées à une seule fourmi-hôte.

Les *PCO* ne sont généralement pas suffisant pour maintenir des associations stables avec les fourmis (FIEDLER, 1992). D'ailleurs, il existe des *PCO* rudimentaires chez les Lycaenidae non-myrmécophiles (BALLMER & PRATT, 1991). L'origine évolutive de ces organes s'est probablement faite indépendamment de la myrmécophilie.

• *L'ORGANE DE NEWCOMER*

Le **recrutement** des fourmis est possible grâce aux sécrétions d'un organe glandulaire (MALICKY, 1969) : l'*organe de Newcomer* également appelé *organe nectarifère dorsal* (*DNO* pour Dorsal Nectary Organ) ou organe à miellat[2]**.** Les larves libèrent par cet organe, situé sur le septième segment abdominal, une nourriture contenant des carbohydrates et/ou des acides aminés qui contribue au **nourrissage** des fourmis (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988 ; CUSHMAN *et al.*, 1994). Cette glande produit une solution sucrée relativement diluée mais riche qui ressemble au nectar des plantes ou au miellat des aphides (COTTRELL, 1984).

La structure anatomique au niveau du *DNO* est particulière. Chaque glande est entourée d'un grand nombre d'organes en cupules (BURGHARDT & FIEDLER, 1996), de mécanorécepteurs (FIEDLER *et al.*, 1996), de petits poils incurvés et de poils dendriformes qui jouent probablement un rôle sensitif chez les larves myrmécophiles. FIEDLER (1992) a montré que sans *DNO* l'attraction des fourmis et l'attention qu'elles portent aux chenilles sont réduites.

Pour qu'une goutte de sécrétion du *DNO* soit émise, il faut que les glandes soient stimulées par les fourmis (DEVRIES, 1992) d'où une interaction tactile entre les fourmis et la chenille. Le nombre de mouvements d'antennes pour stimuler les chenilles est très variable selon les espèces (MALICKY, 1970 ; TAUTZ & FIEDLER, 1992).

---

[1] Ce phénomène a été observé chez *Anthene emolus* et sa fourmi-hôte *Oecophylla smaragdina* (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989b).

[2] La glande à miel est souvent présente chez les Polyommatinae et les Theclinae, mais apparemment absente chez les autres sous-familles de Lycaenidae (COTTRELL, 1984).

• *LES ORGANES-TENTACULIFORMES*

Sur le huitième segment abdominal, les larves de Lycaenidae ont une paire d'organes tentaculiformes éversibles, mesurant généralement 1-2 mm de long, appelées *organes-tentaculiformes* (*TO* pour Tentacle Organ). Il est probable que ce soient des organes **d'alerte** qui servent aussi d'**attracteur** pour les fourmis (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988 ; BALLMER & PRATT, 1991). La substance produite aurait une fonction analogue à la phéromone d'alarme des fourmis, elle excite les fourmis augmentant ainsi leur efficacité à défendre la larve[1] (COTTRELL, 1984). Les *TO* maintiennent l'alerte chez les fourmis probablement grâce à un stimulus chimique volatile puisque chez certaines espèces, les fourmis réagissent à ce stimulus dans un rayon de quelques centimètres[2] (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988). Même si ce n'est pas vrai pour tous les Lycaenidae, une autre fonction des *TO* serait de signaler aux fourmis que les chenilles sont une **source de nourriture** et de les diriger vers cette source de nectar (FIEDLER *et al.*, 1996).

Généralement, il faut que les *TO* soient directement touchés par les fourmis pour induire une réponse. Ils sont actifs lorsque les larves sont dérangées ou lorsqu'une nouvelle association avec des fourmis s'établit. Lorsque cette association devient stable, le taux d'éversions diminue (FIEDLER, 1991, 92). L'utilisation des *TO* est très variable selon les espèces[3] (FIEDLER, 1995). En général, un nombre plus fréquent d'éversions se produit pendant la phase pré-nymphe tandis que l'activité est réduite en condition de stress (e.g. manque de nourriture) afin d'économiser de l'énergie.

Les premiers stades larvaires de certaines espèces, bien que n'ayant pas d'organes-tentaculiformes et étant incapables de communiquer par vibration, sont attractifs à distance. Cela implique que d'autres sécrétions volatiles libérées par les organes en cupules ou par la cuticule jouent un grand rôle (JORDANO & THOMAS, 1992).

• *LES SOIES DENDRIFORMES*

Elles sont présentent chez les larves et/ou les nymphes de nombreux Riodininae, Lycaeninae, Polyommatinae et Theclinae et jouent sur le comportement des fourmis. Chez certaines sous-familles, la présence des soies dendriformes est le meilleur indicateur d'une éventuelle relation avec les fourmis[4]. Si la présence des soies dendriformes suggère une relation papillon-fourmi chez les Theclinae et les Lycaeninae, cela est beaucoup moins évident chez les Polyommatinae où certaines espèces sans soies sont fortement dépendantes des fourmis. Chez les Lycaeninae, il n'y a ni de glande à miel ni de *TO* d'où un rôle important joué par les soies

---

[1] Les extractions de *TO* de certains Aphnaeini d'Afrique de Sud ou de Riodinidae sont chimiquement similaires à la phéromone d'alarme de leurs fourmis-hôtes (HENNING, 1983 ; DEVRIES, 1992).

[2] Les fourmis connues pour réagir aux *TO* des larves de Lycaenidae appartiennent toutes aux Formicinae, le signal chimique utilisé ressemblerait donc au signal de communication de cette sous-famille (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988).

[3] *Plebeius argus* utilisent ces organes beaucoup plus souvent que d'autres espèces.

[4] Selon la région, les individus *Lycaena heteronea* sont myrmécophiles ou non. Les individus non myrmécophiles ont un nombre identique de *PCO* mais un nombre significativement plus faible de soies.

dendriformes dans le recrutement des fourmis. Ces organes sont peut être les précurseurs des *TO* (BALLMER & PRATT, 1991).

• *L'ORGANE NECTARIFÈRE-TENTACULIFORME*

Ce sont des glandes à miel (TNO pour Tentacle Nectary Organs) que l'on trouve uniquement chez les Riodinidae. Bien que ces organes aient la même position et soient homologues des *TO* des lycaenides, ils sont un peu différents puisqu'ils n'ont pas de soies insérées sur la partie éversibles (COTTRELL, 1984).

• *LES ORGANES SONORES*

La communication vibratile dans les interactions myrmécophiles n'a été étudiée que chez quelques espèces. Toutefois, il semble que les lépidoptères myrmécophiles, en plus des signaux chimiques et des récompenses nutritionnelles, utilisent des signaux mécaniques pour éviter l'attaque des fourmis (FIEDLER *et al.*, 1996). Il existe donc un autre type d'organes favorisant la symbiose : les *papilles vibratiles*[1]. Il s'agit d'une paire de petits appendices mobiles qui se développent à partir de la troisième mue (DEVRIES, 1990). Ils sont fixés sur la partie antérieure du premier segment thoracique et se projettent au dessus de la tête. Les chenilles et les nymphes de Lycaenidae émettent aussi des sons mais n'ont pas de papilles vibratiles. On ignore d'ailleurs quels sont les organes sonores chez la larve alors que la nymphe possède un organe stridulatoire généralement situé entre le cinquième et sixième segment abdominal (DOWNEY & ALLYN, 1978).

Les fourmis sont très sensibles aux appels des chenilles d'où l'idée que les chenilles productrices de sons seraient mieux protégées que les autres contre les prédateurs. La fonction de ces sons est peu connue bien qu'il existe sans doute une étroite corrélation entre ces vibrations et la myrmécophilie (DEVRIES, 1991). Les vibrations émises par les chenilles semblent donc être des signaux généraux, auxquels un grand nombre de fourmis sont sensibles. Tout comme le stimulus chimique émis par les organes-tentaculiformes semble reproduire une phéromone de fourmis, le "chant" des chenilles semble reproduire les signaux sonores des fourmis. Plus l'imitation est précise et plus l'interaction est efficace (DEVRIES, 1992). Les signaux acoustiques accélèrent et stabilisent l'association chenille-fourmis (FIEDLER *et al.*, 1996). Les organes sonores existent chez un certain nombre de larves non-myrmécophiles et ne servent donc pas uniquement à créer une association papillon-fourmis. Ils pourraient avoir d'autres fonctions et jouer, par exemple, un rôle de défense (FIEDLER *et al.*, 1995).

S'il est démontré qu'il existe une corrélation entre la relation papillon-fourmi et la présence des organes myrmécophiles, on note toutefois des exceptions non négligeables[2]. La présence ou l'absence des organes

[1] Papilles découvertes sur la plupart des chenilles de Riodinidae.

[2] Sur 27 espèces fortement dépendantes des fourmis, 11 seulement ont les 4 organes myrmécophiles (*PCO*, *DNO*, *TO*, soies), les autres n'en ont que 2 ou 3. Sur 16 espèces moins dépendantes des fourmis, 9 n'ont qu'une sorte d'organe mais 3 ont les 4 (BALLMER & PRATT, 1991).

myrmécophiles ne permet pas préjuger d'une relation plus ou moins étroite entre le papillon et la fourmi.

• *LES ORGANES MYRMÉCOPHILES CHEZ* MACULINEA

Les organes myrmécophiles n'ont pas été étudiés en détail chez toutes les espèces de *Maculinea*. Toutefois, sur le septième segment abdominal, on note en position dorsale et médiane la présence de l'organe de Newcomer qui devient fonctionnel au troisième stade larvaire. Par contre, il n'y a pas d'organes-tentaculiformes sur le segment suivant (FIEDLER, 1991). A l'intérieur des fourmilières, l'usage des *TO* est superflu d'où leur régression. Les chenilles communiquent avec leurs fourmis-hôtes par stridulation et émettent des sons un peu similaires à ceux des *Myrmica*. L'étude comparative des longueurs des pulsations et des fréquences dominantes montre parfois des convergences de sons mais la ressemblance n'est pas totale (DEVRIES *et al.*, 1993). Les *PCO* sont présents. Chez *M. alcon*, leur nombre augmente à chaque stade[1]. Ils sont nombreux sur la face dorsale et surtout regroupés autour du *DNO*. La partie postérieure de la larve est marquée dorsalement par la présence d'un disque distinct défini par des pores dans la cuticule. Bien qu'il n'y ait pas de *TO* reconnaissables, on note à leur place des trous entourés de mécanorécepteurs. Pour stimuler et inviter les fourmis à les transporter, les larves prennent souvent une forme en altères en contractant les segments centraux de leurs corps. Certaines chenilles sont transportées au troisième stade alors qu'elles ne peuvent pas prendre la forme en altères ce qui prouve qu'un stimulus chimique est responsable de leur transport.

Entre *Maculinea teleius* et *M. nausithous*, les phénomènes d'adoption des larves diffèrent un peu. Le processus d'adoption des chenilles de *M. teleius* par les fourmis peut être relativement long et complexe[2]. A l'inverse, les larves de *M. nausithous* sont transportées dans les fourmilières quelques minutes après leur premier contact avec les ouvrières de *Myrmica*. La larve de *M. nausithous* est palpée beaucoup plus intensément que celle de *M. teleius* puis elle est transportée au nid après seulement 5 minutes. L'explication la plus plausible est qu'elle libère probablement à partir du *PCO* la phéromone du couvain des *Myrmica* (FIEDLER *et al.*, 1996). L'adoption des chenilles de *M. nausithous* semble plus élaborée que celles de *M. teleius* qui doivent, contrairement aux premières, sécréter des liquides nutritifs à partir de la *DNO*. Les larves de *M. teleius* semblent moins attractives pour les fourmis et sont souvent abandonnées pendant quelque temps durant la séquence d'adoption. Si la larve n'est pas récupérée rapidement par les fourmis, la probabilité d'adoption diminue fortement suite à la perte d'efficacité du stimulus chimique (FIEDLER, 1990b). Les nymphes sont également couvées par les fourmis mais les adultes émergeant ne sont normalement pas attractifs et sont souvent ignorés ou attaqués (JORDANO & THOMAS, 1992).

[1] 14 au premier stade, 56 au second, 403 au troisième et 1504 au quatrième (COTTRELL, 1984).
[2] De 30 à 90 minutes voire plus (FIEDLER, 1990b), jusqu'à 4 heures (ELMES & THOMAS, 1987a).

B.3.2 - LA RÉGULATION DE L'ÉMISSION DES SUBSTANCES

B.3.2.1 - RÉGULATION AU COURS DU TEMPS

L'initiation d'une association avec les fourmis passe par des coûts physiologiques. Les chenilles sont capables de réguler ces coûts. Lorsque l'association est établie, la production des sécrétions larvaires se stabilise et peut même décroître. Par rapport aux interactions stables et durables, les taux de sécrétions sont deux ou trois fois plus élevés lorsque les interactions avec les fourmis sont temporaires (FIEDLER & HUMMEL, 1995). On peut noter que la taille moyenne des gouttelettes de sécrétion est indépendante de l'âge de la larve (FIEDLER & HUMMEL, 1995).

B.3.2.2 - RÉGULATION SELON LES BESOINS

Le nombre de gouttelettes fournit par la larve et le taux d'éversions des organes-tentaculiformes sont significativement plus important après la simulation d'une attaque par une fourmi. Quand la larve à besoin de plus de protection, les fourmis obtiennent donc plus facilement des gouttelettes nutritives. Lorsque le nombre d'éversions des *TO* augmente, le nombre de fourmis qui s'occupent de la larve augmente. En contrepartie, les fourmis répondent aux efforts croissants de la larve en augmentant la protection. Généralement, l'intensité des interactions augmente à chaque mue larvaire (MALICKY, 1969 ; PIERCE *et al.*, 1987).

Lorsqu'une colonie de fourmis a accès à plusieurs larves, le nombre de fourmis par larve décroît (CUSHMAN *et al.*, 1994). Les fourmis s'occupent moins des larves si le nombre ou la qualité des sécrétions sont insuffisants (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989a).

B.3.3 - LE CAS PARTICULIER DES STADES PRÉ-NYMPHE ET NYMPHE

B.3.3.1 - LE STADE PRÉ-NYMPHAL

Dans certains cas, les pré-nymphes subissent une perte de poids mais sans effet négative sur le stade adulte (WAGNER, 1995). A ce stade, les individus arrêtent de se nourrir mais continuent à produire des gouttelettes nourricières quand ils sont stimulées par les fourmis. Ils perdent du poids mais la perte est plus faible que le gain engrangé durant les stades larvaires[1]. Cette perte de poids est le coût nécessaire pour se nymphoser dans la fourmilière.

Les chenilles myrmécophiles peuvent ajuster leurs sécrétions livrées par le *DNO* et le taux d'éversion de leurs *TO*[2]. Cette stratégie est largement représentée chez les espèces dont les larves vivent en symbiose facultative avec les fourmis. Les chenilles augmentent les sécrétions et l'activité des *TO* quand elles atteignent le stade critique de la pré-nymphe. C'est le moment du cycle où elles sont le plus vulnérables. En effet, les pré-nymphes et les nymphes sont immobiles et donc incapables de fuir ou de se défendre contre les attaques des prédateurs ou des parasitoïdes (WAGNER, 1995).

---

[1] Les larves *Hemiargus isola* croissent mieux lorsqu'elles sont associées aux fourmis *Formica perpilosa*. Le gain engrangé au stade larvaire est un peu entamé au stade pré-nymphe mais les adultes seront tout de même 20% plus gros (WAGNER, 1995).

[2] Cet ajustement se retrouve, par exemple, chez *Polyommatus coridon*, *P. cornelia*, *P. candalus*, *P. icarus* (FIEDLER *et al.*, 1994), *Zizeeria knysna* (FIEDLER & HAGEMANN, 1995), *Aricia agestis* (FIEDLER & HUMMEL, 1995) ou *Celastrina argiolus* (BURGHARDT & FIEDLER, 1996).

B.3.3.2 - LE STADE NYMPHAL

Malgré l'importance du stade nymphal dans la dynamique des populations de lépidoptères, son écologie est très peu connue par rapport aux autres stades du papillon. En conditions naturelles, la nymphe est plus difficile à étudier que les larves ou les adultes qui sont plus apparents. Les nymphes de nombreuses espèces de Lycaenidae attirent également les fourmis mais seulement quelques études abordent l'effet des fourmis sur le choix du site de nymphose, la mortalité ou le développement des nymphes (ROSS, 1966 ; PIERCE *et al.*, 1987).

Comme les nymphes sont incapables d'échapper aux prédateurs potentiels et ont une cuticule très fine (BURGHARDT & FIEDLER, 1996), il est important qu'elle se nymphosent dans des sites abrités. Plusieurs espèces de lycaenides ont trouvé la parade en se nymphosant à l'intérieur des nids de fourmis. Ce comportement est plus commun avec les espèces qui ont déjà des associations larves-fourmis. Une fois dans la fourmilière, les nymphes doivent apaiser l'agressivité des fourmis. Pour cela, elles ont des structures similaires à celles des larves (KITCHING, 1983 ; FIEDLER, 1988, 92). Bien que la plupart d'entre elles sont dépourvues de *DNO*, elles conservent des structures glandulaires telles que les *PCO* (MALICKY, 1969), les poils dendriformes ou des poils sensitifs, ressemblant à ceux des *TO* sur le prothorax et le sixième segment abdominal (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988 ; FIEDLER *et al.*, 1994). Chez les nymphes pourvues de *DNO*, on note un fort investissement dans la sécrétion afin d'apaiser les fourmis (FIEDLER & HUMMEL, 1995).

Comme pour les derniers stades larvaires, l'attraction des fourmis peut également se faire par une production de sons. Les nymphes de nombreuses espèces de lycaenides et riodinides produisent des sons en utilisant un appareil stridulatoire situé sur l'abdomen[1]. Il existe une relation entre la production de sons chez la nymphe et l'association avec des fourmis mais on ne connaît pas encore tous les mécanismes. L'attraction des fourmis peut être chimique, vibratoire ou les deux à la fois.

B.3.4 - LES AVANTAGES ET LES COÛTS DE LA MYRMÉCOPHILIE

B.3.4.1 - CHEZ LE PAPILLON

• *LES AVANTAGES*

Si dans bien des cas la fourmi profite de son association avec le papillon, la situation est plus ambiguë pour le papillon. Pour expliquer les avantages évolutifs des interactions myrmécophiles, il existe deux principales hypothèses. La myrmécophilie consiste en une *protection contre l'agression des fourmis elles-mêmes* ou une *protection contre les parasites et les prédateurs*.

- La première hypothèse est défendue par MALICKY (1969, 70) qui considère que l'association est basée sur des adaptations éthologiques, morphologiques et chimiques de la chenille afin d'éviter uniquement les agressions des fourmis. Selon lui, les chenilles sont fortement parasitées et

[1] Les nymphes produisant des sons appartiennent souvent aux familles associées aux fourmis mais certaines appartiennent également aux Papilionidae, Nymphalidae et Hesperiidae.

leur protection par les fourmis est sans doute surestimée[1]. Toutefois, l'action des fourmis sur les autres stades de développement tels que les œufs, les jeunes larves non myrmécophiles, les nymphes et les adultes n'est pas prise en compte.

- La deuxième théorie est défendue par PIERCE & MEAD[2] (1981) et ATSATT (1981). Les fourmis agissent sur la survie des chenilles en réduisant la prédation ou en augmentent la quantité de nourriture disponible. Pour cela, elles diminuent le nombre ou/et l'efficacité des ennemis naturels (e.g. tachinides, ichneumonides et guêpes spécifiques) et des autres invertébrés herbivores sur la plante (WAGNER & KURINA, 1997).

Lorsque les larves ne sont pas en relation avec les fourmis, le parasitisme peut être très élevé[3] et les organes myrmécophiles ne protègent pas les Lycaenidae de la prédation de toutes les fourmis. Les espèces myrmécophiles obligatoires sont attaquées si elles sont trouvées par les 'mauvaises' fourmis[4]. En fait, quelle que soit la théorie, la présence des fourmis sur la plante peut signifier que la plante est dépourvue d'ennemis naturels.

De plus, la myrmécophilie peut permettre un meilleur développement des chenilles malgré le coût de la récompense[5] (FIEDLER & HÖLLDOBLER, 1992 ; WAGNER, 1993 ; CUSHMAN *et al.*, 1994). Dans des environnements de hautes altitudes et/ou latitudes où la bonne saison est courte, la diminution du temps de génération permet aux populations d'augmenter les chances de compléter une génération. Dans des environnements de moindre altitude et/ou latitude, les papillons pourront additionner les générations. Dans les deux cas, il y a une augmentation substantielle du taux intrinsèque d'accroissement naturel. Dans les milieux favorables, l'absence d'une association stable avec les fourmis peut parfois provoquer une nymphose plus précoce des chenilles afin de réduire leur vulnérabilité aux parasitoïdes et aux prédateurs. Il en résulte un poids plus faible et une réduction de la fitness. A l'inverse, les chenilles ayant une association stable peuvent étendre leur période de nourrissage puisqu'elles peuvent compter sur la protection des fourmis. Il en résulte un gain de poids or, chez les papillons, le poids de adultes est généralement un bon indicateur de fécondité, de succès dans la compétition pour l'accouplement et de longévité (ELGAR & PIERCE, 1988 ; HILL & PIERCE, 1989 ; CUSHMAN *et al.*, 1994).

Enfin, le transport des larves peut aussi s'avérer être un avantage et les larves vont pouvoir exploiter certaines plantes qu'elles n'auraient pas pu

---

[1] En dépit de la présence de fourmis, 10% des larves de *Lycaeides idas* contiennent des parasitoïdes (MALICKY, 1970). On notera que la larve *Jalmenus evagoras* ou les nymphes du genre *Lepidochrysops* sont également fortement parasitées (COTTRELL, 1984).

[2] Ces auteurs ont montré que les chenilles *Glaucopsyche lygdamus* élevées par *Formica fusca* sont beaucoup moins parasitées par les braconides ou les tachinides.

[3] 80 à 90% des *Charaxes vansoni* (nymphalidae) sont parasités par des tachinides (COTTRELL, 1984).

[4] La fourmi *Oecophylla smaragdina* accepte uniquement les espèces de chenilles avec qui elle est associée dans la nature. Toutes les autres espèces sont tuées (FIEDLER *et al.*, 1996).

[5] La présence de *Iridomyrmex nitidiceps* augmente le poids de la larve *Parlucia aurifera* et réduit son temps de développement d'environ 40% et celui de la nymphe de près de 70%. En présence de fourmis, les larves de *Thisbe irenea* (DEVRIES & BAKER, 1989), les nymphes de *Polyommatus icarus* (FIEDLER & HÖLLDOBLER, 1992) ou les adultes de *Hemiargus isola* (WAGNER, 1993) ont un poids plus élevé.

visiter sans l'aide des fourmis. Pour les lépidoptères qui pondent leurs œufs en paquets, le transport par les fourmis empêche une défoliation rapide et donc un épuisement de la ressource (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989).

• *LES COÛTS*

Il existe des espèces pour lesquelles la présence ou l'absence des fourmis n'interfère pas sur les paramètres tels que la durée du développement, l'augmentation de la taille, le taux de croissance, le poids des chenilles ou encore le poids avant la chrysalidation[1]. Cependant, les individus élevés avec des fourmis se nymphosent souvent à un poids plus faible que ceux élevés sans fourmis (PIERCE *et al.*, 1987 ; ELGAR & PIERCE, 1988 ; PIERCE, 1989 ; ROBBINS, 1991 ; BAYLIS & PIERCE, 1992). Les adultes sont donc plus légers et plus petits[2].

La production de sécrétions par les chenilles est métaboliquement coûteuse surtout lorsque les interactions sont fortes (PIERCE *et al.*, 1987 ; PIERCE *et al.*, 1991 ; BAYLIS & PIERCE, 1993 ; CUSHMAN *et al.*, 1994 ; FIEDLER & SAAM, 1994). Chez les espèces myrmécophiles facultatives, le coût de la myrmécophilie est souvent minime voire négligeable (ROBBINS, 1991).

Si la myrmécophilie était une stratégie coûteuse, la sélection naturelle favoriserait soit une myrmécophilie étroite et obligatoire[3], soit une régression de la myrmécophilie. En fait, de nombreux exemples de myrmécophiles facultatifs sont décrits comme étant des mutualistes à faible coût énergétique où l'investissement n'est que de quelques microlitres de sécrétions. La compensation ou la surcompensation des coûts énergétiques résultant de l'association avec les fourmis n'est pas rare chez les Lycaenidae myrmécophiles facultatifs. Ceci explique pourquoi les interactions facultatives sont fréquentes et taxonomiquement répandues chez les Lycaenidae (FIEDLER, 1991).

B.3.4.2 - CHEZ LA FOURMI

• *LES BÉNÉFICES NUTRITIFS*

Les bénéfices nutritifs des fourmis sont moins bien connus. Les fourmis tirent une portion significative de leur budget énergétique en se nourrissant des sécrétions de la larve (FIEDLER & MASCHWITZ, 1988, 89a). De plus, la croissance et la survie de certaines colonies est meilleure en présence de chenilles (CUSHMAN *et al.*, 1994). Les ouvrières du genre *Myrmica rubra* vivent mieux lorsqu'elles sont isolées avec une larve de Lycaenidae ayant un organe à miellat. La chenille n'a pas d'effet significatif sur le poids des ouvrières mais améliore nettement leur survie. En effet, après 36 heures, 55% des fourmis survivent si elles se nourrissent uniquement de la plante-

---

[1] La présence de fourmis *Lasius flavus* et *L. niger* n'induit pas de variations de ces paramètres chez les espèces *Aricia agestis*, *Polyommatus icarus*, *P. bellargus* (Lycaenidae myrmécophiles), *Lycaena phlaeas*, *L. tityrus* (Lycaenidae myrmécoxènes) (FIEDLER & SAAM, 1994). Chez *Arawacus lincoides*, le poids des nymphes est similaire qu'elles soient élevées ou non par les fourmis du genre *Ectatomma* (ROBBINS, 1991).

[2] *Jalmenus evagoras* est un myrmécophile obligatoire. La présence de la fourmi-hôte spécifique *Iridomyrmex* entraîne une réduction de 19% du temps de développement des larves et donc un poids plus faible de 25% d'où une baisse dans le succès reproductif.

[3] Lors d'associations permanentes, les chenilles *Aricia agestis* sont plus lourdes parce que leur période de nourrissage par les fourmis est plus longue d'un jour (FIEDLER & HUMMEL, 1995).

hôte et de moisissures contre 95% si elles se nourrissent des sécrétions des chenilles et 96% si elles ont une nourriture artificielle. Il n'y a pas de différences significatives entre la survie d'ouvrières prenant une nourriture artificielle et celle de fourmis se nourrissant de sécrétions larvaires. Les sécrétions des chenilles sont une source de nourriture de qualité pour les fourmis qui bénéficient alors de nutriments suffisants pour leurs besoins métaboliques (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989a ; CUSHMAN *et al.*, 1994).

Si les chenilles ne produisent pas de sécrétions en quantités suffisantes, les fourmis ne tirent peut être aucun bénéfice nutritif et énergétique à les élever plutôt que les consommer (FIEDLER *et al.*, 1995). C'est sans doute pour cela qu'en conditions naturelles, les chenilles sans *DNO* sont rarement trouvées avec des fourmis bien qu'elles aient d'autres organes de communication (*PCO*, poils dendriformes) (MALICKY, 1969 ; BALLMER & PRATT, 1991). Dans le cas contraire, et sans parasitisme de la part des chenilles, les bénéfices à élever des chenilles sont significatifs à long terme (FIEDLER *et al.*, 1996).

• *LES EFFETS NÉGATIFS*

La présence de lycaenides myrmécophiles peut jouer un rôle sur la mortalité des fourmis. En effet, cette mortalité augmente lorsque le développement larvaire des chenilles est plus long[1]. Les myrmécophiles obligatoires, tels que *Maculinea*, peuvent avoir un effet destructeur sur les fourmilières, notamment les plus petites, dont tout le couvain est consommé.

B.4 - LES PAPILLONS DÉTECTENT-ILS LA PRÉSENCE DES FOURMIS AVANT DE PONDRE ?

• *CHEZ LES MYRMÉCOPHILES FACULTATIFS*

Cette reconnaissance n'est pas exclusive aux myrmécophiles obligatoires et un bon nombre de myrmécophiles facultatifs agissent de la même façon[2] (ATSATT, 1981 ; WAGNER & KURINA, 1997). Les œufs et/ou les larves et/ou les nymphes peuvent être fortement associés aux plantes qui ont des fourmis à leur base (JORDANO *et al.*, 1992). Un site riche en plantes-hôtes et présentant un microclimat favorable au papillon peut en être dépourvu si les fourmis sont absentes[3]. Souvent, on ne sait pas si la chenille cherche une fourmilière ou si c'est la fourmi qui ramène la larve au nid[4].

---

[1] Les ouvrières *Lasius flavus* ont une meilleure survie quand elles sont associées à *Aricia agestis* qui a un développement plus rapide que les espèces de *Polyommatus*.

[2] Pour *Ogyris amaryllis* ou *Hemiargus isola*, l'attrait pour certaines plantes est influencé par la présence des fourmis (ATSATT, 1981 ; WAGNER & KURINA, 1997). La relation entre le papillon *Plebeius argus* et sa fourmi-hôte du genre *Lasius* est plus forte que la relation avec la plante. Les habitats, les microhabitats et les plantes-hôtes diffèrent selon les populations mais l'association aux *Lasius* est constante.

[3] Les zones favorables à *Plebeius argus* sont des endroits chauds à végétation courte. Ce biotope ne favorise pas directement le papillon mais le développement des fourmis.

[4] Plutôt que de chercher un nid, il semblerait que la larve *Plebeius argus* choisisse un site de nymphose puis les fourmis, incapables de détacher les nymphes, viendraient directement s'occuper d'elles.

• *CHEZ LES MYRMÉCOPHILES OBLIGATOIRES*

Les myrmécophiles obligatoires ne pouvant survivre qu'en présence de leurs fourmis-hôtes, les femelles de certaines espèces doivent détecter leur présence pour pouvoir pondre[1] (FIEDLER, 1995). Dans certains cas, les sites de ponte sont sélectionnés en suivant les traces phéromonales des fourmis mais il y a peut être également une orientation visuelle[2]. De nombreuses plantes nourricières potentiellement convenables ne sont donc pas utilisées parce que dépourvues de fourmis et, à l'inverse, certaines pontes sont parfois effectuées sur des plantes défavorables aux chenilles mais prospectées par les fourmis (PIERCE & ELGAR, 1985 ; FIEDLER & MASCHWITZ, 1989c).

La plupart des Lycaenidae myrmécophiles, notamment ceux que l'on ne trouve jamais dans la nature sans fourmis, utilisent les fourmis comme déclencheurs de la ponte (PIERCE & ELGAR, 1985 ; FIEDLER & MASCHWITZ, 1989c ; JORDANO *et al.*, 1992 ; FIEDLER, 1993). Si les fourmis n'ont pas de relations spécifiques avec un nombre limité d'espèces végétales, les papillons myrmécophiles ont alors un plus grand nombre de plantes-hôtes que les papillons non-myrmécophiles (ATSATT, 1981 ; COTTRELL, 1984). Toutefois, les papillons peuvent limiter le nombre de leurs plantes-hôtes en sélectionnant les plantes riches en protéines dont ils ont besoin pour produire une nourriture riche en amino-acides (PIERCE, 1987). En effet, les sécrétions des papillons entrent en compétition avec d'autres sources de nourriture disponibles pour les fourmis et la qualité des sécrétions (composition et concentration en amino-acides) dépendra de la qualité des plantes (PIERCE, 1987). La qualité de la nourriture a une influence sur la capacité des papillons à produire des sécrétions[3] (FIEDLER, 1990a).

Tous les Lycaenidae myrmécophiles obligatoires ne détectent pas la présence des fourmis avant de pondre. Les femelles du *Maculinea* semblent en être incapables et pondent leurs œufs sur des plantes hôtes spécifiques. Ces papillons se sont également spécialisés avec certaines fourmis-hôtes peut être parce qu'ils vivent dans des milieux originaux, de petites tailles, distribués en patchs et hautement isolés (FIEDLER & SAAM, 1994). Le fait que les fourmis protègent les chenilles contre les parasitoïdes et les prédateurs permet aux papillons de mieux lutter contre les fluctuations, à grande échelle, de la taille de la population. Les petites colonies isolées de Lycaenidae myrmécophiles obligatoires survivent donc peut être mieux que les populations non-myrmécophiles.

---

[1] Par exemple, la ponte de *Jalmenus evagoras* n'est possible qu'en présence de colonies de fourmis. *Drupadia theda* ne pond ses œufs qu'après une antennation par une ouvrière de sa fourmi-hôte du genre *Crematogaster* (FIEDLER *et al.*, 1996).

[2] La femelle *Anthene emolus* se sert d'abord de signaux visuels pour chercher ses fourmis-hôtes, puis elle fait intervenir des signaux olfactifs dans la reconnaissance spécifique (FIEDLER & MASCHWITZ, 1989b).

[3] La qualité de la plante a un effet important sur le développement de *Jalmenus evagoras* (BAYLIS & PIERCE, 1991, 93).

COMPLÉMENT À LA THÉORIE DU *LINE TRANSECT*

Seule une proportion (P_a) des animaux est détectée (BURNHAM & ANDERSON, 1976 ; BUCKLAND *et al.*, 1993).

$$\hat{D} = \frac{n}{2w L \hat{P}_a}$$

n : nombre de papillons détectés
L : longueur totale des transects (m)
w : largeur effective du transect

La probabilité de détecter un objet dans une surface $a = 2wL$ est

$$P_a = \frac{\int_0^w g(x)dx}{w}$$

La méthode repose donc sur le calcul de la fonction de détection g(x). Cette fonction de détection est un modèle mathématique pour décrire la probabilité de détecter un papillon donné à une certaine distance x de la ligne du transect

$$g(x) = \Pr\{\text{détection/distance } x\}$$

L'estimation de la densité se fait ensuite en modélisant cette fonction de détection. L'estimation de la densité devient alors

$$\hat{D} = \frac{n}{2L\int_0^w \hat{g}(x)dx}$$

Sachant que la fonction de densité de probabilités conditionnelles qu'un objet soit détecté sachant qu'il est situé à une distance x est donné par

$$f(x) = \frac{g(x)}{\int_0^w g(x)dx}$$

et que par hypothèse, tous les objets sur la ligne du transect sont détectés $g(0) = 1$, on a

$$\hat{f}(0) = \frac{1}{\int_0^w g(x)dx}$$

alors on obtient l'estimateur général

$$\hat{D} = \frac{n\hat{f}(0)}{2L}$$

La variance de la densité estimée est donnée par

$$\hat{\text{var}}\left(\hat{D}\right) = \hat{D}^2\left(\frac{\hat{\text{var}}(n)}{n^2} + \frac{\hat{\text{var}}\left(\hat{f}(0)\right)}{\left[\hat{f}(0)\right]^2}\right)$$

où $\hat{\text{var}}(n)$ est l'estimation de la variance du nombre d'observations de papillons et $\hat{\text{var}}\left(\hat{f}(0)\right)$ est la variance estimée de $\hat{f}(0)$.

LES MODÈLES THÉORIQUES

Chaque modèle est composé d'une fonction clé et une fonction d'ajustement. Parmi les différentes combinaisons possibles, seuls 5 modèles seront retenus.

• Le modèle uniforme / cosinus (Séries de Fourier)

$$g(y) = \frac{1}{w}\left(1 + \sum_{j=1}^{m} a_j \cos\left(\frac{j\pi y}{w}\right)\right)$$

• Le modèle uniforme / polynôme simple

$$g(y) = \frac{1}{w}\left(1 + \sum_{j=1}^{m} a_j \left(\frac{y}{w}\right)^{2j}\right)$$

• Le modèle semi-normal / cosinus

$$g(y) = \left[\exp\left(-y^2 / 2\sigma^2\right)\right].\left(1 + \sum_{j=2}^{m} a_j \cos\left(\frac{2\pi y}{w}\right)\right)$$

• Le modèle semi-normal / polynôme de Hermite

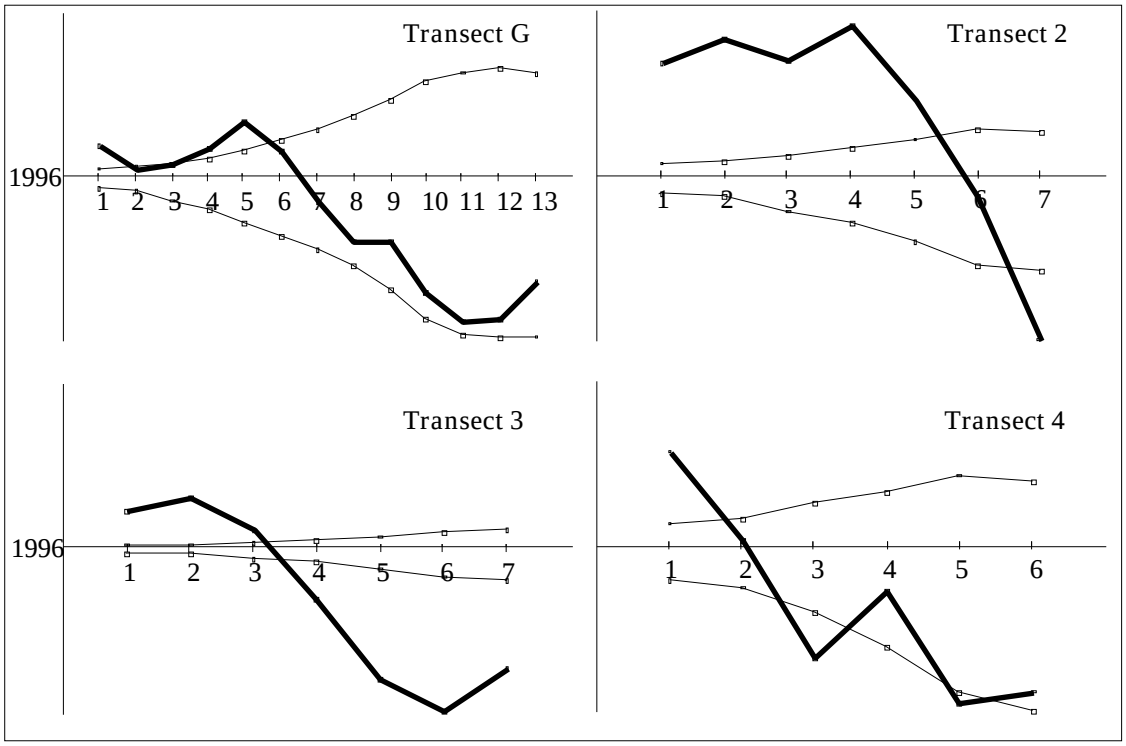
$$g(y) = \left[\exp\left(-y^2 / 2\sigma^2\right)\right].\left(1 + \sum_{j=2}^{m} a_j H_{2j}\left(y / \sigma\right)\right)$$

• Le modèle Hazard rate / cosinus

$$g(y) = \left[1 - \exp\left(-\left(y / \sigma\right)^{-b}\right)\right]\left(1 + \sum_{j=2}^{m} a_j \cos\left(\frac{j\pi y}{w}\right)\right)$$

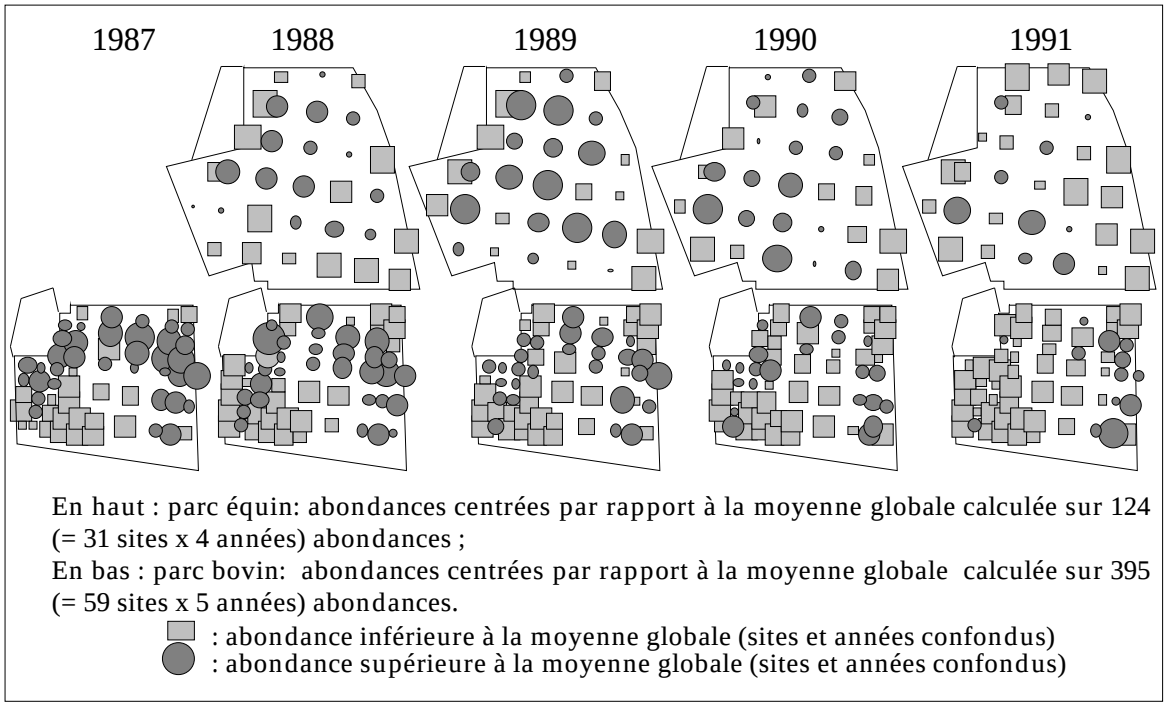
w : distance perpendiculaire maximal d'observation après troncature
y : distance perpendiculaire théorique
σ : paramètre d'échelle
b : paramètre de dispersion
H : polynôme de Hermite

ANALYSE DE LA STRUCTURE SPATIALE DES SANGUISORBES PAR LA STATISTIQUE DE RIPLEY



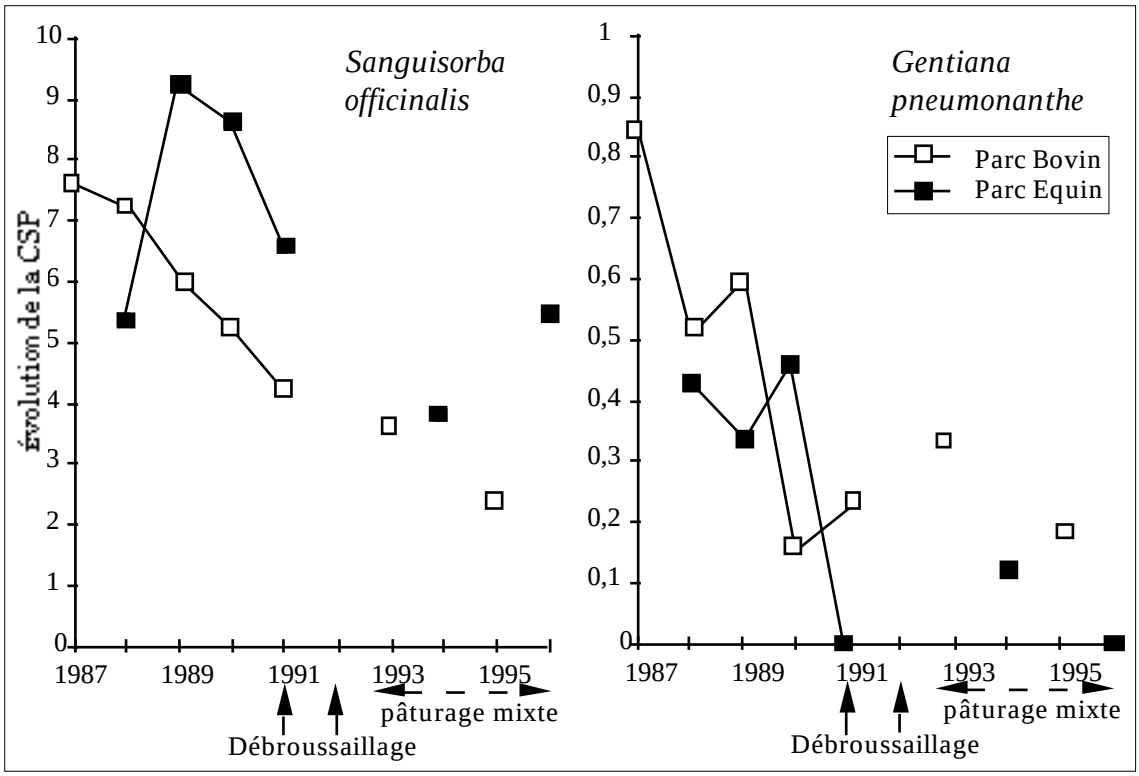
Graphes de la statistique *[L(r) - r]* de RIPLEY pour les sanguisorbes du transect G de la station 3 du marais de Lavours et des transects 2, 3 et 4 des stations A et B du marais de Chautagne.

ÉVOLUTION DE *SANGUISORBA OFFICINALIS* ET *GENTIANA PNEUMONANTHE* DANS LES PARCS DE PÂTURAGE DU MARAIS DE LAVOURS



En haut : parc équin: abondances centrées par rapport à la moyenne globale calculée sur 124 (= 31 sites x 4 années) abondances ;
En bas : parc bovin: abondances centrées par rapport à la moyenne globale calculée sur 395 (= 59 sites x 5 années) abondances.
: abondance inférieure à la moyenne globale (sites et années confondus)
: abondance supérieure à la moyenne globale (sites et années confondus)

Évolution de l'abondance des contacts de *Sanguisorba officinalis* de 1987 à 1991 (d'après MORAND *et al.*, 1994).



Évolution de la CSP de *Sanguisorba officinalis* et de *Gentiana pneumonanthe* de 1987 à 1996 (d'après MORAND *et al.*, 1998).

CLASSIFICATION ET NOMENCLATURE

	Maculinea
PHYLUM	Arthropodes
CLASSE	Insectes
ORDRE	Lépidoptères
S/S ORDRE	Rhopalocères
SUPER FAMILLE	Papilionidae
FAMILLE	Lycaenidae
SOUS FAMILLE	Polyommatinae
TRIBU	Polyommatini

	Sanguisorba	*Gentiana*
EMBRANCHEMENT	Spermatophytes	Spermatophytes
S/S EMBRANCHEMENT	Angiospermes	Angiospermes
CLASSE	Dicotylédones	Dicotylédones
FAMILLE	Rosacées	Gentianacée

	Myrmica
PHYLUM	Arthropodes
CLASSE	Insectes
ORDRE	Hyménoptères
FAMILLE	Formicidae
S/S FAMILLE	Myrmicinae

STATUT DES *MACULINEA* INFÉODÉS AUX ZONES HUMIDES

(d'après DUPONT & LUMARET, 1997)

	Ar.	L.R.	C.B.	D.H.	COR	INV.	L.R.E	UICN
M. nausithous	+	E	An II	An. II et IV	+	E	+	LRnt
M. teleius	+	E	An II	An. II et IV	+	E	+	LRnt
M. alcon	+	E	-	-	+	E	+	LRnt

• Ar. : Arrêté du 22 juillet 1993 fixant la liste des insectes protégés sur le territoire national.

• L.R. : Espèces d'invertébrés menacées en France. Dans : Le livre Rouge. Inventaire de la faune menacée de France, 1995. M.N.H.N et Fonds Mondial pour la nature (WWF - France).

E : en danger : Taxons menacés d'extinction et dont la survie est problématique si l'on n'agit pas sur les causes de leur disparition.

• C.B : Convention de Berne du 19 septembre 1979 relative à la conservation de la vie sauvage et des milieux naturels en Europe.

Annexe II : Espèces strictement protégées. Interdiction de capture, perturbation et détérioration des habitats.

• D.H. : Directive Habitat 92/43/CEE du Conseil des Communautés Européennes du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore sauvages.

Annexe II : Espèces d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de Zones Spéciales de Conservation.

Annexe IV : Espèces d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte. Interdiction de capture, perturbation et détérioration des habitats.

• COR. : Liste CORINE des Invertébrés menacés qui doivent être pris en compte lors de l'inventaire des sites.

• INV. : Liste des espèces menacées en Europe. Rhopalocères menacés en Europe (HEATH, 1981).

• L.R.E : Listes rouges européennes.

• UICN : Liste rouge des espèces animales menacées, 1996.

LRnt : taxon demandant une attention particulière car proche de la vulnérabilité.

LISTE DES LÉPIDOPTÈRES CITÉS

LEPIDOPTERA DYTRISIA PAPILIONOIDEA		
LYCAENIDAE		
Theclinae	*Acrodipsas sp.*	
	Aloeides thyra	
	Arawacus lincoides	
	Cigaritis (Apharitis) acamas	
	Jalmenus evagoras	
	Ogyris amaryllis	
	Strymonidia (Satyrium) pruni	Thécla du Coudrier
Lycaeninae	*Lycaena dispar*	Cuivré des Marais
	L. helle	Cuivré de la Bistorte
	L. (Chalceria) heteronea	
	L. phlaeas	Cuivré commun
	L. (Heodes) tityrus	Cuivré fuligineux
Polyommatinae	*Anthene emolus*	
	Aricia agestis	Collier de Corail
	Celastrina argiolus	Azuré des Parc
	Glaucopsyche lygdamus	
	Hemiargus isola	
	Lepidochrysops sp	
	Maculinea alcon	Azuré des Mouillères
	M. arion	Azuré du Serpolet
	M. nausithous	Azuré des Marais
	M. rebeli	Azuré de la Croisette
	M. teleius	Azuré de la Sanguisorbe
	Plebeius argus	Azuré pygmée
	Polyommatus bellargus	Bleu céleste
	P. candalus	
	P. coridon	Bleu nacré
	P. cornelia	
	P. icarus	Azuré commun
	Pseudophilotes baton	Azuré de la Sarriette
	Zizeeria knysna	Azuré africain
Riodininae	*Hamearis lucina*	Lucine
	Thisbe irenea	
Liphyrinae	*Euliphyra (Liphyra) mirifica*	
NYMPHALIDAE		
Argynninae	*Boloria aquilonaris*	Nacré de la Canneberge
Melitaeinae	*Euphydryas aurinia aurinia*	Artémis
	E. editha	
	E. editha bayensis	
	E. gillettii	
	Melitaea cinxia	Déesse à ceinturons
	Mellicta athalia	Damier athalie
PAPILIONIDAE		
Papilioninae	*Papilio machaon*	Machaon

LEPIDOPTERA DYTRISIA PAPILIONOIDEA		
PIERIDAE		
Coliadinae	*Colias palaeno*	Solitaire
	C. palaeno europome	
Pierinae	*Pieris protodice*	
SATYRIDAE		
Coenonymphinae	*Coenonympha glycerion*	Fadet de la Mélique
	C. oedippus	Oedipe
	C. tullia	Fadet des Tourbières
	C.hero	Mélibée
Maniolinae	*Aphantopus hyperanthus*	Tristan
	Maniola jurtina	Myrtil
	Pyronia tithonus	Amaryllis
Satyrinae	*Erebia sudetica*	
Pararginae	*Lasiommata megera*	Mégère
LEPIDOPTERA DYTRISIA HESPERIOIDEA		
HESPERIIDAE		
Hesperiinae	*Hesperia comma*	Virgule

TABLEAU MONOGRAPHIQUE RÉCAPITULATIF

	Maculinea nausithous Azuré des Paluds Dusky Large Blue	*Maculinea teleius* Azuré de la Sanguisorbe Scarce Large Blue	*Maculinea alcon* Azuré des Mouillères Alcon Blue
PLANTE-HÔTE	*Sanguisorba officinalis*		*Gentiana pneumonanthe* *Gentiana asclepiadea*
Famille	Rosacée		Gentianacée
	vivace		vivace
	hémicryptophyte		hémicryptophyte
Biotope de la plante	dépressions humides, prés à litières[2] ; sols basiques[5] ; tourbières		prairies tourbeuses ; tourbières comblées ; pH neutre à acide[7]
FOURMI-HÔTE	*Myrmica rubra* (=*laevinodis*) *M. scabrinodis* (Espagne, Pologne)[11]	*Myrmica scabrinodis* *M. rubra* (Allemagne, Pologne)[11] *M. ruginodis* (France)[7]	*Myrmica ruginodis* (Nord des Pays Bas) *M. scabrinodis* (Pays-Bas, France, Espagne) *M. rubra* (Suède)[10]
Nbre moyen d'ouvrières	1175[1], 1500[3]	300-800[3], 665[1]	300-800[3]
Poids moyen ouvrières	2,5mg[1]	1,8mg[1]	
Nombre moyen de reines	10[3, 11] ; 15[1] ; 600[11] ; [nid microgyne 60[1]]	2[1] ; 1 à 3[11]	polygyne[3]
Biotope des fourmis	stations froides des prairies humides, hautes et acides, berges des rivières, marais, gravières[9], bois, sols lourds, peu perméables[5]	landes et prairies humides, acides, marais, prés à litière, clairières, toute sorte de zone herbacée	landes humides ; prairies hautes, acides, stations fraîches des marais, prairies humides, bois
Description du nid	nid sous des pierres, du bois, dans le sol[3, 5] ou les touradons de molinie	petit, souvent sous des pierres plates[3], dans le sol[3, 5] ou les touradons	sous des pierres, du bois, dans les touradons de molinie ou de carex
Distance prospection	~ 10m	~ 2m[6]	~ 2m[6]
Milieu de prédilection	zones broussailleuses[2] bordures de buissons ou de forêts	milieu herbacé plus ouvert[2], plus humides que *M. rubra*	*M. ruginodis* : herbe dense ; rare en milieu découvert[2]
Hôtes (sans survie de la population)		*Myrmica vandeli* *Myrmica sabuleti*[2]	
PAPILLON			
ŒUFS			
Description	sphérique, blanchâtre, finement réticulé[2]	verdâtre, symétrique ; assez lisse[2]	blancheur éclatante[2]
Lieu de Ponte	grandes inflorescences à maturité des grands capitules terminaux[2, 9]	capitules jeunes à boutons très serrés des pousses latérales des grandes plantes ou terminales des petites plantes[2, 9]	gentianes de grandes tailles, vigoureuses, dépassant la végétation ambiante fleurs fermées[2, 9]
Nombre d'œufs par bouton floral	2 à 8 (33 maximum)[11]	1[1, 9, 11] occasionnellement 3[11]	7[11]
Nb chenilles stade final	5-6 maxi[2]	1[2, 9, 11]	4 à 6 maxi[2]
Éclosion	après 4-10 jours pour toutes les espèces[2]		
CHENILLES			
Description	rouge brun, peau lisse et brillante, poils courts au dernier stade[2]	teinte rouge brun puis blanchiment dans la fourmilière[2]	ressemble à *M. rebeli*[2]
Taille à l'éclosion	1mm		
Alimentation de la larve	base des fleurs et pousses naissantes anthères, ovaires, graines en formation[2]	identique à *M. nausithous*	anthères, ovaires, graines en formation[2]
	non cannibales[2]	cannibales	
Chenilles sur fleurs	2-3 semaines[2]	2-4 semaines[2, 11]	2-3 semaines[2]
Nb de mues sur plante	3[2]	3[2]	2[2]
Poids final	~ 1mg[9]	~ 4mg[9]	
Taille du stade L3	3mm[2]	3mm[2]	

	Maculinea nausithous	*Maculinea teleius*	*Maculinea alcon*
Comportement au sol	demeure immobile, se cache sous la végétation ou dans une fente du sol[2]		
Récupération par les fourmis	5-6 minutes[4] inspection de 5-10 sec[2]	30-90 min[4] parfois jusqu'à 4 heures[2]	moins de 1 min. pas de cérémonie
Nb de chenilles par nid	3-4[2]	1[2]	5-10[2] ; 20[8] ; >22[11]
Nb larves consommées	~ 600 par chenille[2]	pour toutes les espèces	
Prédation couvain	+ [10]	+ [10]	- / + [10]
Nourrissage par fourmi	- / +	- / +	+
Chambre de couvaison	séjour périodique[10]	séjour périodique[10]	séjour permanent[10]
Compétition	scramble[10]	scramble[10]	contest[10]
Dommages sur colonie	important[10]	important[10]	moindre[10]
Effet "reine"	? / + [10]	? / + [10]	? / - [10]
Alimentation en hiver	arrêt pour toutes les espèces[2]		
Perte de poids en hiver	environ 50% pour toutes les espèces		
Taille avant nymphose			23-26mm[7]
Parasitoïdes	*Neotypus*[10]	*Neotypus* ou *Ichneumon* ?	*Ichneumon eumerus*[10]
Lieu du parasitisme	sur la plante[10]	idem *M. nausithous*	dans la fourmilière[10]
CHRYSALIDE			
Description	petite[2]	même forme et même indice d'identification	
Nb maxi / nid	3	1	5
ADULTES			
Biotope	dépressions humides, prés à litières[2]	prés à litières des régions calcaires[2]	prés à litière, milieux humides marécageux, milieux bien abrités: arbres, roseaux ou buissons ; prés à litière sur sol acide[2]
Période de vol	juillet-août	juin-juillet-août	juin-juillet-août
Alimentation	*Sanguisorba officinalis, Vicia cracca, Lythrum salicaria, Trifolium sp.*	*Vicia cracca*[2], *Sanguisorba officinalis*	
Éclosion	le matin, entre 7 et 10h[2, 3]		
Accouplement femelles	dès l'éclosion[2]		
Accouplement mâles	après 2-3 jours d'âge[2]		
Détection fourmilières	- [2]		
Ponte	fin 1er jour de vie[2]		
Durée de vie	1 mois[2, 5]		
Espérance de vie	pas plus de 5 jours[2]		
Nombre de générations	1 génération[2]		
Échanges entre colonies	faibles (surtout si terrain défavorable)[2]		
Capacité de dispersion	<500 m[2]		
Distance maximale	5 100 m	2 500 m[4]	900 m[4]
Répartition spatiale	collinéen montagnard ± subalpin[2]		collinéen montagnard[2]
Distribution	Europe	Europe, Asie	Europe, Asie
Statut IUCN	en danger[10]	en danger[10]	vulnérable[10]
GESTION			
Rythme de fauche	3 à 5 ans[2]	tous les 2-3 ans[2, 11]	tous les 5 ans[2]
Facilité conservation	- [10]	- [10]	+ [10]

1 Elmes, 1974
2 Elmes & Thomas, 1987a
3 Elmes & Thomas, 1987b
4 Fiedler, 1990
5 Gonseth, 1994
6 Hochberg, 1992
7 Lhonoré, 1996
8 Thomas & Wardlaw, 1992
9 Thomas, 1984
10 Thomas, 1995
11 Wynhoff, 1998

LISTE DES ESPÈCES VÉGÉTALES LES PLUS REPRÉSENTATIVES DES STATIONS DES MARAIS DE LAVOURS ET DE CHAUTAGNE

Alnus glutinosa	Aulne glutineux
Briza media	Brize, Amourette
Calystegia sepium	Liseron des haies (blanc)
Carex elata	Laîche élevée
Carex hostiana	Laîche de Host
Carex panicea	Laîche faux Panic
Cladium mariscus	Mariscette
Danthonia decumbens	Danthonie
Epipactis palustre	Epipactis des marais
Filipendula ulmaria	Reine des prés
Frangula alnus	Bourdaine
Galium mollugo	Gaillet commun
Galium palustre	Gaillet des marais
Genista tinctoria	Genêt des Teinturiers
Holcus lanatus	Houlque laineuse
Humulus lupulus	Houblon
Hydrocotyle vulgaris	Ecuelle d'eau
Juncus subnodulosus	Jonc noueux
Linum catharticum	Lin purgatif
Lycopus europaeus	Lycope d'Europe
Lysimachia vulgaris	Lysimache vulgaire
Lythrum salicaria	Salicaire
Mentha arvensis	Menthe des champs
Molinia caerulea	Molinie bleue
Peucedanum sp.	Peucédan
Phragmites communis	Roseau
Poa trivialis	Paturin triviale
Potentilla erecta	Potentille tormentille
Prunella vulgaris	Brunelle vulgaire
Sanguisorba officinalis	Grande Pimprenelle
Schoenus nigricans	Choin noirâtre
Selinum carvifolia	Apiacée
Serratula tincturia	Serratule des teinturiers
Solidago serotina	Verge d'or
Thalictrum flavum	Pigamon jaune