

JEAN-PIERRE MOUSSUS

PLUS DE
470
ESPÈCES

PAPILLONS DE JOUR D'EUROPE OCCIDENTALE

Identifier tous les Papilionoidea
et leurs chenilles



GUIDE DELACHAUX



DELACHAUX
ET NIESTLÉ

**PAPILLONS
DE JOUR D'EUROPE
OCCIDENTALE**

JEAN-PIERRE MOUSSUS

PAPILLONS DE JOUR D'EUROPE OCCIDENTALE

Identifier tous les Papilionoidea
et leurs chenilles

Responsable éditoriale : Stéphanie Zweifel.

Suivi éditorial : Caroline Bouchet.

Conception graphique et mise en pages : Nord Compo.

Préparation de copie : Nord Compo.

Relecture sur épreuves : Caroline Bouchet.

© Delachaux et Niestlé, 2024.

ISBN : 978-2-603-03003-5.

Dépôt légal : mars 2024.

Photographeur : Chromostyle.

Achévé d'imprimer en janvier 2024 par Graphycems en Espagne.

Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement ou sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé analogique ou numérique), sans une autorisation écrite de l'éditeur.

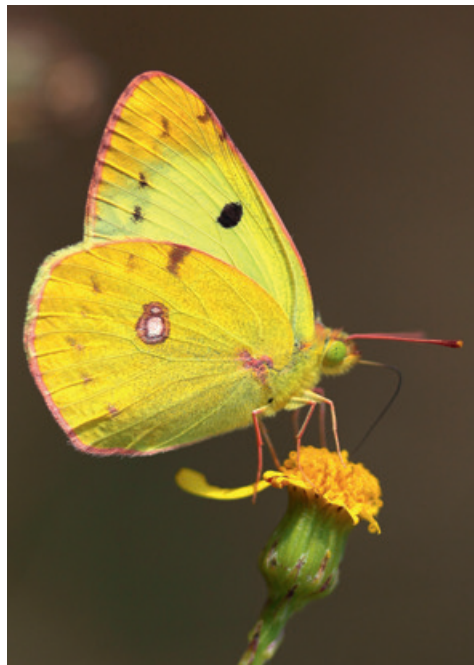
Tous droits réservés pour tout pays.

CHARTRE DELACHAUX ET NIESTLÉ

- 1 L'éditeur nature de référence **depuis 1882**.
- 2 Le fonds éditorial le plus complet en langue française avec **plus de 450 ouvrages** consacrés à la nature et à l'environnement.
- 3 Des auteurs **scientifiques et naturalistes reconnus**.
- 4 Les **meilleurs illustrateurs naturalistes**, pour la précision et le réalisme.
- 5 Des ouvrages spécifiquement adaptés à l'utilisation sur le **terrain**.
- 6 Des **contenus actualisés** régulièrement pour relayer les avancées scientifiques les plus récentes.
- 7 Une **démarche éco-responsable** pour la conception et la fabrication de nos ouvrages.
- 8 Une **approche pédagogique** qui sensibilise les plus jeunes à l'écologie.
- 9 Une réflexion qui éclaire les **grands débats sur l'environnement** (biodiversité, changement climatique, écosystèmes).
- 10 Une implication aux côtés de tous ceux qui œuvrent en faveur de la **protection de l'environnement** et de la conservation de la biodiversité.
- 11 **RETROUVEZ-NOUS SUR WWW.DELACHAUXETNIESTLE.COM ET SUR FACEBOOK**



DELACHAUX
ET NIESTLÉ



Sommaire

Introduction

Limites géographiques et systématiques de l'ouvrage.....	6
Quelques données biogéographiques sur la diversité des Papilionoidea d'Europe.....	8
Comment utiliser ce guide.....	20

Clés d'identification des imagos

Clé des familles par la face supérieure.....	30
Clé des familles par la face inférieure.....	32
Clé des Hespéridés par la face supérieure.....	34
Clé des Hespéridés par la face inférieure.....	37
Clé des Papilionidés par la face supérieure.....	40
Clé des Papilionidés par la face inférieure.....	42
Clé des Piéridés par la face supérieure.....	43
Clé des Piéridés par la face inférieure.....	49
Clé des Lycénidés par la face supérieure.....	54
Clé des Lycénidés par la face inférieure.....	68
Clé des Nymphalidés hors Satyrinés par la face supérieure.....	79
Clé des Nymphalidés hors Satyrinés par la face inférieure.....	87
Clé des Satyrinés par la face supérieure.....	92
Clé des Satyrinés par la face inférieure.....	103

Monographies

Papilionidés.....	119
Hespéridés.....	134
Piéridés.....	181
Lycénidés et Riodinidés.....	231
Nymphalidés hors Satyrinés.....	351
Satyrinés.....	429

Introduction à l'utilisation des <i>genitalia</i> pour identifier un papillon.....	566
--	-----

Introduction à la détermination des chenilles.....	581
--	-----

Clé de détermination des chenilles.....	584
---	-----

Introduction à la biologie des œufs et de la ponte chez les papillons.....	606
--	-----

Clé des principaux types d'œufs.....	607
--------------------------------------	-----

Bibliographie et sitographie.....	610
-----------------------------------	-----

Crédits photographiques et remerciements.....	621
---	-----

Index des noms scientifiques.....	628
-----------------------------------	-----

Index des noms vernaculaires.....	631
-----------------------------------	-----

Introduction

LIMITES GÉOGRAPHIQUES ET SYSTÉMATIQUES DE L'OUVRAGE

Zone géographique couverte

Ce livre traite de l'ensemble des espèces européennes, mais l'Europe n'est pas un espace géographique défini de façon consensuelle par des limites environnementales nettes. J'ai opté pour une délimitation alliant unités politique et géographique, en intégrant l'ensemble des États dont tout le territoire est situé à l'ouest de la limite orientale de l'Union européenne, au nord de sa limite méridionale et au sud de sa limite septentrionale (hors Groenland), en y adjoignant les archipels des Canaries, de Madère, des Açores, ainsi que Chypre. Ce parti pris intègre donc les 42 pays suivants : Albanie, Allemagne, Andorre, Autriche, Belgique, Bosnie-Herzégovine, Bulgarie, Chypre, Croatie, Danemark, Espagne, Estonie, Finlande, France, Grèce, Hongrie, Irlande, Islande, Italie, Kosovo, Lettonie, Liechtenstein, Lituanie, Luxembourg, Macédoine du Nord, Malte, Monaco, Monténégro, Norvège, Pays-Bas, Pologne, Portugal, Roumanie, Royaume-Uni, Saint-Marin, Serbie, Slovaquie, Slovénie, Suède, Suisse, Tchéquie et Vatican. L'Ukraine, la Biélorussie, la partie occidentale de la Russie (à l'exception de l'enclave de Kaliningrad), la Moldavie et la partie occidentale de la Turquie en sont exclues.



Carte de la zone traitée dans ce guide.

officiellement publiée par Wiemers *et al.* date de 2018 et, en plus d'être discutée, elle n'intègre pas certains travaux plus récents. La liste traitée ici est identique à celle disponible sur Lepiforum dont j'ai activé le filtre géographique « Europe » pour la super-famille des Papilionoidea. L'Europe étant prise au sens large sur Lepiforum, incluant la partie occidentale de la Russie jusqu'à l'Oural, l'Ukraine et la partie occidentale de la Turquie, j'ai exclu les espèces suivantes de la liste des 552 espèces résultant de l'activation du filtre cité, parce qu'elles sont absentes de la zone couverte :

Diversité traitée et choix systématiques adoptés

Le présent guide propose une monographie pour 472 espèces. Pour définir cette liste, je me suis basé sur le site www.lepiforum.org, que je considère comme le plus à jour et le plus argumenté aujourd'hui à de nombreux égards, notamment celui de la systématique des papillons européens. La dernière liste

HESPÉRIDÉS

Pyrgus melotis.

LYCÉNIDÉS

Callophrys butlerovi, *Callophrys chalybeitincta*, *Glabroculus cyane*, *Glaucopsyche laetifica*, *Lycaena japhetica*, *Lysandra corydonius*, *Neolycaena rhymnus*, *Palaeophilotes panope*, *Plebejus maracandica*, *Polyommatus*

Introduction

budashkini, *Polyommatus damocles*, *Polyommatus damone*, *Polyommatus elena*, *Polyommatus icadius*, *Polyommatus menalcas*, *Polyommatus pljushchii*, *Praepilotes anthracias*, *Tomares callimachus* et *Tongeia fischeri*.

NYMPHALIDÉS

Boloria alaskensis, *Boloria angarensis*, *Boloria oscarus*, *Boloria selenis*, *Boloria tritonia*, *Chazara persephone*, *Coenonympha amaryllis*, *Coenonympha phryne*, *Erebia callias*, *Erebia cyclopius*, *Erebia dabanensis*, *Erebia discoidalis*, *Erebia edda*, *Erebia jeniseiensis*, *Erebia rossii*, *Erebia zaitsevi*, *Hipparchia autonoe*, *Hipparchia pellucida* (l'étude de Coutsis et Bozano publiée en 2018 a montré que les exemplaires des îles de Lesbos et d'Icarie traditionnellement rattachés à cette espèce l'étaient en réalité davantage au complexe *Hipparchia volgensis/christenseni*), *Hyponephele huebneri*, *Issoria eugenia*, *Lasiommata deidamia*, *Oeneis ammon*, *Oeneis magna*, *Oeneis melissa*, *Oeneis polixenes*, *Pseudochazara beroe*, *Pseudochazara euxina*, *Pseudochazara hippolyte*, *Satyrus bryce* et *Satyrus virbius*.

J'ai par ailleurs exclu de cette liste les espèces dont les très rares mentions (souvent une seule) sont manifestement liées à une importation humaine accidentelle, du fait d'une faible propension de ces espèces à entreprendre de longs trajets dispersifs. Leur arrivée est souvent associée à un transport maritime de leur plante hôte d'intérêt commercial (par exemple la

banane) avec des stades larvaires. La multiplication des « fermes à papillons » peut aussi être à l'origine de papillons tropicaux échappés dans la nature européenne. Ils ne peuvent toutefois pas s'y établir faute de plantes hôtes disponibles et de capacités à survivre à nos hivers relativement froids par rapport à ceux de leurs aires originelles.

HESPÉRIDÉS

Hylephila phyleus et *Saliana longirostris*.

LYCÉNIDÉS

Strymon melinus.

NYMPHALIDÉS

Caligo illioneus, *Colobura dirce*, *Hypanartia lethe*, *Junonia oenone*, *Opsiphanes cassiae*, *Opsiphanes tamarindi*, *Speyeria cybele* et *Vanessa indica*.

Je ne traite pas non plus de trois espèces dont la présence en Europe à seulement quelques reprises découle très vraisemblablement d'une déroute exceptionnelle lors des très longs trajets dispersifs et des migrations dont ces espèces sont capables. L'une d'elles, le Voilier échiquier (*Papilio demoleus*, Papilionidé), semble en expansion vers l'ouest depuis le sud de l'Asie et le Proche-Orient. Il s'agit d'une espèce à surveiller, dont l'installation à Chypre en 2021 et la survie à un hiver rigoureux pourrait indiquer le début d'une installation pérenne en Europe.



Le Voilier échiquier (*Papilio demoleus*) est une espèce asiatique migratrice qui entreprend des trajets dispersifs de plusieurs centaines de kilomètres, susceptibles de l'emmener accidentellement jusqu'en Europe.

Le Belenois de Namibie (*Belenois aurota*) est une espèce de Piéridé afro-tropicale, migratrice également. Elle est connue d'une seule mention en Europe à Malte. Le Faux-mars (*Thaleropsis ionia*) est une espèce de Nymphalidé proche-orientale dont il existe une unique mention sur l'île égéenne de Kastellórizo.

En outre, les mentions passées du Papilionidé *Papilio glaucus*, originaire d'Amérique du Nord, et du Nymphalidé *Vanessa braziliensis*, originaire d'Amérique du Sud, sont très douteuses et ces espèces ne sont par conséquent pas traitées non plus dans ce livre.

Enfin, un certain nombre d'espèces dont la validité est à ce jour discutée ne sont pas explicitement traitées mais regroupées avec celles dont elles sont souvent considérées comme une sous-espèce ou un écotype.

LYCÉNIDÉS

Phengaris rebeli (écotype de *P. alcon*), *Polyommatus abdon* (statut très incertain par rapport à *P. icarus*), *P. eleniae* (considérée comme la sous-espèce européenne de *P. orphicus*), *Polyommatus exuberans*, *P. galloi* et *P. pelopi* (toutes 3 considérées comme des lignées de

P. ripartii dont la diversité a vraisemblablement été surdivisée en autant d'espèces par le passé) et *Polyommatus virgilia* (considérée comme une sous-espèce de *P. dolus*).

NYPHALIDÉS

Coenonympha elbana (considérée comme une sous-espèce de *C. corinna*).

J'ai rajouté le Sablé de Lurë (*Polyommatus lurae*) à la liste établie par Lepiforum dans la mesure où j'ai été averti dès novembre 2022 de la publication de l'article descripteur de ce taxon par les auteurs eux-mêmes. Les données convaincantes produites par ces chercheurs justifient à mon sens le traitement des populations de ce Sablé proche de *P. aroaniensis* et *P. orphicus* comme une espèce à part.

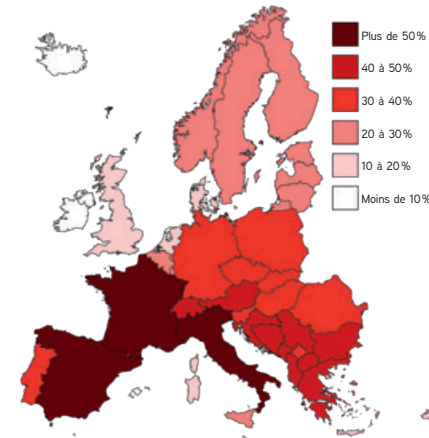
Le lecteur gardera à l'esprit que la définition d'une espèce demeure conventionnelle (même si elle peut être scientifiquement argumentée), et que ce que je propose dans ce guide ne constitue qu'une des nombreuses façons de présenter cette diversité à un instant donné, que des travaux ultérieurs viendront très certainement remettre au moins partiellement en question.

QUELQUES DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES SUR LA DIVERSITÉ DES PAPILIONOIDEA D'EUROPE

L'Europe est un continent appauvri en papillons

L'objet de cette section est de fournir quelques notions et ordres de grandeurs permettant de mieux appréhender et comprendre la diversité des papillons d'Europe, ce qu'elle représente par rapport à la diversité mondiale de cette superfamille, comment et pourquoi elle est spatialement structurée à l'échelle de la zone géographique couverte

par ce guide. Celle-ci présente une surface d'environ 5 millions de km², ce qui représente à peu près 3,4 % des terres émergées (environ 148 millions de km²), 3,7 % si le continent Antarctique d'une superficie de 13 millions de km² et vierge de tout papillon est exclu du calcul. Le monde compte à ce jour environ 19 000 espèces de Papilionoidea décrites. Les 472 espèces présentées ici constituent donc 2,5 % de cette diversité non négligeable. 2,5 % des espèces peuplant



Carte d'Europe de la diversité des Papilionoidea. Le code couleur indique, pour chaque pays, quelle gamme de pourcentages du nombre d'espèces présentes sur l'ensemble de la zone (472) il abrite sur son sol.

3,4 % du territoire signifient que l'Europe est en moyenne un territoire légèrement appauvri en papillons par rapport à l'hypothèse d'une répartition équitable des espèces à la surface du globe, qui donnerait 3,4 % de la diversité pour 3,4 % de la superficie mondiale. À titre de comparaison, le Pérou compte à lui seul autour de 4 000 espèces de Papilionoidea et donc près de 20 % de la diversité de ce groupe pour moins de 1 % de la superficie mondiale (environ 1,3 million de km²). Pour mieux comprendre les facteurs qui contrôlent la distribution de la diversité des papillons en Europe, il peut être utile d'examiner la géographie de façon un peu plus détaillée, par exemple en représentant sur une carte le pourcentage des 472 espèces traitées que chaque pays de la zone couverte abrite sur son sol.

La diversité exceptionnelle des régions méditerranéennes

Plusieurs constats peuvent être tirés de l'étude de cette carte pourtant assez grossière. Il existe tout d'abord un gradient latitudinal croissant de biodiversité vers le sud.

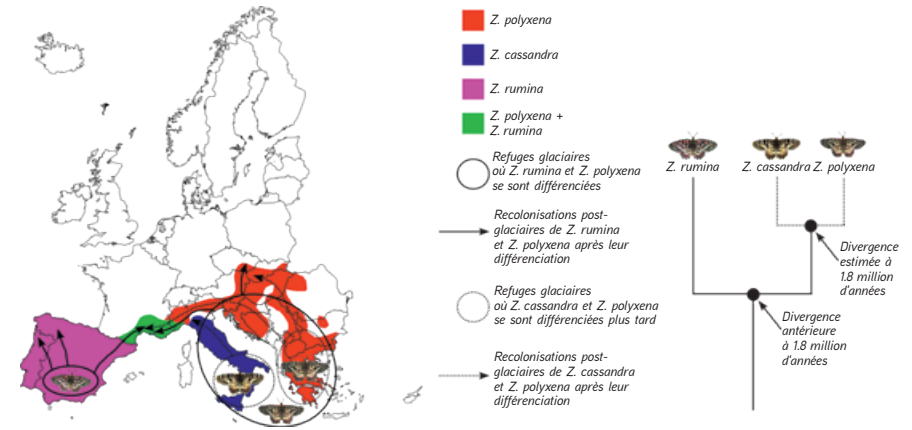
Les quatre champions de la diversité des papillons d'Europe que sont dans l'ordre l'Italie, la France, l'Espagne et la Grèce ont en commun d'avoir une part non négligeable de leur superficie située en domaine méditerranéen. Le biome méditerranéen constitue un point chaud de biodiversité à l'échelle mondiale. Partout où sont retrouvées des conditions climatiques semblables à celles qui règnent autour de *Mare nostrum*, à savoir à la pointe australe de l'Afrique du Sud, au sud et au sud-ouest de l'Australie, sur une bonne partie du littoral pacifique chilien et le long de la côte pacifique californienne, la diversité botanique est remarquable, et nombre d'espèces de plantes y sont endémiques. Cette diversité botanique constitue sans doute l'élément fondamental permettant d'expliquer la multitude d'espèces de consommateurs primaires, les phytophages, auxquels appartiennent les papillons. Le biome méditerranéen est par ailleurs celui de la zone étudiée qui offre la plus longue période de végétation. Cela a possiblement entraîné, par déplacement de caractère, des décalages dans la phénologie d'espèces proches exploitant les mêmes plantes hôtes au stade larvaire ou bien les mêmes fleurs au stade adulte. De nombreux Lycénidés exploitent par exemple les sainfoins alors que beaucoup d'espèces de Piéridés utilisent comme plantes hôtes des Brassicacées courantes dont la floraison s'étale assez longuement au cours de l'année. Ces décalages permettent aujourd'hui la coexistence de ces espèces dans ces environnements où la disponibilité en ressources est prolongée par les conditions climatiques clémentes, ce qui atténue l'intensité de la compétition interspécifique. Les hivers méditerranéens sont par ailleurs moins rudes, en particulier le long des côtes. Parmi les nombreuses espèces présentes, certaines parviennent à se reproduire quasiment toute l'année et surtout à passer l'hiver sans rentrer en diapause.

Cette forme de vie ralentie est en revanche présente chez toutes les espèces qui peuplent les domaines tempérés, montagnards et arctiques de l'Europe, et peut être considérée comme une adaptation au passage de la mauvaise saison marquée par des mois hivernaux pendant lesquels le gel n'est pas rare. Des températures négatives peuvent en effet être fatales aux animaux ectothermes, qui ne bénéficient pas de mécanismes de résistance au froid comme la déshydratation partielle du corps, la production de composés antigels ou l'accumulation de solutés organiques dans les liquides extracellulaires, entraînant l'abaissement du point de congélation de ces derniers. Ces conditions difficiles signifient que ces zones ne sont pas susceptibles d'accueillir des espèces venant du biome tropical alors que ce dernier constitue un réservoir de biodiversité considérable. Ces espèces ne disposent en effet pas des mécanismes physiologiques de la vie ralentie et se reproduisent souvent toute l'année aux basses latitudes. Parmi les exemples de ces espèces d'origine tropicale qui passent la mauvaise saison sans diapause figurent les Azurés de la Luzerne (*Leptotes pirithous*) et portequeue (*Lampides boeticus*) ou encore les Hespéries du Riz (*Gegenes nostrodamus*), du Millet (*Pelopidas thrax*) et de l'Île-Bourbon (*Borbo borbonica*). La magnifique Nymphale de l'Arbousier (*Charaxes jasius*), le Monarque (*Danaus plexippus*) et le Petit Monarque (*Danaus chrysippus*) font aussi partie de cet ensemble. Le cas du Brun des Pélargoniums (*Cacyreus marshalli*) est à ce titre intéressant. Originaire d'Afrique du Sud et introduit en Europe à la faveur de l'importation de ses plantes hôtes largement utilisées à des fins décoratives, il s'est rapidement répandu et il est désormais visible un peu partout en France. Les élevages réalisés montrent que le cycle de développement s'effectue

sans diapause. Toutefois, bénéficiant sans doute de conditions hivernales moins rudes dans les agglomérations, où ses plantes hôtes sont protégées par leurs propriétaires, il a pu quitter la région méditerranéenne contrairement à d'autres espèces dépendantes de plantes hôtes sauvages de transition entre les biomes tropical et tempéré, demeure donc relativement perméable aux espèces des basses latitudes.

L'héritage des glaciations du Pléistocène

La géographie du bassin méditerranéen compte trois grandes péninsules qui s'enfoncent vers le sud. Ce sont les péninsules Ibérique, italienne et balkanique. Les extrémités méridionales de ces trois ensembles jouissent actuellement d'un climat méditerranéen très clément en hiver. Lors des successions de périodes glaciaires et interglaciaires qui ont marqué l'ère quaternaire, ces zones ont servi de refuges glaciaires lors des périodes froides pendant lesquelles les glaciers descendant des Alpes recouvraient une partie non négligeable du domaine tempéré, dont le reste ressemblait à la toundra actuelle. La disposition géographique de ces péninsules a entraîné l'isolement de populations d'espèces largement distribuées en Europe tempérée lors de l'interglaciaire précédent et fractionnées en deux ou trois populations disjointes réfugiées dans les péninsules pendant la glaciation. Cet isolement géographique est à l'origine d'une diversification des papillons tempérés ou méditerranéens en période glaciaire et contribue désormais au gradient latitudinal de la diversité des Papilionoidea. La Diane (*Zerynthia polyxena*) et la Proserpine (*Zerynthia rumina*) se sont différenciées ainsi. La première est balkanique et italienne, et atteint dans le sud de la



Spéciations dans le genre *Zerynthia* à la faveur des glaciations du Pléistocène. La carte montre les différents refuges glaciaires ayant abrité successivement les populations de l'ancêtre de la Diane et de la Proserpine, puis différentes populations de Dianes. L'isolement géographique durant plusieurs dizaines de milliers d'années a entraîné la diversification génétique de ces populations et la difficulté de s'hybrider, justifiant leur élévation au rang d'espèce. La phylogénie de ces trois espèces permet de dater ces événements de différenciation. Les distributions géographiques observées aujourd'hui sont le fait d'une recolonisation du nord de la région méditerranéenne à la faveur de l'interglaciaire actuel. D'après Zinetti et al 2013 et Dapporto et al 2009.

France l'extrémité occidentale de son aire de distribution. La seconde est ibérique et atteint dans le sud de la France l'extrémité orientale et septentrionale de sa répartition. Dans cette zone de contact entre les deux espèces, l'hybridation est rare et les descendants de tels croisements peinent eux-mêmes à se reproduire, comme l'attestent des résultats expérimentaux. L'explication la plus vraisemblable pour rendre compte de ce pattern biogéographique est que l'ancêtre des deux espèces occupait l'ensemble du pourtour méditerranéen ainsi qu'une partie du domaine tempéré et s'est replié en deux populations distinctes pendant une glaciation dans les refuges ibérique et balkanique et/ou italien. Les deux populations isolées se sont suffisamment différenciées, de telle sorte que les possibilités d'hybridation entre les deux espèces sont limitées aujourd'hui. Ce scénario s'est d'ailleurs sans doute répété au sein même des populations de Dianes, comme le suggèrent les travaux

de Zinetti et al. (2013). La Diane italienne (*Zerynthia cassandra*) serait apparue par isolement, lors d'une glaciation plus récente, de deux populations de Dianes : l'une subsistait dans le sud de la péninsule italienne quand l'autre occupait le refuge balkanique. À la faveur du réchauffement post-glaciaire qui a suivi cette période d'isolement, la première a recolonisé le territoire italien à partir de sa pointe méridionale jusqu'à la plaine du Pô ; la seconde a ré-ennahi les Balkans, le nord de l'Italie jusqu'au sud de la France, où elle est en sympatrie avec la Proserpine dont elle s'était séparée lors d'une glaciation précédente.

Le pourtour méditerranéen est donc à la fois une terre d'accueil favorable à de nouvelles espèces venues du Sud ou de l'Est, mais aussi un berceau pour l'apparition de nouvelles espèces dont les populations ont été fractionnées lors d'épisodes glaciaires. Les refuges glaciaires de la plupart des espèces retrouvées aujourd'hui dans les

régions tempérées et planitiales d'Europe étaient également localisés dans les péninsules méditerranéennes. Cependant, contrairement aux espèces les plus thermophiles, dont la recolonisation s'est pour l'instant bornée à la région méditerranéenne, ces espèces-ci ont pu en ressortir et s'établir bien au-delà vers le nord, pour certaines jusque dans la partie méridionale de la Fennoscandie. La diversification relativement faible de ces lignées signifie que contrairement à celles des espèces méditerranéennes, leurs populations maintenaient des flux génétiques pendant le dernier maximum glaciaire, sans doute parce qu'elles n'occupaient pas uniquement les régions les plus méridionales des trois péninsules.

L'héritage glaciaire ne se limite cependant pas aux seules espèces méditerranéennes. Il forge en réalité une grande partie des communautés de papillons que nous observons aujourd'hui en Europe, tout particulièrement en montagne et dans les zones boréale et arctique. Comment expliquer par exemple qu'un nombre significativement plus élevé d'espèces vivent en Suisse et en Autriche par rapport à la Hongrie ou la Bulgarie, de taille comparable ou plus grande et situées à une latitude semblable, plutôt tempérée ?

Le second facteur majeur de la diversité des papillons est le relief. Les régions montagneuses de l'Europe sont, comme les régions méditerranéennes (*a fortiori* si ce sont des régions montagneuses et méditerranéennes), des régions de haute biodiversité façonnées par la succession des épisodes glaciaires et interglaciaires des quelques derniers millions d'années. Ce sont des données chorologiques (relatives aux aires de distribution des espèces), mais aussi et désormais surtout génétiques, qui permettent de mieux comprendre l'histoire des papillons non méditerranéens

pendant les glaciations. Les travaux de Thomas Schmitt *et al.* démontrent que chez plusieurs espèces, notamment des Moirés comme le Moiré de la Canche (*Erebia epiphron*) ou le Moiré frange-pie (*Erebia euryale*), la différenciation génétique constatée aujourd'hui entre les populations qui peuplent différentes régions de l'arc alpin (la partie orientale et la partie occidentale par exemple) témoigne de l'existence de 2 ou 3 refuges glaciaires distincts au pied des Alpes lors de la dernière glaciation. Dans le cas de ces deux exemples, la différenciation n'a pas été telle que ces populations puissent être décrites comme de bonnes espèces mais ces lignées ont tout de même aujourd'hui le statut de sous-espèces. Pour le complexe d'espèces du Moiré cuivré (*Erebia tyndarus*), le processus de différenciation est allé un cran plus loin et le groupe d'espèces qui en découle est composé du Moiré arverne (*Erebia arvernensis*), du Moiré lustré (*Erebia cassioides*), du Moiré cuivré (*Erebia tyndarus*), du Moiré de Lorkovic (*Erebia calcarius*), du Moiré du Nardet (*Erebia nivalis*) et du Moiré ottoman (*Erebia ottomana*), toutes présentes dans les Alpes ! Ces données montrent donc que lors des épisodes glaciaires, bon nombre d'espèces rencontrées aujourd'hui en altitude occupaient des refuges glaciaires situés non pas en région méditerranéenne mais dans les piémonts des massifs montagneux, dont les sommets étaient largement recouverts par les glaciers. Elles pouvaient aussi survivre dans des paysages qui devaient ressembler aux nunataks de l'arctique, c'est-à-dire des zones continentales émergeant comme des îlots au milieu des glaciers. Lors du réchauffement climatique qui suit la glaciation, ces espèces adaptées à un climat froid voient leurs populations coloniser les environnements situés en altitude, où elles retrouvent des conditions favorables à leur existence. Les Alpes constituent de loin le massif montagneux le plus haut et le plus

étendu d'Europe, mais des processus de différenciation génétique semblables se sont également produits aux abords des autres massifs montagneux européens. Les Pyrénées, les Carpates, les chaînes de montagnes balkaniques occidentales situées le long de la côte adriatique, celles orientales se trouvant en Bulgarie et dans le nord de la Grèce, les monts Cantabriques ou encore les Sudètes et le Massif central français, toutes ces chaînes de montagnes ont été des lieux d'isolement géographique au sein de refuges glaciaires non méditerranéens et donc d'individualisation de lignées génétiques sources de diversité. Les lépidofaunes autrichienne et suisse, localisées au cœur de l'arc alpin, bénéficient davantage de cet héritage glaciaire que la Hongrie voisine, peu montagneuse, qui héberge une diversité moindre. À une latitude semblable, la Roumanie compte également moins d'espèces. Les Carpates ont certes joué le même rôle que les Alpes, mais le massif est moins haut et moins étendu. Il en résulte donc une moindre diversité.

Les positions relatives des différents massifs de l'archipel montagnard européen sont également importantes pour comprendre la structure spatiale de la diversité des papillons d'Europe. En effet, certaines chaînes de montagnes ont été couplées lors des épisodes de glaciation au sens où ce sont les populations issues du même refuge glaciaire qui ont reconquis deux massifs différents, parce que ce refuge se situait entre les deux. Bien que les Pyrénées comptent quelques espèces endémiques comme le Moiré pyrénéen (*Erebia gorgone*) ou l'Azuré de l'Androsace (*Agriades pyrenaica*) qu'elles partagent avec le massif des Cantabriques, il est intéressant de constater que le Nacré subalpin (*Boloria pales*), la Piéride du Simplon (*Euchloe simplonia*) ou encore l'Azuré des Soldanelles (*Agriades glandon*) peuplent

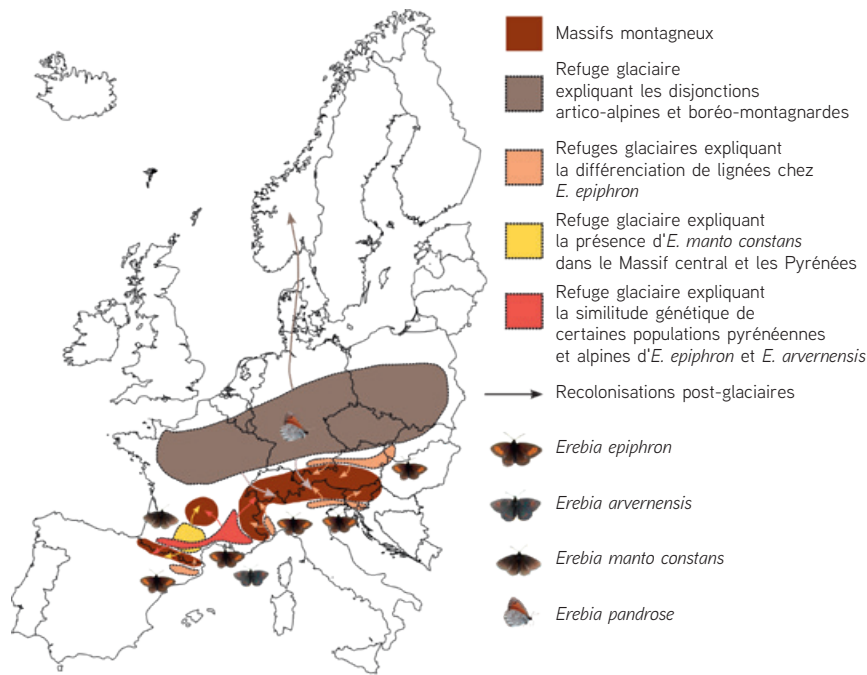
les Alpes et les Pyrénées, n'occupant que la partie orientale de ces dernières. La faible distance génétique entre les populations alpines et les populations pyrénéennes de ces espèces suggère qu'elles ne sont séparées que depuis l'interglaciaire que nous vivons aujourd'hui et qu'elles occupaient le même refuge situé au sud de la France lors du dernier maximum glaciaire. Le même type de connexion existe entre le Massif central et les Pyrénées, qui partagent la sous-espèce *constans* du Moiré variable, et entre la partie orientale des Alpes et les massifs montagneux occidentaux des Balkans, situés le long de la côte adriatique. Ce raisonnement détaillé pour les chaînes de montagnes permet également d'expliquer l'existence d'un cortège d'espèces dont les aires de répartition sont largement disjointes entre l'arc alpin et les zones boréales et arctiques. Examiné dans le détail, ce type de distribution cache en réalité deux sous-catégories d'espèces : celles dites « boréo-montagnardes » retrouvées aux étages montagnards et subalpins des massifs montagneux (principalement les Alpes) et dans le domaine des forêts boréales, et celles dites « arctico-alpines » qui fréquentent les pelouses de l'étage alpin et la toundra de l'extrême nord de la Scandinavie. Le premier groupe d'espèces comprend par exemple le Solitaire (*Colias palaeno*), l'Apollon (*Parnassius apollo*), l'Azuré des Géraniums (*Aricia nicias*) ou les Nacrés noirâtres (*Boloria thore*), porphyrin (*Boloria titania*) et de la Bistorte (*Boloria eunomia*). Le second cortège compte dans ses rangs les Azurés des Soldanelles (*Agriades glandon*) et de la Phaqué (*Agriades orbitulus*), le Moiré cendré (*Erebia pandrose*) ou encore l'Hespérie des frimas (*Pyrgus andromedae*). Des études génétiques menées sur certaines de ces espèces, le Moiré cendré par exemple, montrent que les populations scandinaves sont génétiquement

peu différenciées des populations alpines. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse d'une large distribution planitiaire entre les Alpes et le front des glaciers scandinaves lors du dernier maximum glaciaire et d'une rétraction en altitude au sud et en latitude au nord lors de l'interglaciaire que nous connaissons actuellement depuis seulement douze mille ans — période trop courte pour qu'une différenciation génétique significative apparaisse. Le même type de résultat a été mis en évidence pour les populations écosais et boréales d'Argus de l'Hélianthème (*Aricia artaxerxes*), dont la proximité

génétique suggère le même type de distribution lors de la dernière glaciation.

Les influences sibériennes

Une partie des espèces européennes présente une aire de distribution qui s'étend dans la moitié nord de l'Asie. Dans les années 1960, De Lattin, sur la base de données chorologiques, a émis l'hypothèse qu'une part importante des espèces continentales européennes était originaire de refuges glaciaires situés au sud de la Sibérie et s'étendant jusqu'en Mandchourie. Cette conjecture reposait sur le constat d'une accumulation de limites



Refuges glaciaires non méditerranéens occupés par différentes espèces peuplant aujourd'hui les étages montagnards (*Erebia manto*), subalpins et alpins (*Erebia epiphron*, *Erebia arvernensis* et *Erebia pandrose*) des massifs alpins et pyrénéens ainsi que les régions arctiques (*Erebia pandrose*). Une même espèce peut avoir passé la période glaciaire dans des refuges distincts au piémont des massifs et ainsi diverger en plusieurs lignées, comme *Erebia epiphron* dans les Alpes. À l'inverse, les populations actuelles de différents massifs peuvent être très proches génétiquement si elles les ont recolonisés depuis le même refuge comme *Erebia arvernensis* pour les Alpes, les Pyrénées et le Massif central, ou *Erebia pandrose* dans les Alpes et les régions scandinaves (d'après Schmitt et al. 2007, 2009 et 2012).

d'aires de distribution au nord de la zone méditerranéenne de l'Europe occidentale, dans laquelle ces espèces continentales ne pénètrent pas ou seulement de façon très parcellaire. Selon cette théorie, 40 à 50 % des espèces peuplant l'Europe continentale orientale avaient une origine sibérienne. Ces chiffres sont aujourd'hui largement relativisés par les études génétiques que je mentionne dans la section précédente, relatives à l'héritage glaciaire. Les lignes d'accumulation de bordures de distributions peuvent aussi être interprétées en considérant les refuges glaciaires non méditerranéens détaillés précédemment et situés à la périphérie des chaînes de montagnes européennes. Il n'en demeure pas moins que si beaucoup d'espèces continentales de papillons se sont différenciées en périphérie des massifs montagneux dans des refuges glaciaires européens, leur présence initiale sur le continent est liée à une expansion vers l'ouest d'espèces ancestrales sibériennes. La proportion en est difficile à donner, mais elle n'est probablement pas négligeable.

Les communautés insulaires : différenciées mais appauvries

Le territoire européen est riche de plusieurs îles et archipels dont la distribution couvre l'ensemble du gradient latitudinal et longitudinal du continent. Cela permet une comparaison informative de la richesse et de la spécificité de leurs communautés de papillons. Le gradient latitudinal discuté plus haut se vérifie également dans le cas des îles. Les voyages en Islande ne sont pas les plus pertinents pour observer des papillons puisque ne s'y trouvent que des espèces qui recolonisent l'île chaque année depuis le continent, comme la Belle-Dame ou le Vulcain. Au total, ce sont moins de cinq espèces de Papilionoidea qui peuvent y être observées pendant la belle saison.

À l'autre extrémité du gradient, Chypre ou la Sardaigne sont riches de plusieurs dizaines d'espèces, qui réalisent l'ensemble de leur cycle de développement sur place. Ces îles sont également des lieux d'arrivée pour des égarés ou des colonisateurs tropicaux ou proche-orientaux pour ce qui est de Chypre. Située à une latitude intermédiaire, l'Angleterre est riche d'une petite soixantaine d'espèces, soit presque une dizaine de plus que Chypre et presque autant que la Corse. Cette apparente anomalie positive de diversité s'explique par la surface de l'île, beaucoup plus grande que les autres. La théorie de la biogéographie insulaire proposée par MacArthur et Wilson en 1957 formule le cadre conceptuel permettant de comprendre les différences de diversité entre les îles. Deux paramètres fondamentaux viennent s'ajouter à la latitude : l'éloignement par rapport au continent le plus proche, susceptible d'envoyer des migrants coloniser l'île et la surface de l'île, proportionnelle à la diversité des habitats qui s'y trouvent et donc au potentiel d'accueil de l'île. L'âge de l'île est également positivement corrélé à sa richesse, parce que le temps a laissé les espèces arriver et éventuellement se différencier sur place. Dans le cas de l'Angleterre, la latitude est moyenne mais la superficie est grande et la distance qui sépare ce pays du reste du continent européen est faible — le niveau de la Manche a de plus souvent été très réduit durant les périodes glaciaires récentes. L'Irlande, située à la même latitude, est beaucoup plus pauvre en papillons et la communauté est un sous-échantillon du cortège anglais, signe que les colonisations se sont faites très majoritairement par l'Angleterre et non depuis le continent situé beaucoup plus loin. Le pool de départ est donc plus réduit et la surface de l'île bien plus petite que celle de sa voisine. Au-delà de l'effet de latitude, le cas de l'Islande est parlant pour illustrer l'effet de l'éloignement

d'une île par rapport au continent le plus proche. Il existe bel et bien en Norvège et en Finlande des espèces capables de vivre à des latitudes comparables à celles de l'Islande, comme les Nacrés nébuleux (*Boloria improba*) et polaire (*Boloria polaris*) ou encore l'Ambré (*Colias hecla*) et le Virescent (*Colias tyche*), mais elles n'ont sans doute jamais pu coloniser l'Islande située à plus de 1 000 kilomètres des côtes norvégiennes et apparue il y a seulement une quinzaine de millions d'années. Les cortèges insulaires sont donc appauvris par rapport à leurs homologues continentaux, et ce d'autant plus que les îles en sont éloignées et de superficie réduite. Néanmoins, les îles abritent souvent des lignées qui leur sont propres, c'est-à-dire des espèces ou des sous-espèces endémiques. Pour comprendre l'apparition d'une espèce endémique, il est nécessaire d'examiner le scénario de colonisation d'une île par une espèce de papillon. Cet événement est rare, d'autant plus que la distance entre l'île et le continent est grande et il concerne donc en général une femelle fécondée ou de façon rarissime quelques papillons. Dans le cas où ces égarés parviennent à trouver sur place les conditions qui permettent leur reproduction, leur tout petit nombre fonde une nouvelle population. Or, par effet d'échantillonnage, ces quelques fondateurs peuvent ne pas tout à fait correspondre à la norme de leur population d'origine. S'il existe un fondement génétique à cet écart, ce qui était exceptionnel dans la population continentale pourra devenir la norme dans la population insulaire. Par ailleurs, le goulot d'étranglement démographique par lequel passe cette population dans les premiers temps accentue l'intensité de la dérive génétique, c'est-à-dire les effets d'échantillonnage survenant à chaque reproduction, ce qui peut entraîner une variation considérable des caractéristiques moyennes (morphologiques, biochimiques,

comportementales) de la population. La conjonction de l'effet fondateur et d'une dérive génétique intense cause donc souvent la différenciation rapide de lignées insulaires par rapport aux lignées continentales. La colonisation des îles méditerranéennes et Égées par les Agrestes fournit un bel exemple de radiation évolutive liée à l'insularité. Les Agrestes napolitain (*Hipparchia neapolitana*), de Messine (*Hipparchia blachieri*), de Ponza (*Hipparchia sbordonii*) et de Madère (*Hipparchia madeirensis*) sont tous étroitement apparentés à l'Agreste flamboyant (*Hipparchia aristaeus*) qui peuple la Corse et la Sardaigne. Les Agrestes de Christensen (*Hipparchia christenseni*), de Chypre (*Hipparchia cypriensis*) et de Crète (*Hipparchia cretica*) sont quant à eux apparentés à l'Agreste (*Hipparchia semele*), espèce largement répandue sur le continent. Des différences très subtiles dans les armatures génitales des mâles ou leurs écailles androconiales permettent de les différencier, alors que les motifs alaires sont indiscernables les uns des autres.

L'Europe compte par ailleurs plusieurs îles ou archipels situés en position péri-phérique, ce qui teinte leurs communautés de papillons d'une touche d'exotisme. Chypre héberge par exemple l'essentiel des populations européennes d'Astéropes (*Ypthima asterope*), une espèce largement répandue au Proche et au Moyen-Orient, ce qui est aussi le cas du Faux-Cuivré d'Acamas (*Cigaritis acamas*) ou de l'Azuré de Beyrouth (*Luthrodes galba*). Un constat semblable peut être fait en examinant les communautés de l'archipel des îles Égées orientales sur lesquelles vivent des espèces plus largement distribuées en Turquie et qui atteignent là leur limite occidentale sur l'une ou l'autre de ces îles. Le Myrtil de Zeller (*Maniola telmessia*), la Thécla du Caucase (*Satyrium ledereri*)

ou l'Hespérie de Stauder (*Muschampia stauderi*) appartiennent à cette catégorie.

Les archipels des Canaries, des Açores et de Madère sont également traités dans ce guide. Ils sont politiquement rattachés à l'Espagne pour le premier et au Portugal pour les deux autres. Les cortèges qui peuplent ces îles sont principalement composés d'espèces d'origine paléarctique. Ainsi, pour les Canaries, qui comptent sur leur sol une trentaine d'espèces, Wiemers (1995) indique que 75 % sont d'origine paléarctique, 16 % d'origine éthiopienne, 6 % d'origine néarctique et 3 % d'origine orientale. Les Canaries et les Açores sont des îles volcaniques. Les Canaries sont âgées d'environ 20 millions d'années, tandis que les îles des Açores se sont formées au cours des 5 derniers millions d'années. Leurs communautés se sont construites d'événements de colonisation par des espèces continentales qui ont traversé l'océan qui sépare ces îles des continents plus ou moins proches. Cela explique par exemple que peu d'espèces

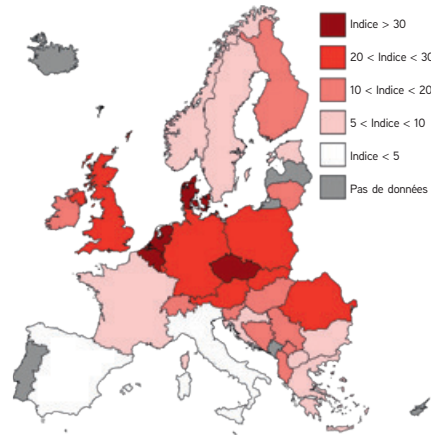
d'origine néarctique s'y retrouvent du fait de l'éloignement plus important de cette région du monde. Seules quelques espèces naturellement migratrices comme le Monarque ont pu s'y égarer et y fonder ainsi des populations (perdant par ailleurs au passage leur caractère migrateur). Selon la durée qui nous sépare actuellement de ces événements fortuits, les lignées insulaires ont pu donner ici aussi naissance à des sous-espèces ou des espèces endémiques de ces archipels, voire de certaines îles seulement. Ces cortèges ont de surcroît été quelque peu modifiés lors des périodes historiques par des introductions liées à l'homme. C'est ainsi que la Piéride du chou ou la Piéride de la rave sont arrivées sur ces îles, il y a quelques décennies pour la première, sans doute un peu plus pour la seconde. Les communautés insulaires sont donc particulières en ce sens qu'elles sont un sous-échantillon de cortèges continentaux y semant leurs espèces à la volée, ces dernières pouvant évoluer en des lignées distinctes au cours du temps.

PRINCIPALES MENACES PESANT SUR LES PAPILLONS D'EUROPE

Une fois n'est pas coutume, je commence cette section de mauvais augure par la présentation d'une carte : celle de l'état de conservation des Papilionoidea dans les pays européens. Il existe dans la plupart des pays des inventaires appelés listes rouges, dont l'objectif est de référencer l'état des populations des espèces d'un groupe taxonomique. Ce sont en général des experts nationaux qui décident, sur la base de données diverses, d'attribuer un statut à chaque espèce pour le pays parmi les suivants : préoccupation mineure, quasi menacé, vulnérable, en danger d'extinction, en danger critique d'extinction, données

insuffisantes, non applicable et non évalué. La carte présentée ci-dessous correspond à un travail de synthèse et d'homogénéisation des listes rouges des pays européens. Les auteurs de ces travaux (Maes *et al* 2019) ont attribué à chaque espèce un score en fonction de son statut de conservation dans la liste rouge nationale, par exemple 100 pour une espèce éteinte dans ce pays, 80 pour le statut en danger critique d'extinction, 50 pour une espèce en danger d'extinction, 30 pour la catégorie vulnérable, 20 pour une espèce quasi menacée et 1 pour une espèce en statut de préoccupation mineure.

La carte ci-contre présente la moyenne des scores des espèces en liste rouge pour chaque pays. La géographie européenne de la conservation des papillons montre tout d'abord que les pays méditerranéens ont des populations plutôt bien conservées avec des moyennes inférieures à 10, voire à 5, pour l'Italie et l'Espagne. Cela signifie qu'une espèce tirée au hasard dans ces cortèges a de bonnes chances d'avoir le statut de préoccupation mineure. En revanche, il existe en Europe occidentale et centrale des régions où les populations de papillons sont particulièrement menacées : ce sont le Benelux, le Danemark et la République tchèque. Avec un indice moyen supérieur à 30, cela signifie qu'une espèce prise au hasard dans ces pays est vulnérable. Dans le détail, ce ne sont pas moins de 15 % des espèces vivant historiquement en Hollande qui en ont aujourd'hui disparu. Ce chiffre grimpe même à 20 % pour la Flandre belge ! Comment expliquer ces chiffres alarmants ? Il faut tout d'abord savoir que le Royaume-Uni a perdu 97 % de ses prairies abondamment fleuries, 80 % de ses pelouses calcaires, 50 % de ses forêts matures et 40 % de ses landes sauvages. Voilà un véritable massacre environnemental, un point capital sur lequel je me permets d'insister lourdement. Alors que nous sommes quotidiennement alertés sur le problème des changements climatiques par une couverture médiatique intense, nous avons tendance à penser que la crise de la biodiversité constatée actuellement dans nos pays trouve là ses principales causes. Il s'agit là d'une erreur grave. Il ne fait aucun doute que les changements climatiques auront de lourdes conséquences sur le vivant dans les années à venir et que l'intensité de leurs effets va aller crescendo. Cependant, la carte présentée ici, qui montre des états de conservation variables des papillons à de petites échelles spatiales, met presque hors de cause les



État de conservation des papillons dans les pays européens. L'indice de conservation présenté ici a été calculé à partir des espèces des listes rouges de chaque pays auxquelles un score a été attribué en fonction de leur état de conservation (plus grand lorsque l'espèce est plus menacée). D'après Maes et al 2019.

changements climatiques. Comment le changement climatique pourrait être responsable d'un état de conservation calamiteux en Flandre belge alors qu'il est en moyenne bien meilleur en France et au Luxembourg ? Cet état de fait très alarmant tire son origine de la dégradation des habitats du fait des activités anthropiques au premier rang desquelles figure l'agriculture. Dans leur étude de 2006, Van Swaay *et al.* ont analysé les différentes causes des déclinés de 71 espèces menacées de papillons d'Europe afin de les ordonner. Leurs résultats indiquent que les deux premières menaces qui pèsent sur ces espèces sont d'abord le drainage des milieux humides, pour presque la moitié d'entre elles, la conversion d'espaces naturels en terres agricoles utilisées intensivement intervenant pour environ 80 %. Notre agriculture est donc bien responsable au premier chef de cette crise (et le drainage des milieux naturels humides a souvent pour fonction l'utilisation des terres à des fins agricoles). Selon ces travaux, le changement climatique arrivait, pour

expliquer l'état de conservation de 2006, en avant-dernière position des 14 types de menaces proposées, juste devant le prélèvement de spécimens par les collectionneurs. Parmi les 5 causes les plus importantes des déclinés figure aussi l'abandon des terres agricoles à la succession écologique, qui conduit dans une grande partie du territoire européen tempéré à une fermeture des milieux, d'abord par un couvert arbustif puis par une forêt. Les milieux herbacés, qui abritent une diversité floristique particulièrement élevée, sont parmi les plus riches en papillons. Ces milieux ne sont pas incompatibles avec une agriculture peu intensive, en particulier le pâturage à faible charge, qui a le mérite de bloquer ou ralentir le déroulement de la succession écologique. L'abandon de ce dernier, peu rentable, dans une grande partie de l'Europe tempérée, conduit à la perte généralisée des habitats ouverts, notamment des pelouses sèches en milieu calcaire. Les espèces d'origine méditerranéenne qui trouvent là des îlots d'habitats favorables à plus haute latitude sont particulièrement touchées, et ce pattern n'est pas pour rien dans le statut de conservation moyen plus faible des pays tempérés par rapport à ceux de la région méditerranéenne. Cet état des lieux des menaces pesant sur nos papillons, aussi alarmant soit-il, me semble toutefois porteur d'espoir. J'aurais en effet été beaucoup plus pessimiste si le changement climatique était ressorti premier de la liste des causes de déclin, tant agir sur cette perturbation mondiale apparaît complexe (puisque pour l'instant, il ne se passe pas grand-chose d'effectif). Agir sur la qualité de notre environnement à l'échelle d'une région, d'un pays, voire d'un continent, paraît moins difficile. Rendre à nouveau notre surface agricole perméable à la biodiversité est possible. Faire cette révolution paysagère a deux mérites. Le premier est son efficacité à court terme. Étant donné le

temps de génération relativement court des papillons et autres insectes, les réponses démographiques à des mesures agri-environnementales conçues avec les biologistes de la conservation seront rapides et donc presque immédiatement visibles (quelques années suffisent) par l'ensemble des personnes qui les ont mises en œuvre ainsi que par leurs détracteurs, ce qui me paraît au moins aussi important. Le second avantage est une facilitation sur le long terme de l'adaptation des espèces concernées aux changements climatiques. La création d'un maillage assez dense d'environnements favorables sur le territoire national fournit aux espèces dépendantes de ces milieux le moyen de disperser vers des habitats situés par exemple plus au nord ou plus en altitude. Or, favoriser la dispersion sera un enjeu clé de la préservation de la biodiversité dans le contexte des changements climatiques. Les habitats vont en effet être bouleversés bien plus qu'ils ne le sont déjà aujourd'hui. Certains territoires autrefois susceptibles d'héberger telle ou telle espèce ne le pourront plus. À l'inverse, d'autres parcelles auparavant défavorables à ces mêmes espèces vont devenir des terres d'accueil potentielles. Si les environnements qui séparent ces deux types de parcelles sont imperméables à la dispersion des papillons, les zones favorables resteront hélas hors d'atteinte et les populations finiront tout simplement par disparaître. L'ordre de grandeur des distances de dispersion de la plupart des espèces de papillons est le kilomètre. C'est avec ce type de données (qui concerne également bien plus de groupes taxonomiques) qu'il faut réfléchir à la gestion territoriale. Voilà donc le défi que tout un chacun devrait faire sien : donner un second souffle presque immédiat à la biodiversité tout en la préparant à un avenir dont il est certain qu'il la modifiera profondément malgré nos efforts. Certains jugeront peut-

être incongrue la présence de tels propos dans un guide d'identification dont ce n'est pas le sujet. Je pense au contraire que le naturalisme purement contemplatif et récréatif doit désormais se doubler d'un naturalisme proactif en matière de gestion environnementale. Les connaissances diffusées par ce livre, accumulées lors de séances d'observation ou à l'occasion de

discussions entre amis partageant la même passion pour le vivant, ont un rôle à jouer dans le chantier immense qui se présente à nous. Elles peuvent servir à proposer, à argumenter et à être diffusées ou tout simplement à comprendre les problèmes et à agir en connaissance de cause lorsqu'il nous est demandé de glisser un bulletin de vote dans l'urne.

COMMENT UTILISER CE GUIDE

Les clés de détermination

Ce livre est conçu pour permettre l'identification de l'ensemble des espèces de Papilionoidea susceptibles d'être observées dans la zone géographique sélectionnée. Les clés de détermination proposées constituent l'élément fondamental d'une démarche scientifique permettant de conclure à l'identité d'un papillon. Le lecteur trouvera ici une clé complète en face supérieure et une autre, exhaustive également, en face inférieure. Ces deux clés de détermination fonctionnent de façon totalement indépendante mais il est bien évident que disposer de photographies recto-verso permet de pratiquer les deux clés de détermination afin d'assurer le diagnostic. Toutefois, l'indépendance des deux clés offre aussi l'avantage de permettre d'aller le plus loin possible, c'est-à-dire jusqu'à l'identification de l'espèce dans la majorité des cas, sur la base d'une photographie d'une unique face. Dans les cas où la seule face disponible n'est pas suffisante, l'incertitude est explicitement intégrée à la clé de détermination puisque les espèces non différenciables sont intégrées dans le même bloc et leurs noms réunis dans un même encart de renvoi aux pages monographiques. Cette structure est également censée permettre au lecteur qui

a pratiqué plusieurs fois la détermination d'intégrer le fait que pour telle ou telle espèce le recto ou le verso seul est insuffisant. Averti, il saura dès lors que sur le terrain, il lui faudra obtenir les deux faces pour affiner ses identifications.

L'utilisation d'une clé de détermination est sans aucun doute la meilleure façon de progresser dans ses capacités d'identification, parce qu'elle repose sur une méthode rigoureuse et scientifique basée sur l'observation de critères morphologiques et biogéographiques. Les clés proposées ici ne fonctionnent pas tout à fait comme celles d'autres ouvrages, dans la mesure où elles reposent sur la comparaison visuelle d'espèces semblables réunies dans des blocs. Elle permet donc d'avoir sous les yeux, en même temps, les espèces susceptibles d'être confondues et d'éviter au maximum de feuilleter l'ouvrage et de revenir en arrière pendant la détermination. En effet, la structure est pensée pour renvoyer le lecteur de façon simple et non équivoque à un bloc d'espèces à comparer. Les critères qui permettent d'accéder au bloc final sont en général faciles à observer et sans ambiguïté. En revanche, au sein d'un bloc d'espèces semblables, il est parfois nécessaire de disposer

de détails précis des motifs alaires ou d'autres particularités morphologiques, faute de quoi la détermination en restera à un champ des possibles comprenant tout ou partie des espèces du bloc atteint lors de la pratique de la clé.

La clé débute par des blocs qui permettent de s'orienter vers l'une des 6 familles de Papilionoidea métropolitains. Cinq de ces 6 familles font l'objet d'une clé dédiée. La Lucine, seule représentante des Riodinidés en Europe, est évacuée dès la clé d'introduction aux familles. Les Nymphalidés sont scindés en 2 clés, l'une pour les Satyrinés et l'autre pour le reste des espèces. La détermination se pratique en parcourant les blocs dans l'ordre dans lequel ils sont proposés. Les critères d'entrée dans un bloc figurent en tête de ce dernier. Si l'un de ces critères n'est pas vérifié, il faut aller au bloc suivant. Le nombre total de blocs dans la section est indiqué. Par exemple, la mention 1/4 en tête d'un bloc indique qu'il peut être nécessaire d'aller jusqu'au 4^e bloc pour trouver un ensemble de critères correspondant au spécimen à identifier.

Il est fondamental, au moins au début de la pratique de la détermination, de bien prendre le temps de lire les critères indiqués au niveau des blocs et de ne pas tomber dans le piège de la comparaison « en regardant les images » qui conduira inexorablement à des erreurs (le diable se cachant souvent dans les détails). Avec l'expérience et l'apprentissage, le lecteur saura directement à quel bloc d'espèces il a affaire et ne sera plus obligé d'en passer par le cheminement qui y conduit (bien que ce parcours ait été réalisé inconsciemment dans sa tête lorsqu'il a observé le papillon). Le meilleur guide d'identification est à mon sens celui dont on s'affranchit progressivement par l'usage, parce que son contenu a diffusé vers l'esprit.

Les motifs alaires et les particularités morphologiques ne sont pas les seuls éléments utiles lors d'une détermination. La biogéographie peut aussi permettre de conclure de façon certaine. L'information biogéographique est donc également intégrée à la clé quand c'est possible et lorsqu'elle est pertinente. Au sein d'un bloc, lorsque deux espèces semblables

Numéro du bloc (ici le 1^{er} parmi 7 blocs au total qu'il faut parcourir dans cet ordre)

Critère d'entrée dans le bloc

1/7 [Fond brun, gris ou orange] ET [antennes crochues dont les insertions sont largement espacées] ET [yeux uniformément brun-noir sans cercle blanc large autour] ET [3 paires de pattes]

Antennes crochues vers l'arrière	Yeux brun-noir uniforme	Antennes crochues vers l'arrière	Antennes pointant légèrement vers l'arrière	Fond brun avec des T oranges	Insertion des 2 antennes espacée
Fond brun	Fond gris avec des T sombres et des T nacrées	Fond gris avec des T blanches	Fond orange		

Quelques exemples permettant d'illustrer les critères d'entrée dans le bloc

Renvoi de page permettant de poursuivre la démarche de détermination

→ Page 34

CLÉ DES HESPÉRIDÉS

Extrait de la clé d'introduction aux familles de papillons. Il est fondamental de prendre connaissance des critères indiqués en tête de bloc pour ne pas commettre d'erreur de détermination.

Premier bloc parmi 3 à parcourir après être arrivé à cette page

1/3 Sur l'AA: [fond jaune pâle à jaune paille] ET [3 ou 4 T noires rectangulaires à l'avant de l'aile]

1.1 Sur l'AA: des T noires partout sur l'aile

Premier sous-bloc et son critère d'entrée. 3 espèces peuvent ici être comparées par les détails indiqués au niveau des légendes.

Second sous-bloc et son critère d'entrée

Les noms de deux espèces dont la distinction est incertaine par la seule observation des ailes se trouvent dans un encart commun. Le pictogramme entre leurs noms indique qu'elles sont en sympatrie dans une petite partie de leur aire de distribution.

2 espèces difficiles à distinguer sans l'examen des genitalia

Renvoi vers la page consacrée à la monographie de l'espèce

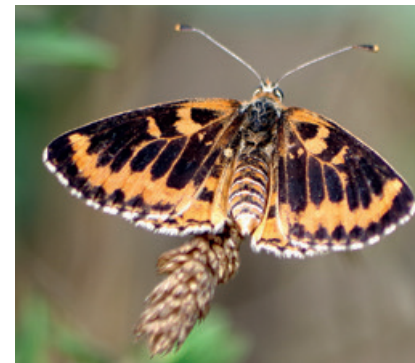
Ce pictogramme indique que les aires de distribution de deux espèces adjacentes ne se chevauchent pas et qu'elles ne peuvent donc pas être confondues.

Fonctionnement d'un bloc de la clé de détermination.

présentent des aires de distribution non chevauchantes, un pictogramme disposé entre les deux renvois de page vient le préciser. Les Piérides soufrées ibérique, des Canaries et des steppes (*Euchloe bazae*, *charlonia* et *penia* respectivement) sont délicates à différencier sur simple base morphologique, mais elles sont totalement allopatriques, ce qui rend leur identification évidente en fonction du lieu de l'observation. Pour d'autres paires d'espèces, les aires de distributions sont très légèrement recouvrantes, au niveau d'une zone de contact, ce qui est également précisé par un pictogramme, légèrement différent. Le Flambé (*Iphiclides podalirius*) et le Voilier blanc (*Iphiclides feisthamelii*) constituent un exemple de ce cas de figure. Le premier vole dans une grande partie de l'Europe quand le second peuple la péninsule Ibérique. Les deux aires de distributions se chevauchent dans les Pyrénées-Orientales et l'Aude. Au sein d'un bloc d'espèces semblables,

la conclusion vient de la comparaison des critères mentionnés directement sur les photographies au moyen de traits de légendes. Parfois, il est tout simplement impossible, sur la base d'une photographie, de parvenir à une détermination certaine avec une seule des deux faces, tant les ressemblances entre les deux espèces sont grandes (genre *Melitaea* ou *Hipparchia* par exemple). Cela est en général indiqué par un petit texte explicatif associé à un panneau « attention ».

Dans les clés, seuls sont indiqués les critères morphologiques permettant de distinguer une espèce des quelques-unes qui lui ressemblent beaucoup et qui sont incluses dans le même bloc. Une description morphologique plus précise figure dans la monographie consacrée à chaque espèce. Toutes les populations d'êtres vivants sont variables et les papillons n'échappent à pas cette règle. Par conséquent, il n'est pas impossible de rencontrer dans la nature un



Photographies montrant une *Mélitée du Bouillon-blanc* (*Melitaea trivialis*) à gauche et un *Cuivré écarlate* (*Lycaena hippothoe*) à droite. Ces deux individus sont aberrants, leurs motifs alaires résultant d'anomalies génétiques ou développementales. L'utilisation des clés de détermination sur ces individus est impossible, mais l'expérience permet de les identifier.

individu qui ne rentre pas dans les critères proposés. La clé de détermination ne peut pas tenir compte de toute cette variabilité individuelle (ensemble de sous-espèces, de formes ou d'aberrations individuelles), ce qui conduira là encore à une impossibilité de détermination de temps en temps.

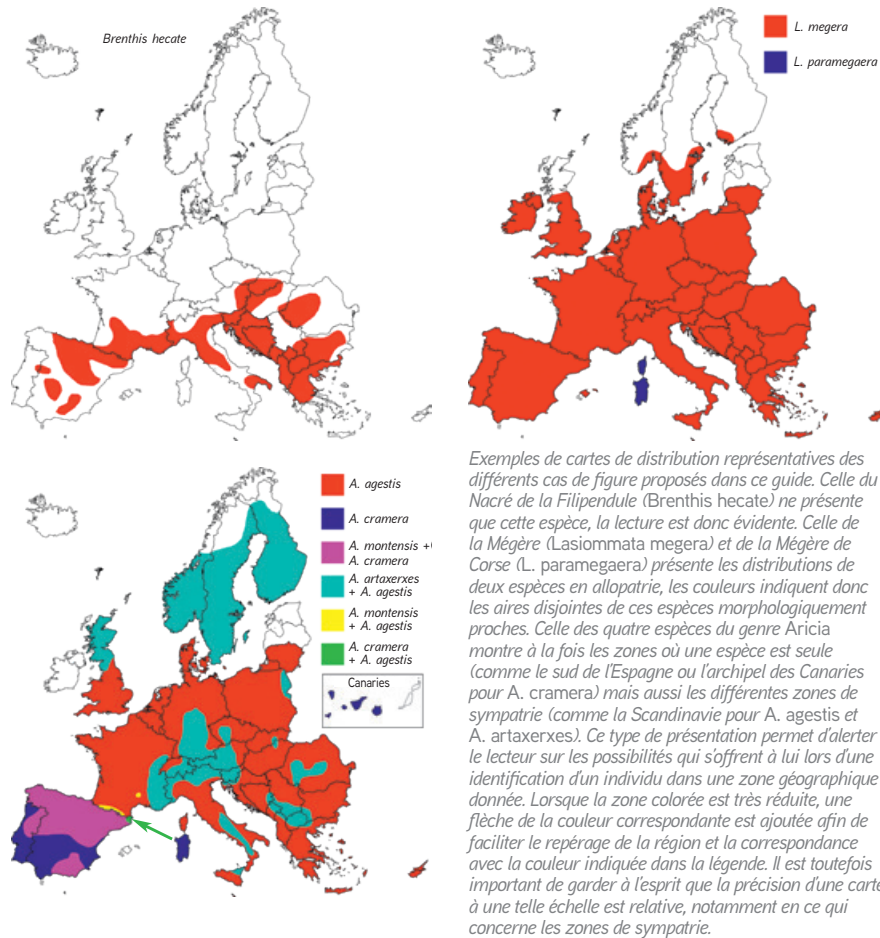
Je conseille par ailleurs, au moins au début, de pratiquer la détermination sur plusieurs individus lorsque c'est possible, afin de diminuer le risque d'erreur ou d'échec lié à cette variabilité intraspécifique. Je renvoie également le lecteur à d'autres ouvrages insistant sur cette variabilité à l'échelle européenne, comme celui de Patrice Leraut (2016).

Les monographies

Chaque espèce fait l'objet d'une monographie présentant les principaux éléments de sa biologie, de son écologie et de sa systématique, en plus de fournir une carte de distribution et une description morphologique détaillée sur la base de photographies légendées. Les quelques pages qui suivent sont dédiées à l'explication des informations apportées dans chaque monographie. Le bandeau supé-

rieur indique le nom vernaculaire français et scientifique de l'espèce. En dessous de l'encart contenant les photos de l'espèce figurent les informations suivantes :

- **La carte de distribution** : les données nécessaires à la réalisation de ces cartes de distribution proviennent majoritairement du projet LepiDiv mené par Martin Wiemers, Alexander Harpke, Oliver Schweiger, Josef Settele *et al.* Ce sont des milliers de données qui sont ici centralisées pour produire les aires de distribution des papillons d'Europe (à l'exception des archipels des Canaries, de Madère et des Açores). J'ai complété ou précisé ces données par d'autres provenant de publications concernant des espèces ponctuelles, notamment pour préciser la répartition de certaines sous-espèces. À l'échelle du continent européen, il est bien évident que les cartes ne peuvent pas rendre compte de la réalité dans ses moindres détails, d'autant que les aires de distribution sont des entités variables dans le temps, hélas dans le sens d'une contraction pour de nombreuses espèces. Je prie donc le lecteur de les prendre pour ce qu'elles sont, à savoir des représentations d'ensemble, et le renvoie à des atlas régionaux pour des données plus détaillées. Près de 90 cartes de répartition



Exemples de cartes de distribution représentatives des différents cas de figure proposés dans ce guide. Celle du Nacré de la Filipendule (*Brenthis hecate*) ne présente que cette espèce, la lecture est donc évidente. Celle de la Mégère (*Lasiommata megera*) et de la Mégère de Corse (*L. paramegaera*) présente les distributions de deux espèces en allopatrie, les couleurs indiquent donc les aires disjointes de ces espèces morphologiquement proches. Celle des quatre espèces du genre *Aricia* montre à la fois les zones où une espèce est seule (comme le sud de l'Espagne ou l'archipel des Canaries pour *A. cramera*) mais aussi les différentes zones de sympatrie (comme la Scandinavie pour *A. agestis* et *A. artaxerxes*). Ce type de présentation permet d'alerter le lecteur sur les possibilités qui s'offrent à lui lors d'une identification d'un individu dans une zone géographique donnée. Lorsque la zone colorée est très réduite, une flèche de la couleur correspondante est ajoutée afin de faciliter le repérage de la région et la correspondance avec la couleur indiquée dans la légende. Il est toutefois important de garder à l'esprit que la précision d'une carte à une telle échelle est relative, notamment en ce qui concerne les zones de sympatrie.

présentent les distributions de plusieurs espèces ensemble. Ces cartes composites permettent, dans le cas où plusieurs espèces semblables possèdent des aires de distribution disjointes ou partiellement recouvrantes, de montrer ces aires sur une même carte et ainsi de mettre en évidence les zones d'allopatrie et de sympatrie. En cela, ces cartes constituent une aide supplémentaire à la détermination d'une espèce. À titre d'exemple, l'observation d'un Azuré présentant les caractéristiques d'un *Pseudophilotes baton* ou *vicrama* dans les Balkans ne peut correspondre qu'à ce dernier, alors qu'en France, il s'agit forcément

du premier. En revanche dans la zone de contact entre les deux espèces situées à l'est de l'Italie, les deux sont possibles et un examen plus détaillé sera nécessaire. Les cartes composites montrent cela de façon explicite et sont donc répliquées dans les monographies des espèces concernées avec des légendes explicatives.

À droite de la carte de distribution sont indiquées :

– **Le statut de conservation en Europe :** les pictogrammes reprennent les abréviations



Pictogrammes indiquant le degré de menace climatique sur l'espèce considérée. Les pictogrammes rouge, jaune et vert indiquent un risque d'extinction élevé, modéré et faible respectivement, du fait du changement climatique à l'horizon 2080. Le pictogramme gris indique que ce risque n'a pas été estimé pour cette espèce ou bien que sa distribution actuelle n'est pas beaucoup influencée par des facteurs climatiques.

types de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), à savoir LC (préoccupation mineure), NT (quasi menacé), VU (vulnérable), EN (en danger d'extinction), CR (en danger critique d'extinction), DD (données insuffisantes), NA (non applicable) et NE (non évalué). Ces statuts sont tirés de la liste rouge européenne pour les papillons (Van Swaay et al 2010).

– **Le degré de menace climatique pesant sur l'espèce au cours du XXI^e siècle :** chacun sait que le climat actuel change de façon rapide, principalement à cause des activités anthropiques. Ces bouleversements rendent et rendront à l'avenir nombre d'habitats actuels inhospitaliers, pour beaucoup de cette règle. D'autres lieux autrefois inhabitables pour certains pourront en revanche être colonisés dans le futur, même s'il est probable que les pertes ne soient d'assez loin pas compensées par les gains. Les aires de distributions de nos papillons sont donc en train d'évoluer rapidement. Les écologues disposent aujourd'hui de moyens permettant de prédire (avec une marge d'erreur plus ou moins grande) l'évolution des aires de distribution d'une espèce sous un scénario climatique donné. Ces techniques reposent sur la modélisation de niche écologique. Le principe consiste à associer la présence ou l'absence actuelle connue d'une espèce à des paramètres environnementaux divers (température, humidité, etc.). Le Groupe d'experts inter-gouvernemental sur l'évolution du climat (Giec) fournit par ailleurs différents scénarios d'évolution du climat, qui se présentent sous la forme de paramètres climatiques par pixel géographique. Sachant ce dont l'espèce étudiée a besoin à l'heure actuelle pour se reproduire, il est donc possible de prédire avec une marge d'erreur l'aire de distribution future (à l'horizon 2080) des espèces actuelles compte tenu des scénarios

envisagés pour le changement du climat. La comparaison de l'aire de distribution actuelle avec celle prédite sous scénario climatique permet d'estimer un risque pour l'espèce de disparaître du territoire considéré. Cela a été réalisé par Settele et al. (2008) et publié sous la forme d'un atlas de risque climatique des papillons d'Europe. Les auteurs ont identifié 6 niveaux de risque de disparition : énorme risque, très grand risque, grand risque, risque modéré, risque faible, risque potentiel mais non évaluable, pour l'instant du fait d'un manque de données ou bien du fait du faible rôle joué par le climat pour expliquer la distribution actuelle. Je propose une version simplifiée de ces statuts en regroupant les deux plus sévères en un seul, tout comme les catégories grand risque et risque modéré. Il est important de préciser que ces statuts dérivent d'une modélisation relativement pessimiste dans laquelle les capacités de dispersion des papillons sont jugées négligeables, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas coloniser les environnements rendus favorables par les changements climatiques. Le pictogramme en forme de soleil rouge indique donc deux choses : que l'aire de distribution actuelle du papillon est très fortement influencée par le climat, et que l'aire de distribution prédite en 2080 est considérablement réduite par rapport à l'aire de distribution actuelle. Le pictogramme en forme de soleil gris indique soit que le risque climatique n'a pas été évalué pour l'espèce considérée (beaucoup d'espèces insulaires n'ont pas

été intégrées à ce travail), soit que l'aire de distribution actuelle est peu influencée par le climat, ce qui concerne beaucoup d'espèces largement répandues en Europe.

– **Le voltinisme** : il s'agit du nombre de générations que l'espèce produit au cours d'une année civile. Ce nombre est souvent variable le long de l'aire de distribution, en lien avec la durée de la période de végétation qui permet au cycle de développement de se réaliser un plus ou moins grand nombre de fois en 12 mois. Chez certaines espèces, il se produit également des générations partielles, c'est-à-dire que des effectifs en général plus faibles que ceux d'une génération complète émergent postérieurement à cette dernière, par exemple en fin d'été ou au début de l'automne. Le plus souvent ces générations partielles ne concernent qu'une partie des populations d'une espèce, notamment celles qui vivent à basse latitude ou à basse altitude. Ces générations sont intimement liées à la disponibilité en nourriture qui permet aux chenilles de poursuivre leur développement plutôt que d'entrer en vie ralentie (diapause). L'existence d'une génération partielle est notée en rajoutant un 0,5 au nombre de générations complètes que produit l'espèce. Les chenilles de plusieurs papillons arctiques ou de haute montagne étalent leur développement sur deux années calendaires. Elles éclosent d'œufs pondus un été, passent un premier hiver à l'état de jeune chenille en diapause (parfois à l'intérieur même de l'œuf) et reprennent leur développement au printemps et durant l'été suivant. Elles rentrent à nouveau en diapause à l'état de chenille d'avant-dernier ou de dernier stade larvaire et terminent leur développement au printemps suivant. Ce type de développement bisannuel est symbolisé par le pictogramme 0,5. J'insiste cependant sur le fait que ces espèces produisent bel et



Exemples de pictogrammes utilisés pour décrire le voltinisme de l'espèce. De gauche à droite, les pictogrammes signifient que l'espèce produit une génération par an, entre 1 et 3 selon les populations, 1 génération suivie d'une génération partielle dans certaines populations et 1 génération par an mais avec un développement larvaire bisannuel.

bien une génération par an puisque des papillons seront observés chaque année. Les effectifs sont toutefois très variables, souvent abondants tous les deux ans et maigres les années complémentaires.

En bas de page figure un tableau présentant la biologie des imagos et celle des larves et chrysalides. Ces informations sont fournies sous forme de pictogrammes très visuels et explicites, permettant une comparaison plus facile entre les espèces. La plupart des traits d'histoire de vie sont tirés de la publication de Middleton-Welling *et al.* (2020). J'ai complété les données manquantes de ce travail de synthèse aussi titanesque que remarquable par d'autres tirées d'observations personnelles, de publications spécifiques, d'ouvrages comme *La Vie des papillons* de Tristan Lafranchis (2015) et de sites comme www.pyrgus.de de Wolfgang Wagner ou encore le site www.lepiforum.org. Voici tout d'abord quelques précisions sur les informations apportées dans la **colonne consacrée à la biologie des imagos**.

- Une série de pictogrammes renseigne sur l'alimentation. Bien que l'image d'Épinal du papillon qui se nourrit du nectar prélevé dans une fleur corresponde au comportement de la majorité des espèces présentées ici, il existe une grande variabilité des comportements alimentaires chez les papillons. Certains imagos qui fréquentent surtout la canopée de boisements ou les ripisylves descendent finalement assez peu sur les fleurs, voire pas du tout, comme le Grand



Série de pictogrammes précisant les comportements alimentaires des papillons. La fleur indique une alimentation floricole, le fruit que l'espèce prélève régulièrement les sucres émanant de fruits très mûrs ou fermentants. La goutte dorée signifie que l'espèce consomme de la sève coulant de blessures d'arbres, et le puceron qu'elle prélève le miellat de ces derniers comme le feraient des fourmis. L'excrément indique la recherche de sels minéraux et de molécules organiques sur les fèces et la goutte d'eau que les papillons sont souvent observés en train de boire sur les sols humides.

Mars changeant (*Apatura iris*). Ils trouvent des sucres sur les fruits pourrissants, dans les écoulements de sève qui suintent sur les troncs blessés, et parfois dans le miellat produit par les colonies de pucerons (comme chez certains Lycénidés Théclines). Des rassemblements de centaines de papillons sont aussi fréquemment rencontrés en été sur des sols humides comme des bords de cours d'eau sablonneux. Les papillons trouvent ici de l'eau et des sels minéraux. Ils peuvent d'ailleurs en profiter pour se poser sur le naturaliste transpirant qui vient les photographier pour rechercher les mêmes substances. Ce comportement est plus fréquemment adopté par certaines espèces que d'autres (et plus souvent par les mâles que les femelles), ce que vient rappeler le pictogramme correspondant. Enfin, il n'est pas non plus rare de constater un attroupelement de Moirés autour d'un excrément de mammifère. Ils recherchent ici un apport minéral mais aussi azoté organique. Le pictogramme correspondant est assez explicite...

- Une série de pictogrammes décrit la façon dont les mâles occupent leur environnement. En effet, le comportement des mâles lorsqu'ils recherchent les femelles et s'approprient ou non un territoire constitue un marqueur important d'une espèce de papillon. Chez certaines comme les Moirés, les mâles partagent l'essentiel de leur temps entre la prise alimentaire et la patrouille de leur environnement à la

recherche de femelles. Un mâle de Collier-de-coraïl (*Aricia agestis*) restera, quant à lui, longtemps posté sur l'un de ses perchoirs favoris en surveillant quelques mètres carrés. Il en décollera pour chasser tout intrus conspécifique ou hétérospécifique qui pénètre cet espace ou pour suivre une femelle détectée depuis son poste de garde. Il manifeste typiquement un comportement territorial. Enfin, il arrive de constater sur le terrain des regroupements de mâles sur les crêtes rocheuses (comme chez le Flambé *Iphiclides podalirius* ou l'Alexanor *Papilio alexanor*) ou côte à côte dans quelques mètres carrés de pelouse (comme chez le Procris *Coenonympha pamphilus*). Il s'agit ici de comportements de type *lekking*, c'est-à-dire des rassemblements compétitifs de mâles, qui peuvent être évalués par les femelles de passage qu'ils ne manqueront pas de poursuivre. Bien sûr, s'il existe des espèces chez lesquelles les mâles montrent pour l'essentiel un type de comportement, pour bien d'autres, ils peuvent alterner entre l'un et l'autre, et se voient donc attribuer l'ensemble des pictogrammes correspondants.



Série de pictogrammes précisant les comportements des papillons mâles. De gauche à droite, ils indiquent un comportement de patrouille, de percheur territorial se manifestant par une agressivité marquée à l'égard de congénères, de percheur non territorial (sans poursuite d'autres papillons) et de *lekking* où les mâles se regroupent dans des zones particulières. Le comportement de hill-topping est décrit par l'utilisation de ce dernier pictogramme.

- Une des séries de pictogrammes rend compte des capacités de dispersion des papillons. Je me suis appuyé ici sur la publication d'Essens *et al.* (2017) « Ecological Determinants of Butterfly Vulnerability across the European Continent ». Le premier axe de l'analyse en composante principale réalisée par les auteurs de ce travail est très corrélé avec

la variable qualitative mesurant la dispersion des espèces intégrées à l'étude. Par conséquent, j'ai considéré les valeurs de ce premier axe comme un bon indice quantitatif des capacités de dispersion des espèces. J'ai coupé la distribution en quartiles. Le quartile inférieur est considéré comme sédentaire (peu de déplacements excédant le kilomètre autour du lieu d'émergence), les deux quartiles médians comme disperseurs modérés (déplacements de quelques kilomètres fréquents, en particulier pour les femelles en quête de lieux de ponte) et le quartile supérieur comme grand disperseur (déplacements réguliers de plusieurs dizaines, voire centaines de kilomètres possibles et réguliers pour l'espèce concernée). Les papillons qui adoptent un comportement migratoire marqué au sens de déplacements latitudinaux ou altitudinaux annuels réguliers ont un pictogramme de bon disperseur associé à une double flèche en aller-retour.



Série de pictogrammes précisant les capacités de dispersion des papillons d'Europe. De gauche à droite, ils indiquent une dispersion faible (sédentarité), une dispersion modérée de quelques kilomètres au maximum pour l'essentiel des individus, une dispersion très forte sur des distances excédant très souvent la dizaine de kilomètres et pouvant parfois atteindre des centaines de kilomètres. Le dernier pictogramme indique qu'en plus de fortes capacités dispersives, l'espèce adopte des comportements migratoires marqués avec des déplacements latitudinaux ou altitudinaux prévisibles au cours de l'année.

La colonne consacrée à la biologie des chenilles et des chrysalides fournit quelques informations sur ces stades de développement.

- La nourriture des chenilles est indiquée sous forme de pictogrammes. Si la majorité d'entre elles se nourrit des parties végétales de la plante (feuilles et tiges), une part non négligeable consomme les fleurs et fruits de la plante hôte ou encore les bourgeons.



Série de pictogrammes précisant la prise alimentaire des chenilles. De gauche à droite, ils indiquent que ces dernières consomment les feuilles, les tiges, les bourgeons ou les fleurs et fruits de la plante hôte.

- La localisation des chenilles et des chrysalides renseigne sur les comportements de ces stades fondamentaux au bon développement du papillon. Les chenilles de nombreuses espèces de papillons dont les plantes hôtes sont herbacées se nourrissent de nuit en montant sur les parties végétatives de la plante alors qu'elles passent la journée dissimulées au pied de cette dernière. Ce type de comportement est indiqué par l'emploi du pictogramme montrant la chenille sur le sol associé à celui qui indique sa présence dans la végétation herbacée. Le pictogramme montrant une chenille ou une chrysalide sur fond brun indique qu'elle passe l'essentiel de son temps à l'abri dans la litière ou que la métamorphose s'y déroule.

- Enfin, de nombreuses espèces de *Lycénidés* entretiennent des relations durables variant de la symbiose au parasitisme avec des fourmis. Ces papillons, qualifiés de myrmécophiles, voient souvent leurs chenilles gardées par des fourmis qu'elles nourrissent fréquemment de sécrétions riches en glucides et en acides aminés produites par des glandes. Les chenilles peuvent même effectuer tout ou partie de leur développement au sein de la fourmilière. La spécificité taxonomique de ces relations est très variable, certaines espèces n'étant associées de façon connue qu'à une seule espèce de fourmi quand d'autres peuvent être entretenues par des fourmis de nombreuses espèces appartenant à différents genres. La signification de l'ensemble des pictogrammes utilisés dans les monographies et les clés de détermination est rappé-



Série de pictogrammes relatifs à la localisation des chenilles et des chrysalides. De gauche à droite, les pictogrammes indiquent que les chenilles et chrysalides sont respectivement sous terre pour les pictogrammes sur fond marron (par exemple dans une fourmilière), au sol, à la base de la plante hôte, sur ou sous une pierre pour les pictogrammes reposant sur un substrat brun, dans la végétation herbacée, arbustive ou arborescente pour les pictogrammes représentant de l'herbe, un buisson et un arbre. Le pictogramme en forme de fourmi indique que la chenille ou la chrysalide est gardée par des fourmis, voire que ces stades de développement se déroulent à l'intérieur même de la fourmilière.

lée sur les deux rabats de couverture du présent ouvrage.

Les encarts « Le saviez-vous » racontent un élément supplémentaire de l'histoire naturelle de l'espèce considérée.

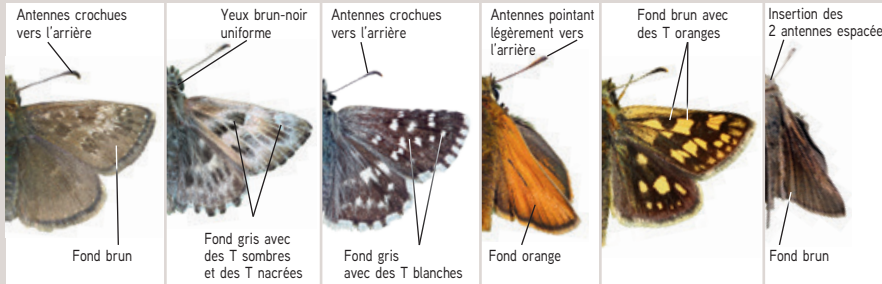
Cela peut être une anecdote comportementale, comme une préférence des imagos pour le nectar de telle ou telle plante, une curiosité physiologique ayant fait l'objet d'une publication, une controverse, un parti pris taxonomique ou systématique d'autres auteurs pour cette espèce. L'objectif de ce petit ajout à la monographie est d'associer l'espèce à quelque chose d'un peu moins conventionnel que les informations apportées par ailleurs. Mon expérience d'enseignant m'a appris que mes étudiants retenaient davantage d'espèces si le nom était relié à une petite histoire naturaliste ! Tel est le sens de cette section insolite. Un nom vernaculaire anglais est également indiqué dans cet encart, ce qui peut être utile lors de voyages.

Les informations apportées sous forme de texte comprennent une description de l'habitat, la gamme d'altitude utilisée ainsi qu'une brève description du comportement

de ponte. La liste des plantes hôtes des larves est essentiellement tirée de la liste exhaustive de Clarke (2022) complétée par des informations tirées de publications spécifiques.

La rubrique « Systématique et diversité » présente les informations les plus importantes concernant la diversité infraspécifique de l'espèce traitée ou ses relations phylogénétiques avec d'autres espèces. Il est important de préciser que la liste des sous-espèces présentée dans cet encart est rarement exhaustive et ne retient que les taxons les plus consensuels et/ou largement distribués. Pour certaines espèces, ce sont en effet plusieurs dizaines de sous-espèces qui ont été décrites, parfois sans grand fondement, certains auteurs considérant par ailleurs des sous-espèces comme de simples formes ou ne les reconnaissant tout simplement pas. Je tire l'essentiel de ces informations de Leraut (2016), du site www.funet.fi de Markku Savela et du site www.lepiforum.org. Elles sont complétées par des données directement extraites d'articles scientifiques concernant l'une ou l'autre des espèces traitées.

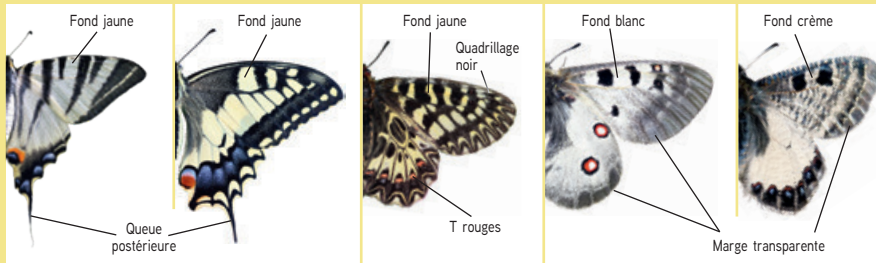
1/7 [Fond brun, gris ou orange] ET [antennes crochues dont les insertions sont largement espacées] ET [yeux uniformément brun-noir sans cercle blanc large autour] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES HESPÉRIDÉS

→ Page 34

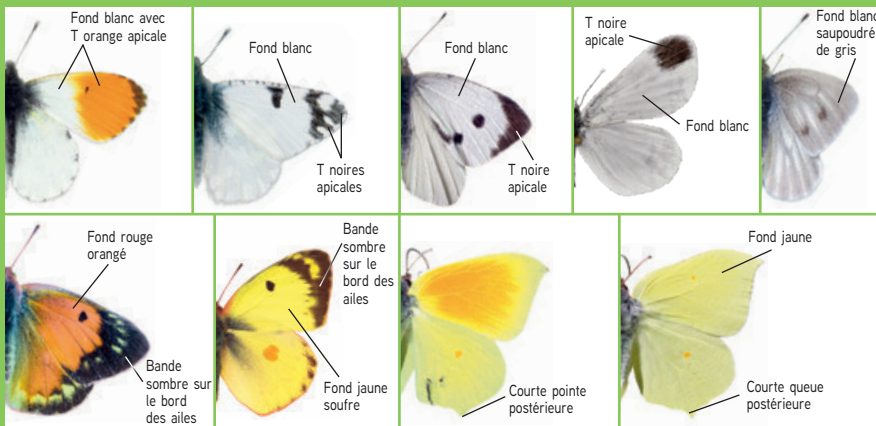
2/7 [[Fond blanc ou crème avec la marge des ailes transparente et des grosses T noires sur l'AA] OU [fond jaune avec des T noires et rouges sans queue postérieure] OU [fond jaune avec 1 queue postérieure]] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES PAPILIONIDÉS

→ Page 40

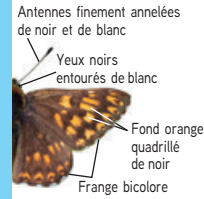
3/7 [Fond blanc (parfois saupoudré de gris mais jamais quadrillé de noir), jaune, orange ou rouge orangé] ET [pas de TNPB] ET [pas de longue queue postérieure (1 courte pointe est possible)] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES PIÉRIDÉS

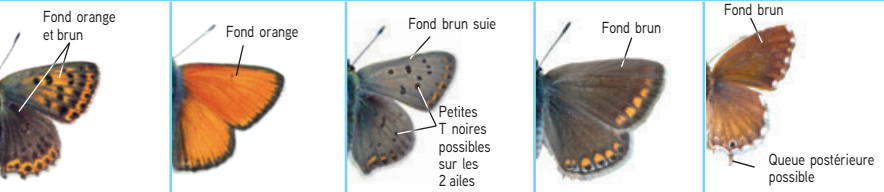
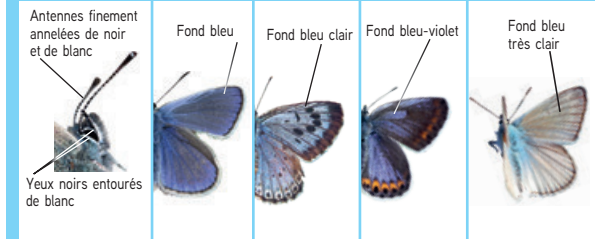
→ Page 43

4/7 [Yeux noirs entourés de blanc] ET [dessus exactement comme cette photo]



LUCINE (RIODINIDÉ)
→ Page 350

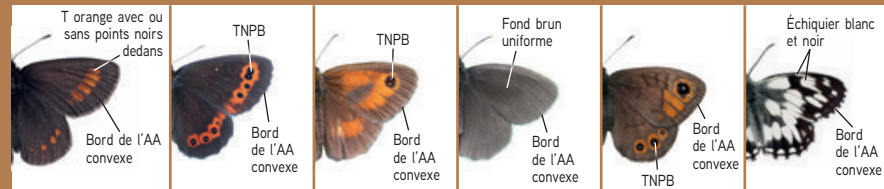
5/7 [Yeux noirs ou gris entourés de blanc (exceptionnellement de roux)] ET [antennes finement annelées de noir et blanc] ET [fond bleu, brun ou orange] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES LYCÉNIDÉS

→ Page 54

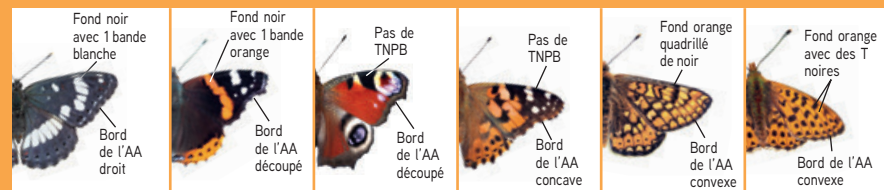
6/7 [2 paires de pattes] ET [[au moins 1TNPB ou TNPBL ou 1 rangée de T orange contenant ou non des points noirs ou des T noires cerclées de jaune] OU [couleur de l'AA brune ou noire uniforme] OU [fond en échiquier noir et blanc sans T orange]] ET [bord de l'AA convexe ou droit]



CLÉ DES NYMPHALIDÉS SATYRINÉS

→ Page 92

7/7 [2 paires de pattes] ET [pas de TNPB ni de points noirs dans des T oranges sur fond noir, ni de T noires cerclées de jaune] ET [couleur de l'AA pas brune ou noire uniforme] ET [bord de l'AA concave, découpé, droit ou convexe]

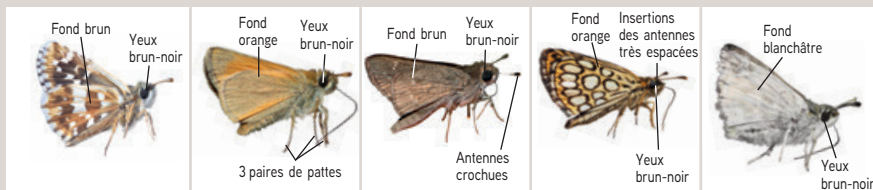


CLÉ DES NYMPHALIDÉS HORS SATYRINÉS

→ Page 79

CLÉ DES FAMILLES DE PAPILLONS

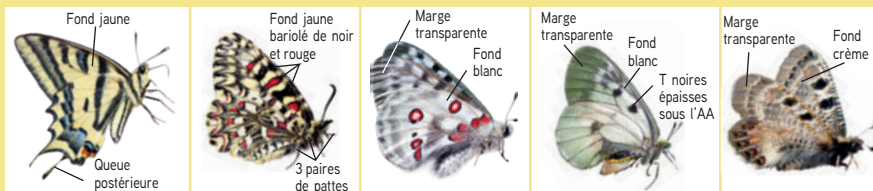
1/7 [Fond brun, gris, orange ou blanchâtre] ET [antennes crochues dont les insertions sont largement espacées] ET [yeux uniformément brun-noir sans cercle blanc large autour] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES HESPÉRIDÉS

→ Page 37

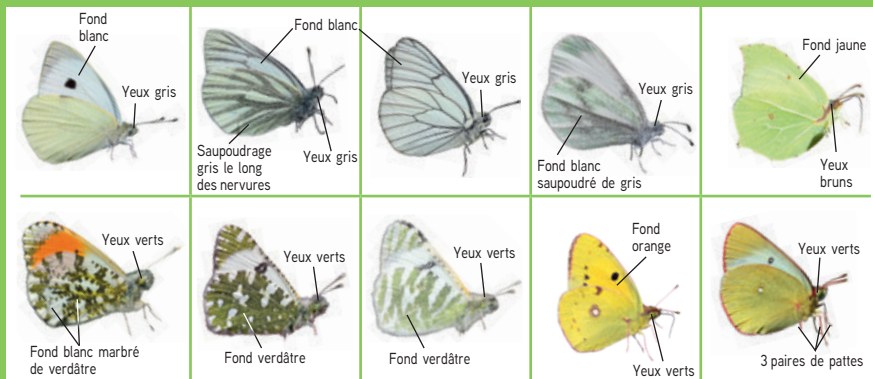
2/7 [[Fond jaune avec une longue queue postérieure] OU [fond jaune bariolé de noir et rouge] OU [fond blanc ou crème avec une partie des ailes transparente et des T noires épaisses sous l'AA]] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES PAPILIONIDÉS

→ Page 42

3/7 [Fond jaune, blanc, marbré de verdâtre, saupoudré de gris ou orange] ET [yeux verts, gris ou bruns non entourés de blanc] ET [3 paires de pattes]



CLÉ DES PIÉRIDÉS

→ Page 49

CLÉ DES FAMILLES DE PAPILLONS

4/7 [Yeux noirs cerclés de blanc] ET [antennes finement annelées de noir et blanc] ET [3 paires de pattes] ET [dessous comme la photo]



LUCINE (RIOIDINÉS)
→ Page 350

5/7 [Yeux noirs (rarement brun-gris) cerclés de blanc (rarement de roux)] ET [antennes finement annelées de noir et blanc] ET [3 paires de pattes] ET [dessous différent de celui du bloc 4]

Antennes finement annelées de noir et blanc



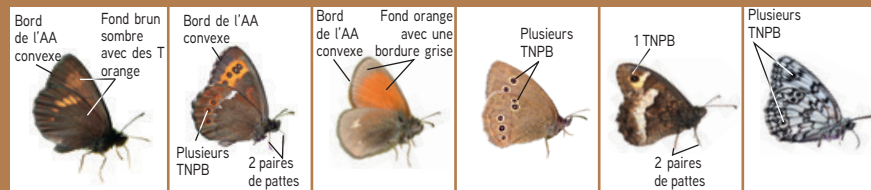
Les photographies présentées sur ces deux lignes illustrent la diversité des Lycénidés en face inférieure



CLÉ DES LYCÉNIDÉS

→ Page 68

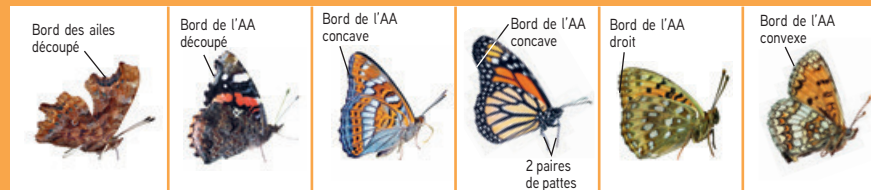
6/7 [2 paires de pattes] ET [bord de l'AA convexe (rarement droit)] ET [[au moins 1 TNPB ou TNPBL] OU [fond très sombre avec des T orange contenant ou non des points noirs] OU [fond de l'AA orange avec une bordure grise]]



CLÉ DES NYMPHALIDÉS (SATYRINÉS)

→ Page 103

7/7 [2 paires de pattes] ET [pas de TNPB] ET [bord de l'AA découpé, concave ou convexe]

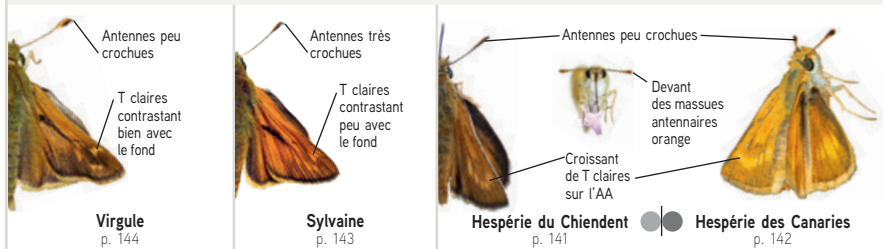


CLÉ DES NYMPHALIDÉS (HORS SATYRINÉS)

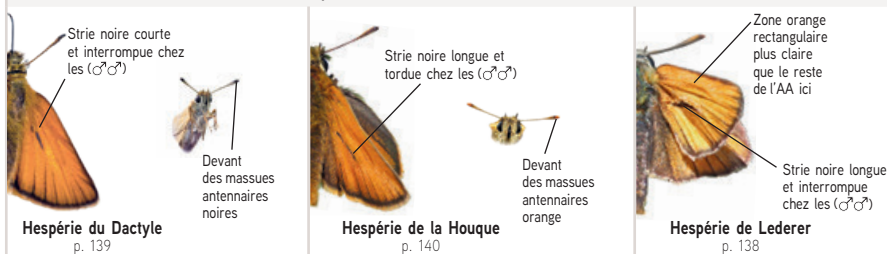
→ Page 87

1/6 AA recouvrant les AP en formant un angle lorsque le papillon est posé

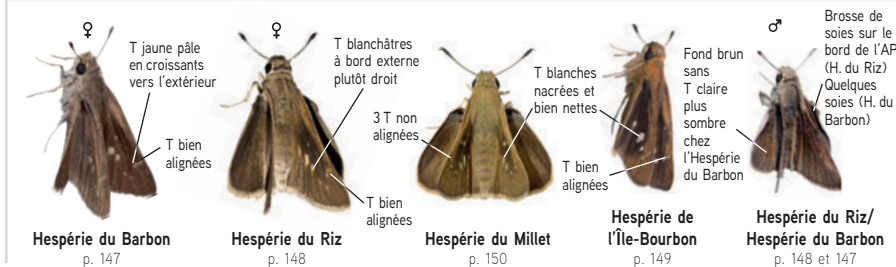
1.1 Sur l'AA : [fond orange] ET [T claires parfois faiblement marquées]



1.2 Sur l'AA : [fond orange] ET [pas de T claires]

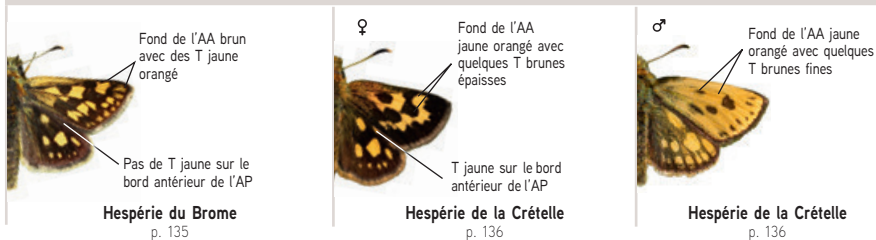


1.3 Sur l'AA : [fond brun]



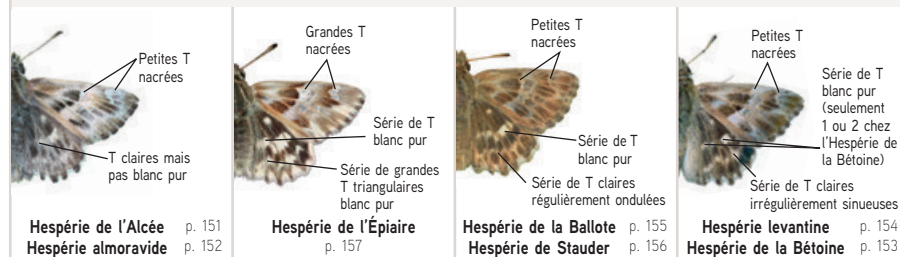
2/6 [AA dans le même plan que l'AP lorsque le papillon est posé]

Sur l'AA : [fond jaune orangé avec des T brunes] OU [fond brun avec des T jaune orangé]



3/6 AA et AP dans le même plan lorsque le papillon est posé
Sur l'AA : [fond brun avec des nuances] ET [pas de petites T blanches nettes au milieu de l'aile]

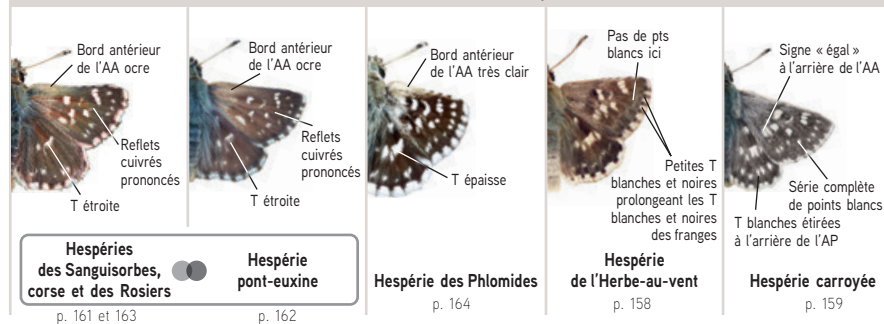
3.1 Sur l'AA : des T nacréées



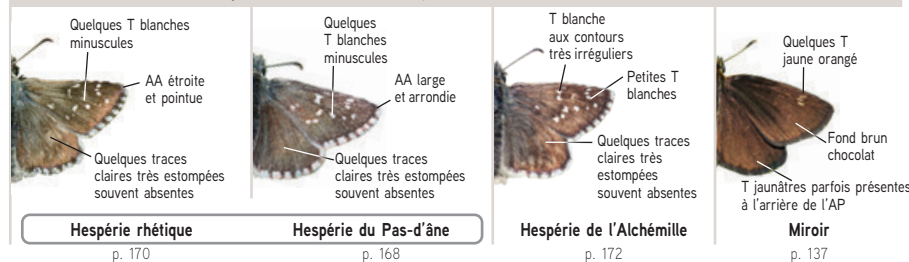
3.2 Sur l'AA : pas de T nacréées



4/6 [AA et AP dans le même plan] ET [nombreuses T blanches bien marquées sur l'AA et l'AP]
Sur l'AA : [fond brun uni] ET [1 ou 2 T blanches manquantes dans la série de milieu de l'aile]



5/6 [AA et AP dans le même plan] ET [fond brun uni] ET [pas de T claires marquées sur l'AP]
Sur l'AA : [toutes petites T blanches ou jaunes]



6/6 [AA et AP dans le même plan] ET [fond brun sombre] ET [T blanches ou claires sur les 2 ailes]
Sur l'AA : [série complète de T blanches dont 2 sont décalées vers l'extérieur]

La détermination des espèces du genre *Pyrgus* s'avère souvent très délicate sur la base d'une seule des 2 faces. Pour certaines espèces, la dissection des *genitalia* est même vivement recommandée. Dans ce bloc, il faut procéder par élimination de gauche à droite et de haut en bas de la page. La certitude de la détermination diminue lors de la progression vers la fin du bloc. Cette clé est illustrée avec des mâles. Les femelles sont en général plus brunes et moins saupoudrées de gris clair.

2 T blanches décalées par rapport aux autres

4 ou 5 T blanches alignées

2 signes « égal » à l'arrière de l'AA

3 T blanches (2 chez les autres espèces)

Série complète de points blancs bien étirés

T blanche en forme de sigma

T blanche épaisse parfois en forme de sigma

Série complète de points blancs peu étirés

Hespérie pannonicne p. 160

Hespérie des frimas p. 167

Hespérie du Carthame p. 165

Hespérie à bandes jaunes p. 166

Points blancs marqués sur l'AP et souvent sur l'AA (plus effacés ici)

T blanche en forme de gros sablier

T blanche épaisse et presque rectangulaire

T blanches épaisses sur l'AA

T blanche formant un C

T blanche nette, courte et très bifide

T blanches très épaisses sur l'AA

2 T blanches jointives formant un Z

T blanches peu épaisses sur l'AA

Hespérie de l'Ormière p. 175 et 176

Hespérie de l'Aigremoine p. 179

Hespérie castillane p. 179

Hespérie des Cirses p. 178

Hespérie de la Parcinière p. 177

T blanches épaisses sur l'AA

T blanche d'épaisseur souvent irrégulière

T blanche en forme de sablier

T blanches au bord externe souvent concave

T blanches plutôt réduites sur l'AA

T claire allongée et bifide ici

T claire la plus externe très marquée sous l'AP (cachée ici)

T blanches peu épaisses

T claires marquées sous l'AP

2 grosses touffes de soies à l'extrémité de l'abdomen chez les ♂♂

T claires estompées sur l'AP

Hespérie de la Ronce p. 169

Hespérie de la Malope p. 180

Hespérie des Potentilles p. 171

Hespérie des Hélianthèmes p. 174

Hespérie du Faux-buis p. 173

1/6 [2 bandes orange vif sous l'AP] OU [fond de l'AA orange]

1.1 Sous l'AP : des grosses T blanches cerclées de noir ou de gris

2 bandes orange vif sous l'AP

Rangée de grosses T blanches ovoïdes à l'arrière de l'AP

T blanche souvent très arrondie ou ovale

Rangée de petites T blanches à bord postérieur droit à l'arrière de l'AP

T blanche souvent étirée et pointue vers la base de l'aile

Rangée de petites T blanches à bord postérieur droit à l'arrière de l'AP

Hespérie à bandes jaunes p. 166

Miroir p. 137

Hespérie du Brome p. 135

Hespérie de la Crételle p. 136

1.2 Sous l'AA : des petites T claires ou blanches alignées ou en croissant (parfois peu visibles)

T claires décalées sous l'AA

T blanches contrastant bien avec le fond de l'AP

T claires décalées sous l'AA

T claires contrastant peu avec le fond de l'AP

T claires alignées en formant un croissant peu marqué sous l'AA

T claires alignées en formant un croissant peu marqué sous l'AA

AA étirée et pointue

Petites T blanches cerclées de noir sous l'AP

Pas de T claires bien visibles sous l'AP

Pas de T claires bien visibles sous l'AP

T blanc pur alignées

Virgule p. 144

Sylvaine p. 143

Hespérie du Chiendent p. 141

Hespérie des Canaries p. 142

Hespérie de l'Île-Bourbon p. 149

1.3 Sous l'AA : pas de T blanches ou claires

Pas de zone orange plus vif sur le bord antérieur de l'AA

Face antérieure des massues antennaires noire

Apex de l'AA grisâtre

Face antérieure des massues antennaires orange

Face antérieure des massues antennaires orange

Teinte verdâtre sous l'AP

Hespérie du Dactyle p. 139

Hespérie de la Houque p. 140

Hespérie de Lederer p. 138

2/6 [Fond des 2 ailes brun ou brun-gris] ET [AA étroite et pointue]

Pas de T claires alignées sous l'apex de l'AA

T claires alignées sous l'apex de l'AA

T blanches nettes pas tout à fait alignées à l'apex de l'AA

T blanches nettes bien alignées à l'apex de l'AA

Pas de T claires sous l'AP

Quelques T claires estompées sous l'AP

Quelques T blanches nettes sous l'AP (absentes chez les ♂♂)

Quelques T blanches nettes et cerclées de noir sous l'AP

Hespérie du Riz p. 148

Hespérie du Barbon p. 147

Hespérie du Millet p. 150

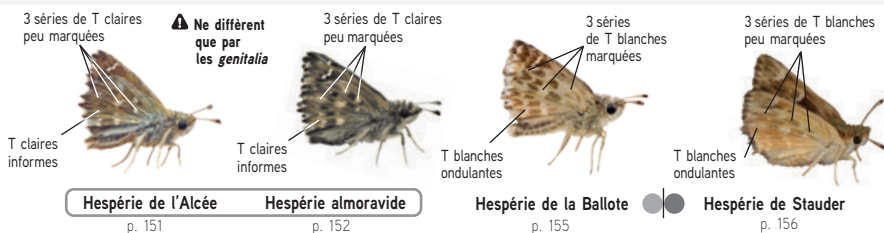
Hespérie de l'Île-Bourbon p. 149

3/6 [Fond des 2 ailes brun ou brun sombre] ET [AA large et arrondie]

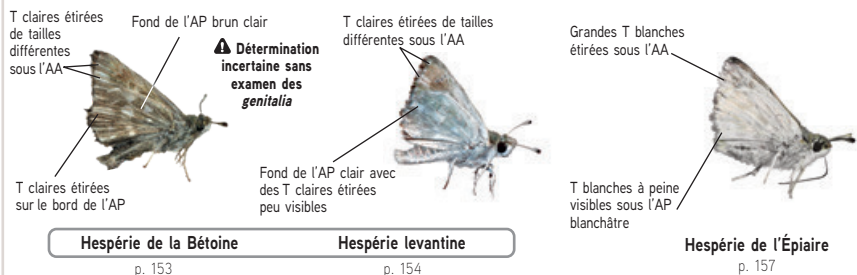


4/6 Sous l'AP : [fond brun clair ou blanchâtre avec des T blanches ou claires parfois peu visibles] AA et AP : bord respectivement externe et postérieur d'aspect déchiqueté ou denté

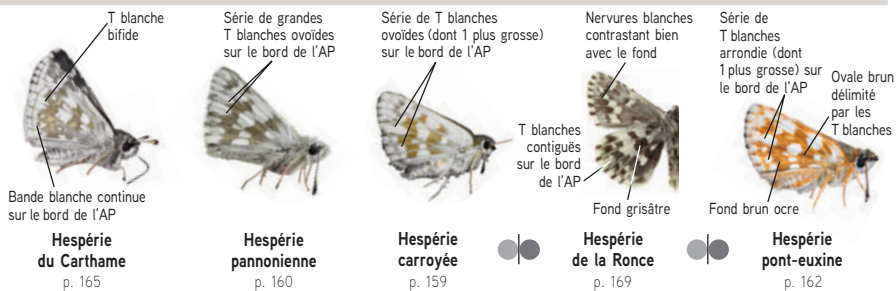
4.1 Sous l'AP : [fond brun clair] ET [T blanches ou claires postérieures arrondies et petites ou ondulantes]



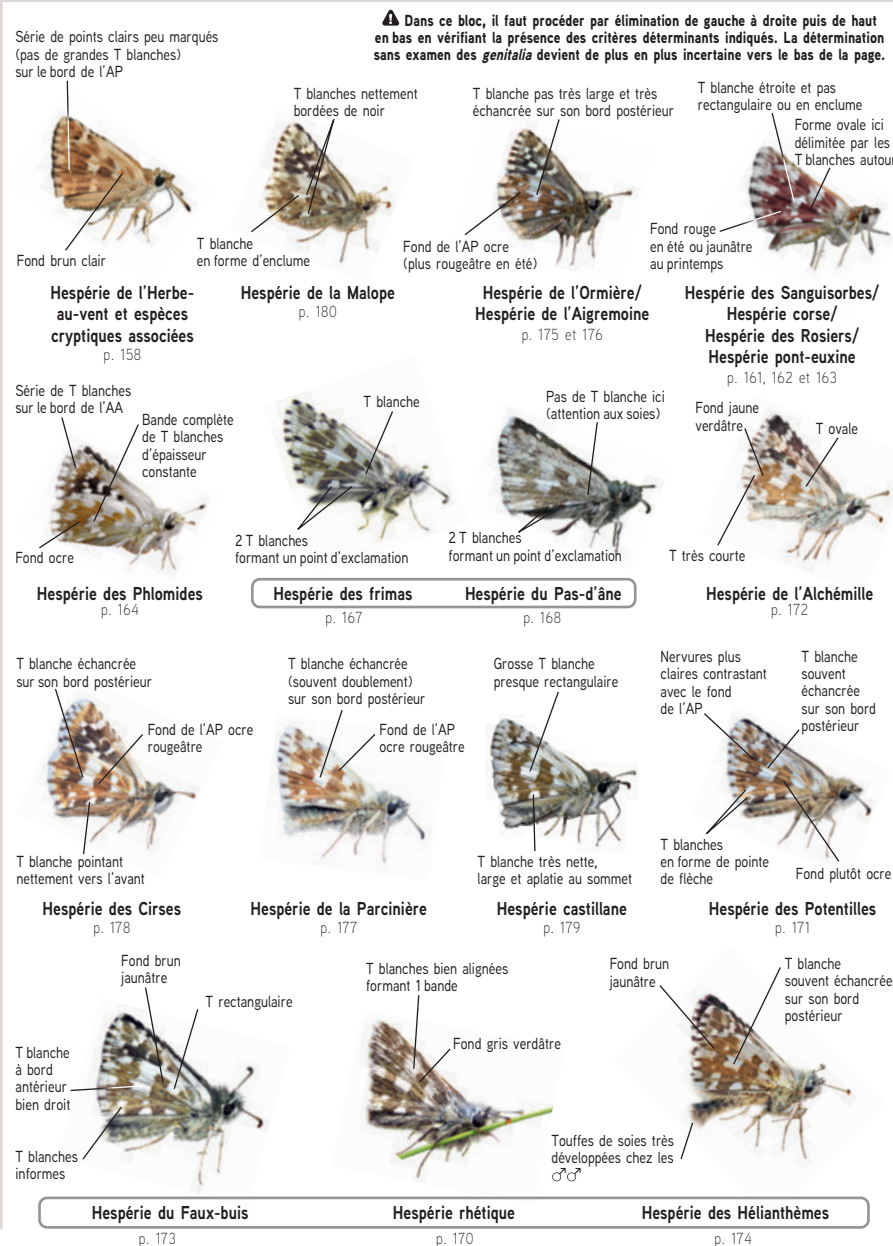
4.2 Sous l'AP : [fond brun clair ou blanchâtre] ET [T blanches ou claires postérieures étirées et peu nettes]



5/6 AA et AP : [franges bicolores] ET [bord postérieur d'aspect lisse non déchiqueté] Sous l'AP : [1 bande blanche continue sur le bord postérieur] OU [1 série complète de T blanches ovoïdes ou arrondies sur le bord postérieur]



6/6 AA et AP : [franges bicolores] ET [bord postérieur d'aspect lisse non déchiqueté] Sous l'AP : [pas de bande blanche continue sur le bord postérieur] ET [1 série incomplète de T blanches ou de points clairs sur le bord postérieur]



1/3 Sur l'AA : [fond jaune pâle à jaune paille] ET [3 ou 4 T noires rectangulaires à l'avant de l'aile]

1.1 Sur l'AA : des T noires partout sur l'aile

Nombreuses T rouges sur l'AA

Croissants jaunes épais

Pas de stries jaunes dans cette T noire

Proserpine
p. 124

T noires d'épaisseur moyenne

Au maximum 1 ou 2 T rouges sur l'AA

Croissants jaunes fins

T noire striée de jaune

Diane
p. 125

T noires très épaisses

Au maximum 1 ou 2 T rouges sur l'AA

Croissants jaunes fins

T noire striée de jaune

Diane italienne
p. 126

⚠ 2 espèces difficiles à distinguer sans l'examen des genitalia

1.2 Sur l'AA : T noires concentrées sur l'avant et le bord extérieur de l'aile

♀ Dessins noirs marqués sur la base de l'AP

♂ Peu de noir à la base de l'AP

Dessins noirs marqués ici

1 courte queue

Thais balkanique
p. 127

Dessins noirs marqués

1 courte queue

Thais balkanique
p. 127

Dessins noirs peu marqués

Pas de queue

Thais crétoise
p. 128

2/3 Sur l'AA : [fond blanc pur ou blanc crème] ET [1 grande zone marginale dépourvue d'écailles]

2.1 Sur l'AP : fond blanc pur

Flagelle antennaire gris annelé de noir

1 ou 2 T rouges sur l'AA

Grosses T rouges pupillées de blanc sur l'AP

Petit Apollon
p. 121

Flagelle antennaire gris clair

En général pas de rouge sur l'AA

Grosses T rouges pupillées de blanc sur l'AP (dont 1 cachée ici)

Apollon
p. 120

2 grosses T noires sur la base de l'AA (au maximum 1 étroite chez le Gazé)

Pas de rouge sur l'AA et l'AP

Semi-Apollon
p. 122

2.2 Sur l'AP : fond blanc crème

♂ T rouges peu marquées

Fond de l'AP blanc crème

Faux Apollon
p. 123

♀ T rouges plus marquées

Fond de l'AP blanc crème saupoudré de gris

Apollon
p. 123

3/3 Sur l'AA : [fond jaune pâle à jaune paille] Sur l'AP : [1 queue postérieure] ET [1 T bleue associée à 1 T orange vif]

3.1 Sur l'AA : nervures pas surlignées de noir

Extrémité des massues antennaires blanche

Losange/triangle jaune entouré de noir

Large espace jaune entre deux bandes sombres

Bande grise teintée de bleu sur l'AP

T bleue sur la T orange

Alexanor
p. 129

Extrémité des massues antennaires noire

Rayure noire souvent pointue

Lignes jaunes de même couleur que le fond

Sourcil jaune mal délimité au-dessus de la T orange située au-dessus de la T bleue

T orange sur la T bleue

Flambé
p. 130

Extrémité des massues antennaires noire

Rayure noire tronquée

Lignes d'un jaune plus foncé que le fond

Sourcil jaune bien délimité au-dessus de la T orange située au-dessus de la T bleue

Voilier blanc
p. 131

3.2 Sur l'AA : nervures surlignées de noir

Nervures finement surlignées de noir

T jaunes aplaties

Pas de ligne noire entre la T bleue et la T orange

Queue longue

Machaon
p. 132

Nervures largement surlignées de noir

T jaunes arrondies

Ligne noire entre la T bleue et la T orange

Queue courte

Porte-queue de Corse
p. 133

1/3 Sous l'AP : [fond jaune] ET [1 queue postérieure]

1.1 Sous l'AP : [des zébrures] ET [nervures non surlignées de noir]

Flambé p. 130

Voilier blanc p. 131

Alexanor p. 129

1.2 Sous l'AP : nervures surlignées de noir

Machaon p. 132

Porte-queue de Corse p. 133

2/3 Sous l'AA : une zone transparente à la marge de l'aile

Apollon p. 120

Petit Apollon p. 121

Faux Apollon p. 123

Semi-Apollon p. 122

3/3 Sous l'AP : [fond blanchâtre à jaune pâle] ET [des dessins bariolés de rouge, orange et noir]

Proserpine p. 124

Diane
Diane italienne p. 125 et 126

Thaïs balkanique p. 127

Thaïs crétoise p. 128

1/9 Sur l'AA : [fond blanc] ET [1 T noire étirée au milieu de la moitié antérieure de l'aile]

1.1 Sur l'AA : 1 T apicale sombre contenant des T blanches dont 1 nettement plus grosse

Marbré oriental p. 215

Piéride des Biscutelles
Marbré de Lusitanie p. 214 et 217

Marbré tyrrhénien p. 213

**Zébré du Sisymbre/
Zébrés canariens** p. 218 et 219

Piéride du Simphon p. 216

1.2 Sur l'AA : 1 T apicale sombre contenant des T blanches de taille semblable
Sur l'AP : des T noires à la marge de l'aile

Piéride du Vêlar p. 209

Marbré-de-vert p. 206

Marbré-de-vert oriental p. 207

Marbré kurde p. 208

1.3 Sur l'AA : 1 T apicale sombre contenant des T blanches de taille semblable
Sur l'AP : pas de T noire à la marge de l'aile

Piéride du Vêlar p. 209

Marbré-de-vert p. 206

Marbré-de-vert oriental p. 207

Marbré kurde p. 208

1.4 Sur l'AA : 1 T apicale sombre dont le bord externe est indenté de blanc

Aurore p. 182

Aurore de Sicile p. 185

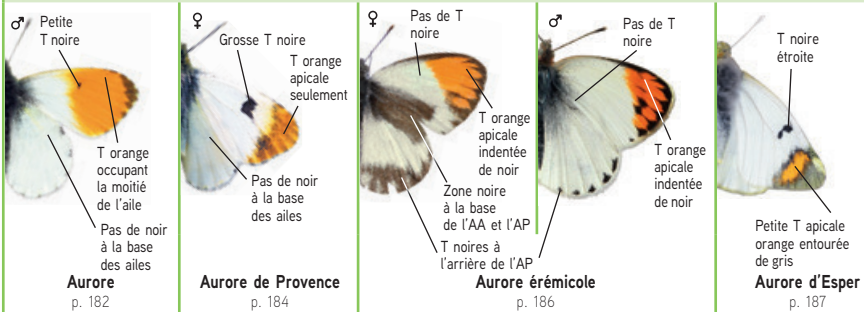
Aurore des Balkans p. 183

3/9 Sur l'AA : [fond jaune soufre] ET [1 T noire rectangulaire au milieu de la moitié antérieure de l'aile]



3/9 Sur l'AA : [fond blanc, jaune pâle ou jaune] ET [1 T apicale orange vif]

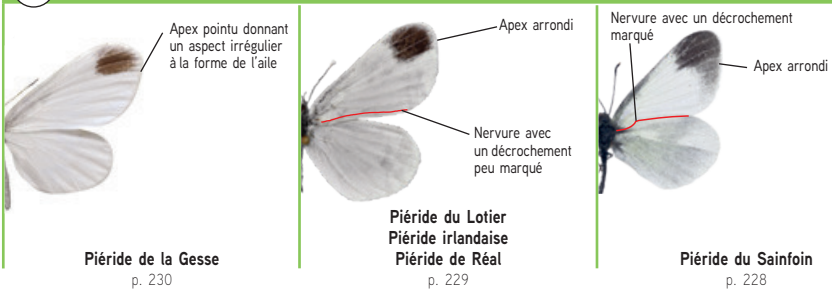
3.1 Sur l'AA : fond blanc



3.2 Sur l'AA : fond jaune pâle ou jaune soufre

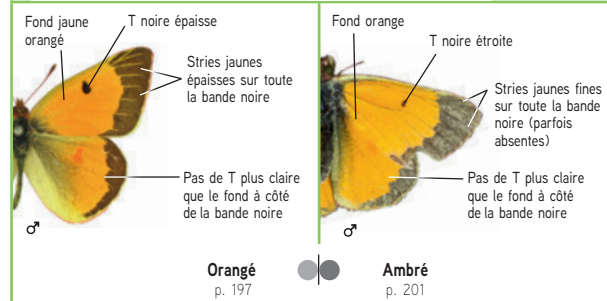
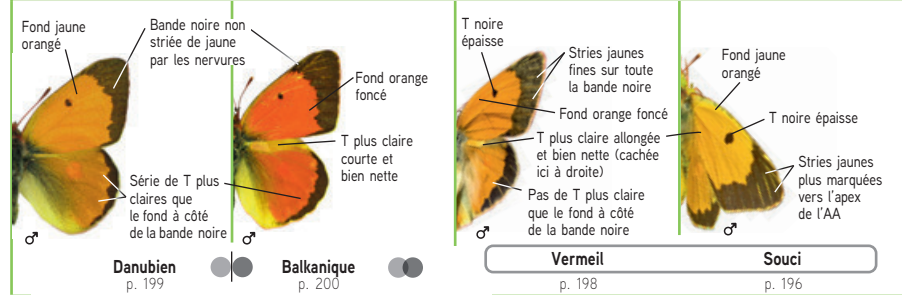


4/9 Sur l'AA : [fond blanc] ET [apex très arrondi orné d'une T sombre]

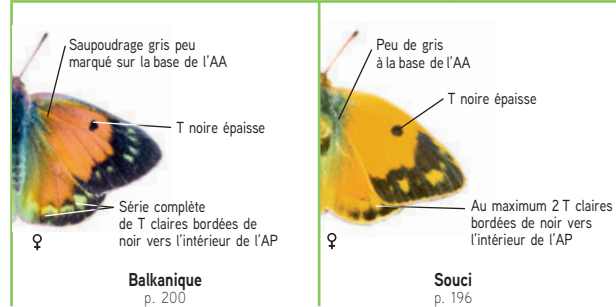
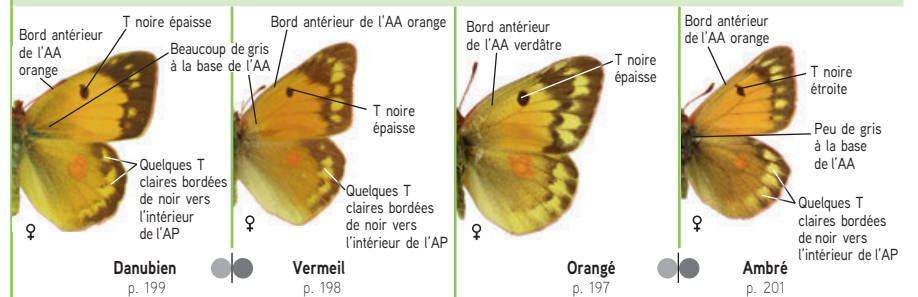


5/9 Sommet de la tête, antennes et pattes teintés de rose
Sur l'AA et l'AP : fond orange

5.1 Sur l'AA : 1 bande noire ne contenant pas de T claires

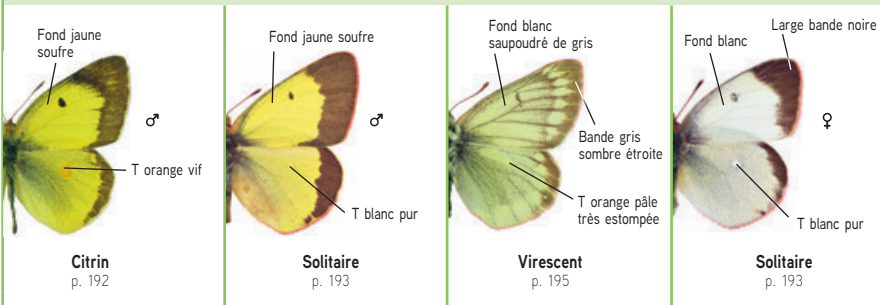


5.2 Sur l'AA : 1 bande noire contenant des T claires

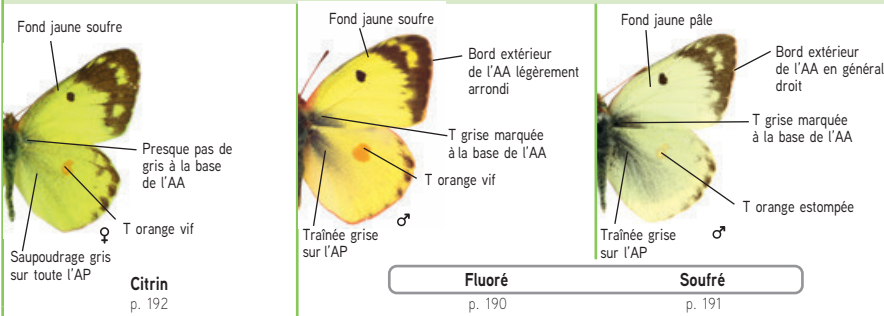


6/9 Sur l'AA : [pourtour de l'aile bordé de rose] ET [fond blanc, gris, jaune pâle ou jaune]

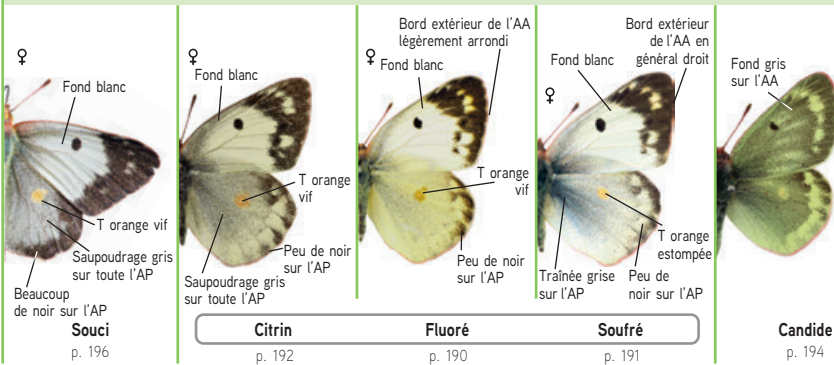
6.1 Sur l'AA : 1 bande noire ou gris sombre ne contenant pas de T claires



6.2 Sur l'AA : [fond jaune pâle à jaune] ET [1 bande noire contenant des T claires]

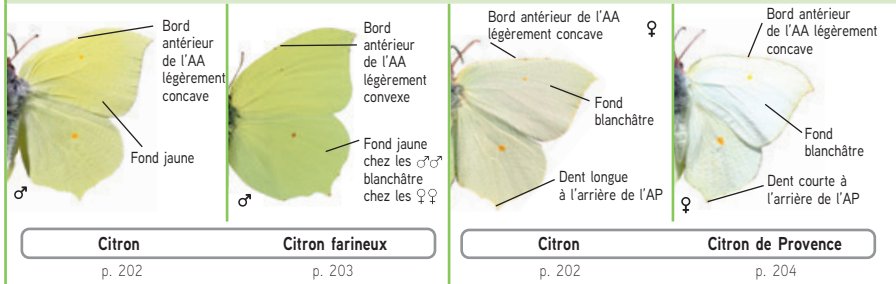


6.3 Sur l'AA : [fond blanc ou gris] ET [1 bande noire contenant des T claires]

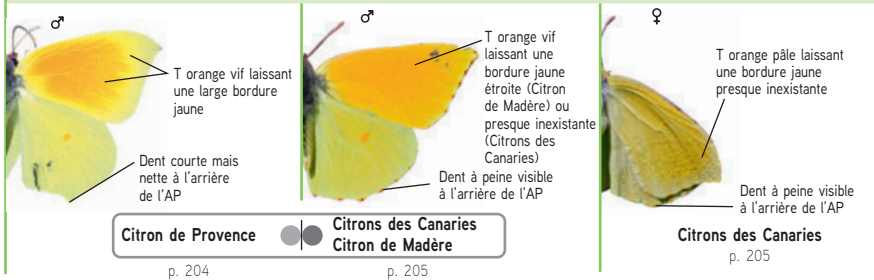


7/9 Sur l'AA : [fond blanchâtre, jaune pâle ou jaune et orange] ET [apex pointu et crochu] Sur l'AP : [1 petite T orange au milieu de l'aile] ET [1 petite pointe à l'arrière de l'aile]

7.1 Sur l'AA : [fond blanchâtre, jaune pâle ou jaune] ET [1 petite T orange au milieu de l'aile]

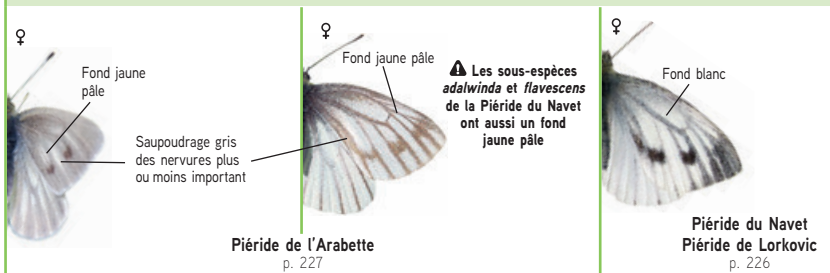


7.2 Sur l'AA : [fond jaune pâle à jaune] ET [1 grande zone orange au milieu de l'aile]



8/9 Sur l'AA : [fond blanc ou jaune pâle] ET [nervures noires ou largement saupoudrées de gris]

8.1 Sur l'AA : nervures largement saupoudrées de gris



8.2 Sur l'AA : nervures noires

