

**Biologie et écologie d'*Hyponephele lupina* (COSTA, 1836)
en Grèce. Comparaison avec *Hyponephele lycaon* (ROTTEMBERG, 1775)
(*Lepidoptera* : *Nymphalidae*, *Satyrinae*)**

par David JUTZELER ⁽¹⁾ et Tristan LAFRANCHIS ⁽²⁾

Summary

The biology of *Hyponephele lupina* has not been recorded previously in detail. The early stages of a reared series from Greece are figured in colour and compared with those from Turkey and also with a series of *H. lycaon* from Switzerland. The developmental cycle of *H. lupina* shows two peculiarities : oviposition is delayed until late summer, several months after the emergence of the imagines, and diapause, which occurs in the first larval instar, varies in length between individuals within the same population. Together with the mobility of the adults, these features appear to be adaptive responses to the extreme dryness prevailing in the habitats of *H. lupina* during summer.

Résumé

La biologie d'*Hyponephele lupina* était encore imparfaitement connue. Les premiers stades d'une souche provenant de Grèce sont illustrés en couleurs et comparés à ceux de Turquie et à ceux d'*H. lycaon* de Suisse. Le cycle biologique d'*H. lupina* présente deux particularités : ponte retardée en fin d'été, plusieurs mois après l'émergence des imagos, et diapause au 1er stade larvaire, de durée variable selon les chenilles au sein d'une même population. De même que la mobilité des imagos, ces caractéristiques semblent être des réponses adaptatives à la forte sécheresse estivale qui sévit dans les habitats de cette espèce.

Riassunto

Prima d'ora, la biologia di *Hyponephele lupina* non era stata mai descritta nel dettaglio. Gli stadi preimmaginali di un lotto allevato, proveniente dalla Grecia, sono stati raffigurati a colori, confrontati con quelli della Turchia e con una serie di *H. lycaon* della Svizzera. Il ciclo di sviluppo di *H. lupina* mostra due peculiarità : l'ovodeposizione è ritardata a fine estate, dopo alcuni mesi dalla comparsa degli adulti ; la diapausa larvale, che si verifica dopo il primo stadio, è di diversa durata tra gli individui della stessa popolazione. Queste particolarità, assieme alla forte mobilità dell'adulto, sembra-

no essere legate a fenomeni di adattamento conseguenti alla forte siccità estiva che prevale negli habitat di *H. lupina*.

Zusammenfassung

Die Biologie von *Hyponephele lupina* war nur ungenau bekannt. Die Larvalstadien eines Zuchtloses aus Griechenland werden farbig abgebildet und mit solchen von *lupina* aus der Türkei sowie von *H. lycaon* aus der Schweiz verglichen. Die Entwicklung von *H. lupina* zeigt zwei Besonderheiten : verzögerte Eiablage, die erst im Spätsommer, mehrere Monate nach dem Schlüpfen der Falter, einsetzt und Diapause im ersten Larvalstadium, dessen Dauer innerhalb ein und derselben Population individuell schwankt. Diese Besonderheiten können zusammen mit der Mobilität der Falter als Anpassungen an die grosse sommerliche Trockenheit, der die Habitate dieser Art ausgesetzt sind, verstanden werden.

Introduction

En 2001, T. LAFRANCHIS déménagea avec sa famille à Egio, sur la côte septentrionale du Péloponnèse, où il travaille comme guide de voyages nature. Il consacre son temps libre à l'étude des Rhopalocères (cf. bibliographie). Au cours des étés 2001 et 2002, il obtint des pontes d'*Hipparchia muelleri*, de *Kirinia roxelana* et d'*Hyponephele lupina* et envoya les œufs à D.J. en Suisse. Les élevages conduits par D.J. produisirent des imagos des deux sexes et une documentation détaillée, notes et photos. Ravi de ce succès, T.L. proposa d'y ajouter ses observations faites dans la nature.

L'élevage d'*Hyponephele lupina* a pour origine du matériel grec. La série de photos des stades lar-

(1) D.J., Rainstrasse 4, CH-8307 Effretikon (texte, photos, élevages) ; courriel : david.jutzeler@bluewin.ch

(2) T.L., 206 Rodia, GR-25100 Egio (observations, photos, texte) ; courriel : lafranch@otenet.gr

vaires d'*H. lycaon* provient d'une souche du Valais (Suisse) élevée par D.J. en 2000-2001 permettant ainsi une comparaison avec *H. lupina*. La confrontation de nos photos des stades larvaires avec ceux des deux mêmes espèces provenant de Turquie orientale et figurés dans le livre "Die Tagfalter der Türkei" de HESSELBARTH *et al.* (1995) révéla en plus des différences frappantes. Cette variabilité inattendue au niveau des stades larvaires apporte de nouveaux éléments à l'étude de la variation infraspécifique de ces espèces.

Taxonomie

H. lupina : le taxon *lupina* fut décrit sous le nom de "*S. (atyrus) Lupinus*, n." et figuré en 1836 dans l'œuvre "Fauna del Regno di Napoli ..." par COSTA. TURATI (1909) fut le premier à reconnaître la différence spécifique entre *H. lycaon* et *H. lupina* et à décrire la variation géographique des deux taxons. Malgré la publication de TURATI, *H. lupina* était encore considéré comme ssp. d'*H. lycaon* par SEITZ (1907), comme par GAEDE (1931). De nos jours, la séparation spécifique de *lupina* ne fait plus aucun doute. Les opinions divergent cependant quant à la division subs spécifique. HESSELBARTH *et al.* (1995) parvinrent au résultat suivant :

- ssp. *mauretanica* OBERTHÜR, 1881 : en Algérie, au Maroc, en Espagne et au Portugal ;
- ssp. *rhamnusia* FREYER, 1845 : exclusivement en Sicile ;
- ssp. *lupina* COSTA, 1836 : en Italie continentale ainsi qu'en France méridionale, dans la Péninsule balkanique et en Russie méridionale ;
- ssp. *intermedia* STAUDINGER, 1886 : au Proche-Orient et au Moyen Orient, c.-à-d. de l'Anatolie jusqu'au Liban, à Chypre, en Israël, Jordanie, Irak, Transcaucasie, Iran, et encore de l'Afghanistan à l'Himalaya et du Turkménistan à la Mongolie.

La biologie des deux espèces

Selon les observations des deux auteurs, on peut résumer la biologie des deux espèces comme suit :

H. lupina (Péloponnèse, GR) : émergence des imagos des deux sexes en juin avec ponte retardée de fin août à début octobre. Les chenilles éclosent après une incubation d'environ deux semaines. Elles commencent à se nourrir après une phase d'inactivité de plusieurs semaines au stade L1, au plus jusqu'à la fin de l'hivernation à la fin février-début mars. Toutes les chenilles hivernent au 1er stade. En mars-avril, elles atteignent le dernier stade larvaire (L5) après 4 mues. Elles s'alimentent souvent le jour. Vers la mi-mai, les chenilles se nymphosent à la base des touffes d'herbe. Les chrysalides sont

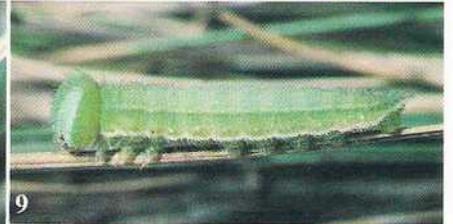
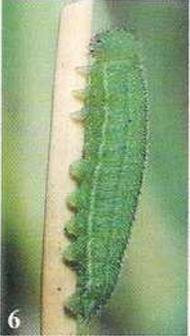
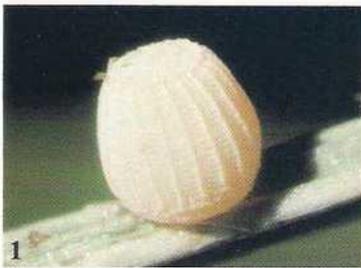
suspendues, les brins d'herbe voisins étant stabilisés par des fils de soie. Durée du stade nymphal : environ 2 semaines.

Hyponephele lycaon (Valais, CH) : en Valais, cette espèce vole de début juillet à début octobre avec activité maximum pendant la première moitié d'août (*cf.* LSPN, 1987). Les ♀ ♀ pondaient sans délai à partir de la mi-juillet. L'éclosion des chenilles survint après une incubation d'environ deux semaines. Celles-ci restèrent en diapause, c.-à-d. sans manger jusqu'à la fin de l'hivernation. La croissance larvaire a surtout lieu entre mars et fin mai, avec 5 stades larvaires en tout. Les plus jeunes chenilles sont actives surtout le jour mais les adultes aussi la nuit. À partir de la mi-juin, les chenilles se suspendent à la base d'une touffe de leur graminée-hôte, entourées de fils de soie. Les chrysalides libèrent les papillons à la fin juin-début juillet, c.-à-d. deux semaines après la nymphose.

Rapports d'élevage

H. lupina : T. LAFRANCHIS captura 2 ♀ ♀ d'*H. lupina* le 31.VIII.2002 sur le Mt Strongili Rachi (nord du Péloponnèse) à 1200 m d'alt. Le 17.IX.02, D.J. reçut environ 50 œufs. Les premières chenilles éclosent le 21.IX.02. Elles consommèrent à peu près la moitié du chorion. Aucune autre alimentation ne fut notée juste après l'émergence. La première chenille de teinte verdissante, trahissant une prise de nourriture végétale, fut notée le 6.X. À l'occasion des contrôles successifs les 2.X., 17.XI. et 30.XI. il y avait encore des chenilles brunes qui n'avaient toujours pas commencé à manger. Chez T.L., malgré la présence de graminées vertes, toutes les chenilles néonates ont grimpé sur les brins secs. Aucune chenille n'avait commencé à s'alimenter le 29 XI. À cette date, T.L. laissa tomber deux gouttes d'eau au fond de la boîte en plastique qui hébergeait les chenilles. Deux jours plus tard, les chenilles étaient passées sur les brins verts et certaines commencèrent à manger. Le 14 XII. il y avait toujours des chenilles en diapause. Chez D.J., après l'hivernation, une première chenille L1 qui s'était nourrie fut retrouvée le 8.III. Le 30.III.,

PLANCHE 1 : élevage d'*H. lycaon* provenant d'Ausserberg, Valais, Suisse : 1 : œuf fraîchement pondu ; 2 : œuf à un stade d'incubation avancé ; 3 : chenille néonate teintée de rose dans sa partie antérieure ; 4 : le stade larvaire L2 ; 5 : ♂ ; 6,7 : larves au stade L3, celle de la fig. 7 est plus avancée ; 8 : le stade L4 ; 9 : chenille L5 peu après la mue, les stries latérales sont blanches et la capsule céphalique n'est pas entièrement durcie ; 10 : capsule céphalique encore molle en vue frontale ; 11 : tête du stade larvaire L5 durcie ; 12 : chrysalide verte ; 13 : ♀ ; 14 : chenille adulte ; 15 : dessins de la chenille adulte et de deux chrysalides de *H. lycaon* figurés comme figs 10a-c dans la planche 5 in SPULER (1922). Élevage et photos par D. JUTZELER.



toutes les larves se trouvèrent au stade L2. Le premier comptage précis, effectué le 21.IV., eut comme résultat 7 chenilles : $4^2 \times L2$ (*), $3 \times L3$. Elles étaient actives le jour. Le 1.V., 7 chenilles furent notées : $6 \times L4$, $1 \times L3$. Elles furent également actives de jour. Dérangées, elles se contractèrent et s'enroulèrent. Le 10.V., toutes les 7 chenilles se trouvèrent au dernier stade larvaire (L5). Le 14.V., trois chenilles lièrent de façon lâche les brins d'herbe voisins avec des fils de soie. Le 21.V.03, 6 chrysalides et 1 pré-chrysalide furent comptées. Les imagos émergèrent du 1.VI. au 8.VI.

Précisons que le pot hébergeant l'élevage de *lupina* fut placé dans la serre sur le balcon de D.J. À partir d'avril, il fut posé sous une lampe de 75 W et installé derrière une fenêtre ensoleillée, dans l'intention d'accélérer le développement de ce matériel et dans l'espoir d'éviter par la chaleur des pertes pendant la croissance la plus intense.

Descriptions : 23 œufs avaient 1×17 , 6×18 , 8×19 , 8×20 côtes longitudinales, soit 19 côtes en moyenne. Ils sont blanc pur à la ponte et virent rapidement au blanc crème puis au beige rougeâtre. Les chenilles néonates présentent une robe ocre-brun pâle avec des lignes longitudinales brun clair. La partie dorsale porte deux rangées de poils forts, noirs et courbés en arrière tandis que les poils couvrant les parties subdorsales et latérales du corps sont plus fins et transparents. La capsule céphalique est de couleur ocre-brun pâle et couverte de poils noirs forts. Quand les chenilles se nourrissent, elles présentent une robe verdissante due à la présence de chlorophylle dans l'estomac. À partir du stade L2, les chenilles sont vertes et couvertes de poils blancs disposés en lignes chez les larves L2 et distribués régulièrement sur tout le corps à partir du stade L3. L4 présente une robe verte aux lignes longitudinales nettes. Le stade L5 frappe par ses stries rouge et blanches décorant les parties latérales de la capsule céphalique ainsi que par ses lignes jaunes marquées dans les parties latérales et subdorsales du corps. Le crémaster est prolongé par deux pointes rougeâtres. Les chenilles adultes, longues de 31 mm au plus, avancent par saccades. Largeur de la capsule céphalique : L1 : 0.4 ; L2 : 0.7 ; L3 : 1.2 ; L4 : 2.0 ; L5 : 3.0 mm. Quatre chrysalides étaient d'un vert pur, les autres présentaient un dessin nettement contrasté associant, selon l'individu, le chromatisme suivant : vert pur et blanc, vert très clair et blanc, brun olive et blanc.

***H. lycaon* :** le 4.VIII.1999, D.J. captura deux ♀♀ en amont du village d'Ausserberg à 1400 m d'alt. Celles-ci pondirent pendant 12 jours dans une

cage. L'éclosion des premières chenilles fut notée le 16.VIII. Elles entrèrent en diapause sans s'alimenter jusqu'au printemps de l'année suivante. Le 16.IV.2000, plusieurs chenilles au stade L2 furent observées. Le 26.IV., les chenilles montèrent sur les brins d'herbe pour prendre "un bain de soleil". Aucune activité ne fut observée pendant la nuit suivante. Le 7.V. les chenilles étaient au stade L3 et en partie au L3/L4. Le comptage du 18.V. recensa 8 chenilles : $7 \times L4$ et $1 \times L5$. Les chenilles L4 mangèrent le jour tandis que celles du dernier stade larvaire partiellement la nuit. 6 larves L5 et 2 au stade L4 furent comptées le 30.V. Il y eut des chrysalides à partir du 12.VI. et les imagos émergèrent du 26.VI. au 2.VII.

Description avec diagnose différentielle

Œuf : par manque d'un examen précis du matériel valaisan, on s'appuie sur HESSELBARTH *et al.* (1995) selon lesquels l'œuf de *lycaon* serait un peu plus petit que celui de *lupina*.

Chenille : la distinction entre *H. lupina* du Mt Strongili Rachi en Grèce et *H. lycaon* d'Ausserberg en Valais s'effectue le plus facilement au stade L1, avant le début du repas. Les larves L1 de *lycaon* présentent une teinte plus rose et sont couvertes sur tout le corps de poils plus fins d'une épaisseur uniforme par rapport à *H. lupina* du Péloponnèse. Les stades L2 et L3 sont couverts de poils blancs. Comparés à *H. lupina*, ceux d'*H. lycaon* sont plus courts et donc moins frappants. Quant aux lignes

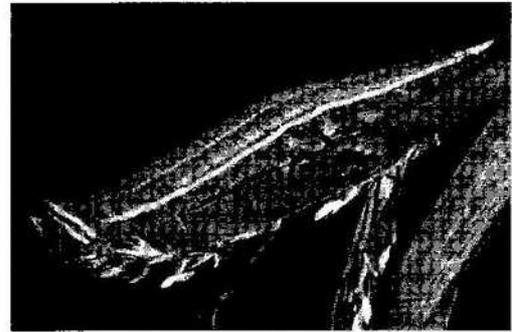


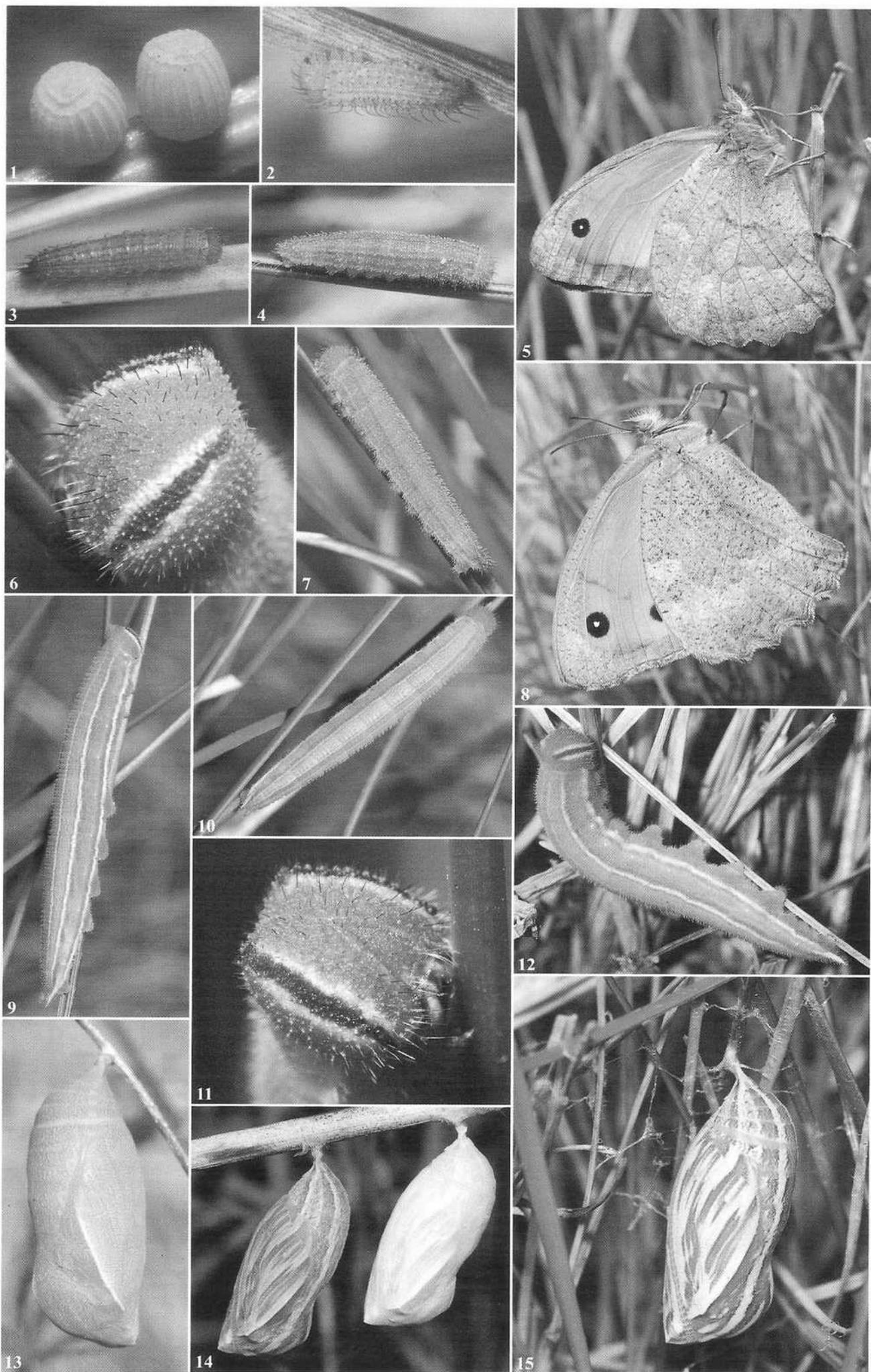
Fig. 1 : chenille de *Hyponephele lupina intermedia* du Güzeldere Geçidi, 2700 m d'alt., élevée à partir de l'œuf.

Reproduction de la figure 10, p. 816 de HESSELBARTH *et al.* (1995) par D.J.

PLANCHE 2 : élevage d'*H. lupina* du Mt Strongili Rachi, Péloponnèse, Grèce : 1 : œufs ; 2 : chenille néonate qui n'a pas encore commencé à s'alimenter ; 3 : larve L1 qui se nourrit ; 4 : au stade L2, la robe est couverte de longues soies blanches disposées en lignes ; 5 : ♂ ; 6 : capsule céphalique d'une chenille adulte aux stries rouges et blanches marquées ; 7 : chenille au stade L3 ; 8 : ♀ ; 9 : chenille adulte ; 10 : le stade larvaire L4 ; 11 : tête du dernier stade larvaire aux stries moins marquées ; 12 : une autre chenille adulte ; 13-15 : variations de la chrysalide. À la fig. 15, les fils de soie autour de la chrysalide se sont bien conservés.

Matériel : T. LAFRANCHIS ; élevage et photos : D. JUTZELER.

(*) Les nombres indiqués en exposant désignent les chenilles sur le point de muer.



latérales du stade L5, celles d' *H. lycaon* sont plutôt blanchâtres et très faiblement ou pas du tout rougeâtres. D.J. rencontra ce type parmi ses chenilles valaisannes d' *H. lycaon* déjà lors de la préparation du livre de la LSPN (1987).

Chrysalide : selon le résultat d'élevage et son expérience avec des élevages précédents, les chrysalides d' *H. lycaon* du Valais étaient toujours vertes, celles de *lupina* par contre vertes ou d'un chromatisme varié de diverses teintes verdâtres et brunâtres.

La consultation des œuvres suivantes montra à D.J. que la chenille adulte et la chrysalide de ces deux espèces présentent en réalité une variabilité nettement plus large que celle qui ressortait de ses propres élevages.

Variabilité des chenilles et des chrysalides

HESSELBARTH *et al.* (1995) : quelle surprise de découvrir que les stades pré-imaginaux des deux espèces provenant de Turquie orientale figurés par ces auteurs présentent de nettes différences comparés avec notre matériel européen. Ces auteurs décrivent et figurent (*cf.* vol 2, p. 816 et 838) une chenille de *lycaon* des environs de Çatak, prov. de Van, qui est munie d'une ligne latérale blanche dorsalement suivie d'une ligne rouge. En outre, ces auteurs attirent l'attention sur la forme de la capsule céphalique de leur chenille de *lupina* provenant du Güzeldere Geçidi, prov. de Van : les angles frontaux de la capsule céphalique sont allongés, formant ainsi des petites cornes (*cf.* fig. 1). Ces auteurs considèrent ces protubérances comme caractère distinctif important de *lupina* par rapport à *lycaon* (*cf.* vol. 2, p. 816 et 845 de leur recueil). L'absence de ces cornes chez les chenilles d' *H. lupina* du Péloponnèse indique que ce caractère représenterait en fait une variation locale. Ces mêmes auteurs figurent 4 chrysalides d' *H. lycaon* obtenues par élevage au départ du matériel de Çatak dont trois exemplaires présentent un chromatisme brun moucheté. La chrysalide d' *H. lupina* cependant est décrite comme verte et aucun indice n'est donné de l'existence d'une variation.

HOFMANN (1893, pl. 5, fig 10a), SPULER (1922, pl. 5, fig 10a), BINK (1992 : 427) et WEIDEMANN (1995 : 523) figurent également la chenille adulte d' *H. lycaon*. La ligne latérale de ces chenilles se divise en une partie ventrale blanche et une partie dorsale de couleur rouge. En outre HOFMANN (1893, pl. 5, figs 10b,c) et SPULER (1922, pl. 5, figs 10b,c) figurent, en plus d'une chrysalide verte, la variante brune de la chrysalide d' *H. lycaon*. Il devrait s'agir d'une preuve ancienne de la variante brune en Europe centrale.

Pour illustrer la variation des stades larvaires connue, on a ajouté une reproduction de la chenille adulte d' *H. lupina* figurée par HESSELBARTH *et al.* (1995) comme fig. 1, mais aussi les figures dessinées de la chenille adulte et les deux variantes de la chrysalide d' *H. lycaon* par SPULER (1922) (*cf.* planche 2 du présent travail).

Écologie d' *H. lupina* en Grèce

Le papillon fréquente une grande variété d'habitats. Les sites de reproduction et les colonies occupent essentiellement des secteurs ouverts et secs : garrigue claire à petits Chênes kernès et buissons plus ou moins denses, pelouses écorchées à arbustes ou buissons rares, landes basses sèches, pelouses mésoxérophiles de montagne, le plus souvent sur terrain caillouteux et calcaire mais également sur conglomérat (nord du Péloponnèse) et même sur sol acide (Mt Voras). Le papillon paraît peu sensible au pâturage et les colonies peuplent des endroits peu pâturés (Mt Ménalon, Mt Taygète) comme d'autres surpâturés (garrigue d'Aetos au sud du golfe Amvrakikos-Étolie ; garrigue de Mazia au pied du Mt Mitsikeli-Épire).

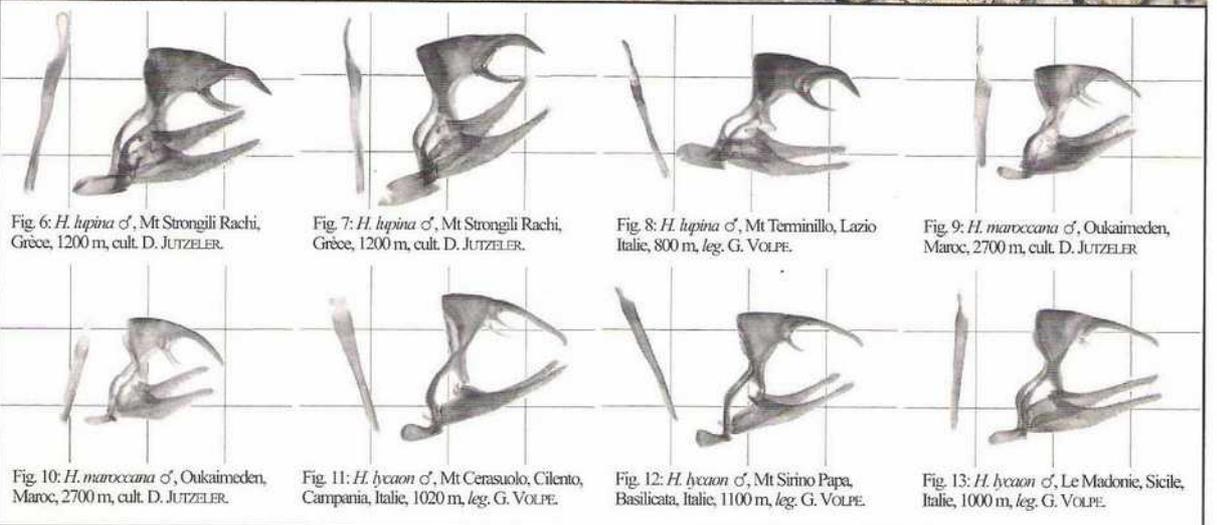
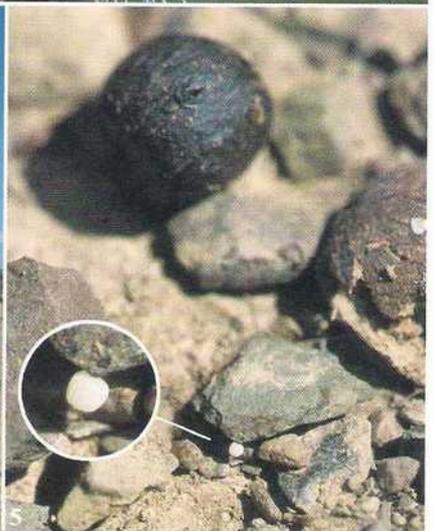
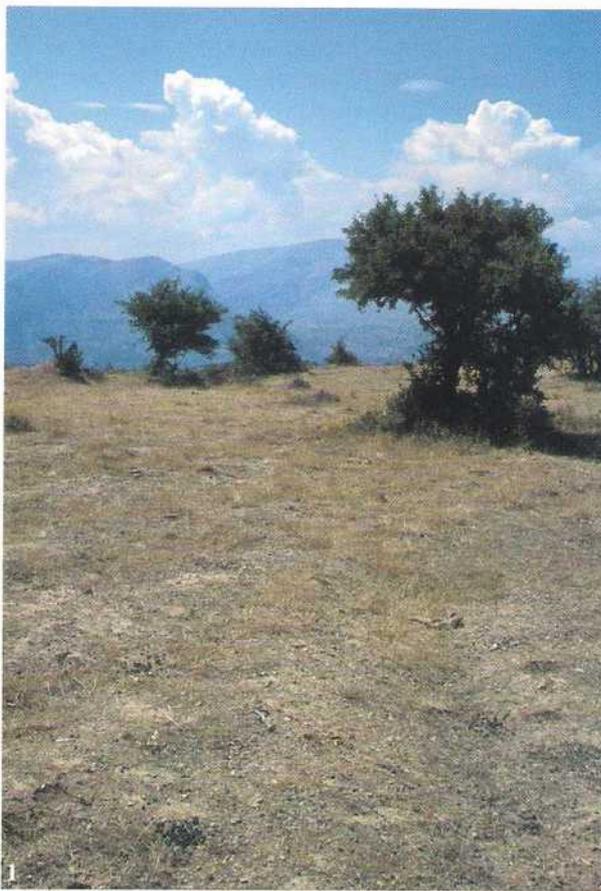
Nous avons rencontré le papillon du niveau de la mer jusqu' à 1850 m, mais il vole occasionnellement plus haut (2000 m selon PAMPERIS, 1997). En Grèce, il est à peu près uniformément réparti dans toutes les tranches altitudinales jusqu' à 1500 m, étant toutefois plus nombreux à partir de 500 m et se raréfiant considérablement au-dessus de 1600 m.

Les habitats d' *H. lupina* en Grèce sont généralement très pauvres en fleurs en fin d'été et en début d'automne, ce qui explique que l'on rencontre à cette époque des papillons dans des biotopes bien différents, en particulier dans des clairières et prairies humides où ils butinent activement les fleurs de diverses menthes. La recherche de nectar con-

PLANCHE 3, figs 1-5 : *Hyponephele lupina* : 1 : site de ponte d' *H. lupina* sur la crête du Mt Strongili Rachi (Péloponnèse), 1200 m, 31.VIII.2002 ; 2 : ♀ d' *H. lupina* sur le site de ponte du Mt Strongili Rachi, 1200 m, 21.VIII.2002 ; 3 : *H. lupina* ♂ sur menthe, Mt Voras (Macédoine), 1400 m, 11.VIII.2004 ; 4 : la crête du Mt Strongili Rachi, 1200 m, 31.VIII.2002 ; 5 : œuf d' *H. lupina* pondus sur un gravier, Mt Strongili Rachi (Péloponnèse), 1200 m, 31.VIII.2002.

Figs 6-13 : armatures génitales ♂♂ d' *Hyponephele lupina*, *maroccana* et de *lycaon* cadrées dans un réseau millimétrique. Chez *H. lupina* (6-8), l'*uncus* est court, trapu et fortement courbé vers le bas, les *gnathos* sont longs ; *H. maroccana* (9,10) est de plus petite taille, l'*uncus* est plus long et uniforme, les *gnathos* sont plus courts et minces, les valves plus petites mais plus angulaires et droites, le pénis est court et large ; *H. lycaon* (11-13) : l'*uncus* est crochu, très long et mince, les *gnathos* sont petits et les valves allongées.

Photos figs 1-5 par Tristan LAFRANCHIS ; préparations des genitalia figs 6-13 par Guido VOLPE.



duit les ♀♀ de *lupina* des collines et montagnes du nord du Péloponnèse à descendre dans les vallées où les cours d'eau permanents entretiennent une floraison généreuse très attractive pour les papillons des milieux secs alentour. Nous observons ainsi chaque année quelques ♀♀ dans la vallée du Kerinitis, 1000 m sous le site de reproduction du Strongili Rachi. Deux d'entre elles ont passé plusieurs jours (9-15.IX.2004) dans une clairière humide tapissée de menthes. Le 18.IX.2002 nous avons eu la surprise d'observer une ♀ à quelques mètres de la mer, butinant dans une friche humide près du camping d'Elaionas. C'est la seule observation de *lupina* dans la plaine côtière en trois années de fréquentation assidue par T.L. : il s'agissait d'un papillon qui avait parcouru au moins 3 km, peut-être beaucoup plus (le site de reproduction le plus proche qui nous soit actuellement connu est à 6 km de cette plage, celui de Strongili Rachi est à 8,5 km). Nous avons également rencontré des *lupina* ♂♂ loin de leur habitat, comme ceux observés fin août 2002 dans le bois de frênes de Fraxos (Étolie), maigre relique d'une forêt inondable de plaine aujourd'hui entourée de champs irrigués. Ces papillons venaient très probablement des garrigues pâturées qui couvrent les collines des environs.

Parmi les fleurs butinées par *H. lupina*, les Lamiales semblent particulièrement appréciées : menthes (*Mentha longifolia*, *M. microphylla*, *M. aquatica*), *Marrubium cylleneum*, *Ballota acetabulosa*, *Teucrium chamaedrys* et *Teucrium polium*. Sont également visitées les fleurs de *Carlina corymbosa*, *Scabiosa crenata*, *Eryngium amethystinum*, *Potentilla recta*, *Limonium vulgare*, *Clematis vitalba* et *Nerium oleander* (Laurier-rose).

Sur le Mt Strongili Rachi, nous avons pu observer, le 31.VIII.2002, au moins 3 ♀♀ différentes pondre en tout 9 œufs. Elles étaient rassemblées sur un mamelon de la crête, en un secteur à peu près plat, sur une pelouse sèche à végétation rase et très clairsemée avec quelques Poiriers sauvages (*Pyrus spinosa*) épars. Le temps était beau, rafraîchi, comme souvent sur cette crête exposée, par le vent du nord. Dans la matinée, les papillons étaient posés sur le sol nu, ailes perpendiculaires aux rayons solaires, légèrement inclinés pour mieux se réchauffer. Les pontes commencèrent à 10 h (heure solaire) et se poursuivirent pendant 2 heures. À chaque fois, le scénario est identique : la femelle volète, se pose, marche sur quelques centimètres en battant un peu des ailes, courbe fortement son abdomen et pond. L'œuf est toujours pondé à moins de 1 cm au-dessus du sol, le plus souvent sur un brin sec de végétal herbacé, parfois sur un bout sec de racine, un petit caillou ou sur une petite feuille verte de Plantain. Les papillons butinaient

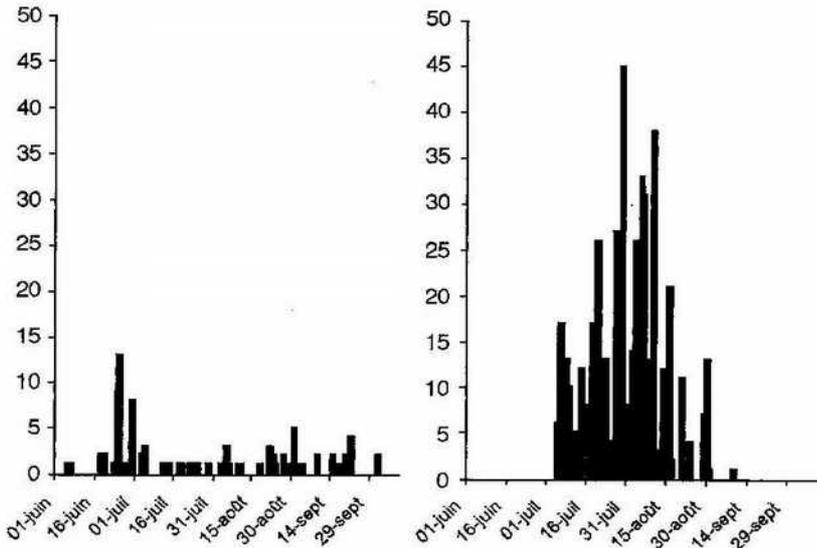
de temps à autre *Carlina corymbosa*, seule fleur alors présente sur le site. Il n'y avait aucune graminée verte, juste quelques courtes tiges sèches. Par contre, le sol était couvert de crottes de moutons, car les troupeaux apprécient en été cet endroit aéré. Le même jour, plusieurs ♀♀ de *Pseudochazara anthelea* pondaient activement à proximité immédiate, en un secteur à peine plus buissonneux.

Phénologie d'*H. lupina* et d'*H. lycaon* en Grèce : deux stratégies adaptatives différentes ?

Les courbes de populations d'*H. lupina* et d'*H. lycaon* en Grèce ont été dressées grâce à de nombreux dénombrements horaires au cours des années 2000-2004 (figs 2, 3). Elles sont d'aspect bien différent : *lupina* a une longue époque de vol de 4 mois, mais des populations faibles ; *lycaon* au contraire ne vole que pendant 2 mois mais présente des populations beaucoup plus fortes. Nous n'avons jamais rencontré de concentrations de centaines de *lupina* à l'ombre d'arbres comme HESSELBARTH *et al.* (1995) en font localement état en Turquie. En Turquie (et en Iran), lorsqu'il fait très chaud, à mi-journée et en début d'après-midi, ces concentrations massives à l'ombre ou sur de la terre humide sont courantes chez beaucoup de Lépidoptères diurnes.

En Grèce, *H. lupina* est plus répandu que *lycaon* et occupe des habitats plus diversifiés car ce dernier est absent des régions très sèches de basse altitude et se rencontre surtout en montagne. *H. lupina* est également plus mobile et, de ce fait, probablement plus apte à conquérir de nouveaux sites ou à recoloniser des habitats temporairement perdus. *H. lycaon* paraît plus sténoèce en Grèce comme dans l'ensemble de son aire de répartition européenne. C'est sans doute la raison de son déclin et de sa disparition en plusieurs régions : Plateau et Jura suisse (LSPN, 1987), limites septentrionales de son aire en France (ESSAYAN, 1990), Slovénie (R. VEROVNIK, *in litt.* 2004). Pour simplifier, *lupina* aurait en Grèce des populations peu abondantes diluées dans l'espace et le temps, et de ce fait moins sensibles à des modifications rapides ou importantes de son habitat. Au contraire *lycaon* aurait des populations fortes plus concentrées dans l'espace et dans le temps et donc plus vulnérables à long terme.

La courbe "démographique" de *lupina* est identique à celle d'autres *Satyrinae* connus pour avoir une ponte retardée dans le sud de l'Europe : *Kirinia roxelana*, *Maniola jurtina*, *Hipparchia semele*, *H. senthes*, *H. fatua*, *H. fagi*... Les imagos émergent habituellement en juin (premières observations entre le 5 et le 26 selon les années), volent peu



Figs 2,3 : phénologie d' *H. lupina* (2) et d' *H. lycaon* (3) en Grèce. En ordonnée : nombre de papillons par heure de relevé. La courbe de *lupina* est étalée dans le temps avec un premier pic au maximum des émergences puis un second à l'époque des pontes retardées.

Graphiques : T. LAFRANCHIS.

en plein été et ne pondent qu'après 3 mois. Il ne semble pas y avoir de protandrie marquée chez les *lupina* de Grèce, notre observation la plus précoce concernant même une ♀ (5.VI.2003). Si le sex-ratio est très équilibré sur l'ensemble de la saison de vol (sur 92 imagos sexés : 47 ♂♂, 45 ♀♀), les ♂♂ sont cependant nettement plus abondants que les ♀♀ en début d'époque de vol et cette proportion est inversée en fin d'époque de vol. La longévité des ♀♀ (observation la plus tardive : 2.X.) paraît en moyenne supérieure à celle des ♂♂ (30.VIII.), ce qui est également le cas chez les autres *Satyrinae* à ponte retardée.

La longue sécheresse estivale (jusqu'à 5 mois) qui sévit dans la plupart des habitats grecs de *lupina* est donc passée à l'état imaginal (3-4 mois) puis à l'état d'œuf (2 semaines) et enfin de chenille L1 en diapause (durée variable). Celle-ci semble liée à la sécheresse qui sévit dans l'habitat d'origine, où les graminées sèchent en juin et ne renaissent qu'après les pluies d'automne. *H. lupina* est donc un papillon parfaitement adapté aux conditions climatiques du bassin méditerranéen autour duquel il est largement répandu bien que localisé.

Remerciements

Les auteurs remercient chaleureusement Ronny LEESTMANS (B-Beersel) pour sa relecture du texte, Peter J.C. RUSSELL (GB-East Wittering) pour le "summary" and Guido VOLPE (I-Castel Volturno) pour le "riassunto" et les genitalia.

Bibliographie

- BINK, F. A., 1992, Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa, 512 p. Schuyt & Co, Haarlem.
- COSTA, O.-G., 1836, Fauna del Regno di Napoli ..., Napoli (Diurnes voir *Parte prima*, pp. 1-90 (1836) tirée de "Lepidotteri diurni, Crepuscolari ed alcune Famiglie de Notturni").
- ESSAYAN, R., 1990 Contribution lépidoptérique française à la Cartographie des Invertébrés Européens (C.I.E.) XVII. La cartographie des Satyrines de France (*Erebia* non compris) (*Lep. Nymphalidae Satyrinae*). *Alexanor* 16 (5) : 291-328.
- FREYER, C.F., 1845, Neuere Beiträge zur Schmetterlingskunde mit Abbildungen nach der Natur. Augsburg, vol. 5.
- GAEDE, M., 1931, in STRAND, E. (éditeur), *Lepidopterorum Catalogus*. Band 29. Berlin, W. Junk, 759 p.
- HELSELBARTH, G. 1988, Morphologie und ökologische Daten zu den präimaginalen Stadien einiger Arten der Gattung *Hyponephele* MUSCHAMP, 1915 (*Lepidoptera, Satyridae*). *Nota lepid.* 10(1987)(4) : 209-217, 7 figs.
- HELSELBARTH, G., VAN OORSCHOT, H. & WAGENER, S., 1995, Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Édité. Sigbert Wagener, Bocholt.
- HOFMANN, E., 1893, Die Raupen der Gross-Schmetterlinge Europas. Hoffmann'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 318 p., 50 pl. coul.
- LAFRANCHIS, T., 2000, Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles, 448 p. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France).
- LAFRANCHIS, T., 2004, Butterflies of Europe, New field guide and key, 352 p. Publié par Diatheo.
- KUDRNA, O., 2002, The Distribution Atlas of European Butterflies. *Oedippus* 20 : 343 p.
- LSPN (= Ligue Suisse pour la Protection de la Nature), 1987, Les papillons de jour et leur biotopes, I-XI, 1-512, 25 pl. édit. Pro Natura, Bâle & Fotorotar, Egg.
- OBERTHÜR, C., 1881, Lépidoptères d'Algérie. Études d'Entomologie 6(3) : XLI-XLIV, 45-96, pl. 1-11.

- PAMPERIS, L., 1997, The Butterflies of Greece. Bastas-Plessas, Athènes.
- POPESCU-GORJ, A., 1979, *Hyponphele lupina lupina* COSTA en Roumanie (*Lepidoptera Satyridae*). *Linneana Belgica* VII(9) : 347-352, 10 figs.
- ROTTEMBURG, VON, S. A. 1775, Anmerkungen zu den Hufnagelischen Tabellen der Schmetterlinge. *Naturforscher*, Halle 6 : 17.
- SEITZ, A., 1907-1909, Die Gross-Schmetterlinge der Erde. I, 1 Die Palaearktischen Tagfalter. Stuttgart, Fritz Lehmann's Verlag.
- SPULER, A., 1922, Die Raupen der Schmetterlinge Europas, zweite Auflage von Dr. E. HOFMANNS gleichnamigem Werke mit über 2000 Abb. auf 60 Tafeln. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- STAUDINGER, O., 1886, Centralasiatische Lepidopteren. *Stettin. Ent. Ztg* 47(4-6) : 193-215 ; (7-9) : 225-256 (1886) ; 48 : 49-102 (1887).
- TURATI, E., 1909, Nuove forme di Lepidotteri e note critiche. IV. *Naturalista sicil.* 21 : 1-134, pl. 1-7 (6 en coul.)
- TUZOV, V. K., et al., 1997, Guide to the Butterflies of Russia and adjacent territories, vol. 1 : *Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae*. Pensoft, Sofia, Moscow : 480 p., nbr. pl. coul. (*H. lupina* p. 219, pl. 57, figs 13-18 ; *H. lycaon* : p. 217-218, pl. 56, figs 16-21)
- WEIDEMANN, H.J., 1995, Tagfalter beobachten, bestimmen, 659 p. Naturbuch Verlag, Augsburg.

Linneana Belgica, Pars XX, n° 1, mars 2005

Livres lus

LAFRANCHIS, T., 2004, Butterflies of Europe. New Field Guide and Key, édit. Diatheo, Paris : 351 p., 1300 photos en coul., plus de 400 cartes de répartition ; prix : € 30,- port en sus ; à commander à l'adresse courriel : lafranch@otenet.gr.

Ce petit guide sur les Rhopalocères et Hespéridés d'Europe en format de poche pratique, constitue une originalité car il est avant tout destiné à l'identification sur le terrain. La faune étudiée est limitée à l'Europe, en excluant les territoires russes et ukrainiens à l'E. et les îles atlantiques à l'O. L'Afrique du Nord a également été écartée.

Pour chaque famille, sous-famille, genre et espèce, des clés de détermination sont présentées, ainsi que parfois des «tuyaux» facilitant l'identification. Par famille, une sélection de photographies illustre les premiers stades d'une partie représentative des taxons. Afin d'aider à reconnaître les espèces «difficiles», l'auteur a indiqué les caractères différentiels par des espèces de fléchettes munies d'une explication sommaire. Pour les taxons les plus compliqués, des dessins des genitalia mâles aideront l'utilisateur déconcerté.

Pour chaque espèce une description sommaire des deux sexes accompagne les splendides prises de vue *in situ* ainsi qu'une carte de répartition de tout le secteur étudié ou de la partie de l'aire habitée avec commentaire s'il y a lieu, des indications sur la phénologie et sur la répartition verticale.

Rendons hommage aux responsables des magnifiques photographies, à savoir MM. B. WATTS, T. BENTON, D. JUTZELER, L. PAMPERIS, T. KRISTENSEN, A. HÉRÈS, G. VOLPE, E. BERTACCINI et "last but not least", T. LAFRANCHIS (plus de 800) !

Comme dans d'autres livres, certaines espèces ont été reconnues comme telles, d'autres ont été considérées comme sous-espèces. Malgré leurs arguments forts, les «diviseurs» n'ont pas toujours réussi à convaincre surtout lorsqu'il s'agit de taxons allopatriques où l'application pure et simple du concept biologique de l'espèce

(sensu E. MAYR) ne peut être avancée. Ainsi le statut spécifique d'*Euchloe bazae* n'a pas été retenu malgré les différences notables dans les stades pré-imaginaux, dans la morphologie alaire, dans les genitalia mâles, dans le comportement, etc., le différenciant de son vicariant *Euchloe charlonia* (cf. OLIVARES & JIMENEZ in *Linn. Bel.*, 1996, XV, 5 : 191-202). La somme des caractères différentiels entre ces deux entités est du même ordre que celle qui existe entre *Euchloe falloui* et *E. belemia* !

Concernant *Parnassius apollo*, la carte de répartition n'indique pas clairement les populations de la Moselle allemande, l'échelle étant trop réduite, et sa répartition verticale est erronée. En Scandinavie des peuplements ont été trouvés au niveau de la mer et celles de la Moselle allemande descendent à moins de 200 m ; en Europe l'espèce dépasse rarement 1900 m, alors qu'en Turquie elle a été signalée à 3000 m d'altitude (cf. GLASSL, H., 1993, *Parnassius apollo*. Seine Unterarten ; HESSELBARTH et al., 1995, dans leur faune de Turquie). La présence en Bulgarie d'*Archon apollinus* n'est pas mentionnée dans l'atlas d'ABADJIEV de 2001 mais l'espèce a été introduite en Thrace (cf. HESSELBARTH et al., op. cit.). En Espagne, *Iolana iolas* est remplacé par *Iolana debilitata* (cf. DUMONT, 2004 in *Linneana Belgica* XIX, 8), les dessins alaires et les genitalia des deux sexes étant différents. Le statut de *Cyaniris helena*, considéré comme sous-espèce de *C. semiargus*, nous semble sujet à discussion car beaucoup plus proche des taxons *C. antiochena* et *C. bellis* du Proche-Orient.

Ces quelques remarques n'enlèvent rien à la qualité et à l'originalité de ce nouveau guide et nous regrettons de ne pas avoir pu disposer d'un tel livre lorsque nous commençons à nous intéresser aux papillons dans les années 1950 ! L'auteur et ses collaborateurs méritent toutes nos félicitations. Nous osons espérer qu'une version en langue française sera publiée bientôt afin d'apporter la preuve que le français n'est point une langue inutile en entomologie comme certains esprits novateurs veulent faire admettre.

Ronny LEESTMANS.