

# R.A.R.E.



**Tome XXIV**

**N° 3**

**- 2015 -**

# REVUE DE L'ASSOCIATION ROUSSILLONNAISE D'ENTOMOLOGIE

(Enregistrée par le *Zoological Record*)

Bulletin de liaison réservé aux membres de l'Association (3 numéros annuels ou plus)

ISSN 1288-5509

Adhésion tous pays 2015      35,00 Euros

- virement      IBAN FR76 1660 7000 1811 8194 5995 207 BIC CCBPFRPPPPG  
RIB 16607 00018 11819459952 07 [BPPOAA PERPIGNAN ST ASSISC (00018)]
- chèque bancaire libellé " A.R.E. "
- PayPal par Carte Bancaire sécurisée ou sur le compte r.a.r.e@free.fr

## Renseignements, cotisations et manuscrits à l'adresse suivante :

A.R.E.      18, rue Lacaze-Duthiers      F - 66000 PERPIGNAN  
T. 04.68.56.47.87 ou 06.08.24.94.27  
E-mail : [r.a.r.e@free.fr](mailto:r.a.r.e@free.fr)      e-mail de secours : [entomology@laposte.net](mailto:entomology@laposte.net)

Site web : <http://r.a.r.e.free.fr/>

Siège social / Bibliothèque / Collections : Association Roussillonnaise d'Entomologie  
Centre Régional d'Information et d'Education à l'Environnement  
1, Bd de Clairfont F-66350 Toulouges

## Recommandations aux auteurs :

L'adhésion à l'Association n'est pas nécessaire pour publier dans la revue.

Les articles sont appréciés, et des corrections éventuellement proposées, par les personnes jugées les plus compétentes dans le sujet traité, qu'elles soient membres ou non de l'association. Les auteurs restent évidemment responsables du fond et des opinions qu'ils émettent mais la forme et le contenu scientifique engagent la revue et l'association se réserve donc le droit d'accepter ou de refuser une publication sur avis des lecteurs compétents. En cas de litige, la décision ultime sera prise par l'ensemble des membres présents lors d'une réunion mensuelle ordinaire.

Le texte doit être écrit très lisiblement ou imprimé. Les articles comme les photos numérisées (format TIFF ou JPEG) peuvent être envoyés par courriel ([r.a.r.e@free.fr](mailto:r.a.r.e@free.fr)) ou encore enregistrés sur CD ou DVD (format PDF, Word ou Publisher compatibles P.C). Quelques règles pour écrire un article : <http://r.a.r.e.free.fr/revue.htm>.

**Tirés à part :** gratuits, envoyés sous le format PDF.

Photo de couverture

"Première représentation de *feisthamelii* (par Duménil)  
illustrant la description de l'espèce par Duponchel, 1832".

Directeur de la publication et responsable de la rédaction : Serge Peslier, Président A.R..E

**Impression :**

Studio Pixart srl Unipersonale

<http://www.pixartprinting.com/fr/>

Via 1° Maggio, 8 I-30020 Quarto d'Altino VE

**Date de parution : 15 août 2015.**

**Dépôt légal : Tome XXIV (3) août 2015.**

## Editorial

### Le cadre spécifique est-il trop étroit ?

Les modalités conduisant à la naissance d'une espèce sont diverses, soit d'origine interne à l'être vivant par modification du nombre ou de l'arrangement de ses chromosomes, par le jeu de certaines mutations, ..., soit en conséquence d'une sélection de mutations orientée par les facteurs environnementaux, etc. Plusieurs processus peuvent être considérés relativement bien connus, en particulier dans le domaine de la spéciation allopatrique par isolement, mais une double difficulté subsiste : comment et sur quelles bases établir le statut spécifique, subsppécifique ou infra-sppécifique d'un taxon à partir de situations de terrain disparates ?

Deux démarches sont actuellement nettement individualisées chez les lépidoptéristes :

- l'une de type « professionnel » fondée sur les analyses moléculaires par électrophorèse ou séquençage des ARN et des ADN mitochondriaux et nucléaires ;
- l'autre de type « amateur » exploitant les caractères de l'habitus, la structure des genitalia, les particularités écologiques et biologiques en général, etc.

Lorsque les deux voies de recherche mènent à la même conclusion, elles se confortent mutuellement et aboutissent à un consensus qui peut être considéré objectif. Si les résultats divergent, les molécularistes tendent à imposer leur point de vue en arguant de la valeur fondamentale des critères mis en œuvre dans leur recherche (longtemps dite « de pointe »). Toutefois, une voie médiane « intégrative » se fait jour, utilisant conjointement les deux types de techniques.

Mais quelle que soit la démarche, un biais proprement anthropocentrique subsiste trop souvent. Il s'apparente à « l'intime conviction » ou aux conceptions personnelles enracinées dans les notions inculquées par l'enseignement. Deux points dans le domaine de la spéciation se trouvent ainsi radicalisés : la cohabitation, témoin de l'interstérilité et de l'isolement spécifique, ou, à l'inverse, les manifestations d'une hybridation plus ou moins poussée traduisant un échange de gènes.

Le polymorphisme intraspécifique introduisant une certaine marge d'incertitude dans les résultats, le champ d'interprétation s'ouvre à des prises de position relevant de l'intégrisme conceptuel plus que des certitudes scientifiques ou de l'indécision plus que du doute scientifique. Au pire, une part de mauvaise foi n'est pas toujours à exclure quand l'argumentaire vise à justifier le bien fondé d'une idée préconçue ...

Au total, ces comportements plus spontanés et implicites que réfléchis, tendent à occulter la complexité de la réalité biologique pour la faire entrer dans les moules préconçus de l'espèce et de la sous-espèce, en contradiction, d'une certaine manière, avec le discours prônant le maintien de la biodiversité. Celle-ci est multiple par nature et il est nécessaire d'ouvrir plus largement les concepts de l'espèce pour l'accueillir. Les deux exemples réunis dans le présent fascicule en témoignent.



**Le contact *Iphiclides feisthamelii* – *I. podalirius*  
Statut de ces deux taxons  
(Lepidoptera, Papilionidae)**

Tristan LAFRANCHIS\*, Sylvain DELMAS\*\* et Robert MAZEL\*\*\*

**Résumé.** — Après plus de 150 ans de controverses, le statut du taxon *feisthamelii* (Duponchel, 1832) demeure incertain par rapport à *Iphiclides podalirius* (L., 1758). Seule l'étude de l'unique zone de contact possible entre les deux peuplements, dans le sud de la France en Languedoc-Roussillon, a paru susceptible de fournir une solution objective aux questions posées.

L'analyse et l'évaluation comparatives des critères de séparation des deux taxons permettent de préciser le détail de leurs répartitions géographiques qui apparaissent tributaires des migrations postglaciaires, du relief, des comportements de ponte, de la distribution des plantes-hôtes larvaires, etc.

Cependant, seule la composition du peuplement des zones de contact révèle leur statut taxonomique : la cohabitation des souches parentales, *feisthamelii* et *podalirius*, et de formes hybrides diverses exclut le statut subsppécifique, tout en démontrant la réalité d'un certain échange génique. *I. feisthamelii* et *I. podalirius* forment donc un couple d'espèces incomplètement séparées. Ce concept est brièvement discuté en conclusion.

**Abstract.** — After more than 150 years of controversy the status of the taxon *feisthamelii* (Duponchel, 1832) with respect to *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758) remains uncertain. Alone a study of the sole possible area of contact between the two populations, which is in Southern France in Languedoc-Roussillon, appeared likely to bring an objective solution to the questions asked.

The analysis and comparative evaluation of the separation criteria of the two taxons permitted the details of their distribution to be determined, which seem to be attributable to postglacial migrations, topography, egg-laying behaviour, distribution of the larval host plants, etc.

However, it is only the composition of the populations in the areas of contact which reveal their taxonomic status: cohabitation of the parental strains, *feisthamelii* and *podalirius*, together with diverse hybrid forms, excludes the subspecies status, yet demonstrates a certain exchange of genetic material. *I. feisthamelii* and *I. podalirius* are together two species incompletely separated. This concept is discussed briefly in conclusion.

**Resumen.** — Tras más de 150 años de controversia, el estatus del taxón *feisthamelii* (Duponchel, 1832) permanece incierto en relación con el de *Iphiclides podalirius* (L., 1758). Solo el estudio de la única zona de contacto posible entre ambas poblaciones, ubicada en el Languedoc-Roussillon (sur de Francia), parece susceptible de facilitar una solución objetiva a los problemas planteados.

El análisis y la evaluación comparativa de los criterios de separación de los dos taxones permite precisar aspectos tales como sus áreas de distribución biogeográfica, que aparecen tributarias de migraciones postglaciares, de la orografía, hábitos de puesta, distribución de las plantas nutricias de las orugas, etc.

No obstante, sólo la composición del poblamiento de las zonas de contacto revela su estatus taxonómico: la cohabitación de ambos taxones junto con formas híbridas diversas, lo que excluye el estatus subsppécífico y demuestra la existencia de un cierto intercambio genético. *I. feisthamelii* e *I. podalirius* se revelan, pues, como dos especies incompletamente separadas, concepto éste que es objeto de breve discusión en las conclusiones del trabajo.

**Zusammenfassung.** — Das Statut des Taxon *feisthamelii* (Duponchel, 1832) bleibt auch nach 150 Jahren Kontroversen unsicher gegenüber *Iphiclides podalirius* (L., 1758). Nur die Untersuchung der einzig möglichen Kontaktzone zwischen beiden Populationen im Languedoc-Roussillon im Süden Frankreichs konnte eine objektive Antwort auf die Fragen geben.

Die Analyse und vergleichende Auswertung der Trennungskriterien beider Taxen erlauben die genaue geographische Verbreitung zu erfassen, welche abhängig von nacheiszeitlichen Wanderungen, der Bodenbeschaffenheit, dem Eiablageverhalten, so wie der Verbreitung der Raupenfutterpflanzen, u.a. sind.

Jedoch verrät nur die Zusammensetzung der sich in der Kontaktzone berührenden Populationen deren taxonomisches Statut: das Nebeneinanderleben der Stammeltern, *feisthamelii* und *podalirius*, und diversen Hybridformen schliesst jedes subspezifisches Statut aus. *I. feisthamelii* und *I. podalirius* bilden ein Komplex von zwei unkomplett getrennten Arten. Dieses Konzept wird im Abschluss kurz diskutiert.

**Mors-clés.** — *Iphiclides, feisthamelii*, hybridation, spéciation, Catalogne, Languedoc-Roussillon.

La taille, l'ornementation alaire et la maîtrise du vol qui caractérisent ces papillons n'ont pas manqué de retenir l'attention des lépidoptéristes ; il paraît donc surprenant que leur statut taxonomique demeure encore indécis...

## I – RAPPEL HISTORIQUE

### Le débat de Duponchel à nos jours

En 1832, DUPONCHEL décrit *Iphiclides feisthamelii* en tant qu'espèce distincte d'*I. podalirius* (L., 1758). Or en 1844, dans son « Catalogue méthodique des Lépidoptères d'Europe », le même auteur écrit : « *P. podalirius*, var. *feisthamelii* ». La même incertitude se retrouve chez LEVAILLANT (1848) qui observe en Algérie des différences entre les chenilles mais conclut à un statut spécifique d'après les caractères des imagos.

OBERTHÜR traite alternativement *feisthamelii* comme variété de *podalirius* (1880) ou comme bonne espèce (1876, 1914, 1922). D'autres auteurs au XIX<sup>e</sup> siècle penchent plutôt vers le statut subsppécifique, nommé alors variété, notamment BOYER DE FONSCOLOMBE (1849), BELLIER DE LA CHAVIGNERIE (1858), BERCE (1867), STAUDINGER (1871), etc.

VERITY (1905) adopte la même position puis change d'opinion en constatant que « les deux taxons sont présents en Espagne et à Tanger où ils restent distincts » (VERITY, 1911). Cependant Oberthür n'en convenait pas et considérait ces *podalirius* ibériques et nord-africains comme variété jaune de *feisthamelii*

conformes à la description de THIERRY-MIEG (1889) pour des spécimens de France et de VALLANTIN (1893) pour des exemplaires d'Algérie. Par la suite, Verity apporte un argument plus convaincant (VERITY, 1952) après avoir reçu une série de « Caux » contenant un « parfait intermédiaire » qu'il décrit en 1947 comme hybride sous le nom de « *notha* ». Cette question est reprise ici au chapitre Hybridation.

A la fin du XX<sup>e</sup> siècle, les lépidoptéristes germaniques EITSCHBERGER (1993) et WOHLFART (1998) admettent le statut spécifique d'*I. feisthamelii* mais la discussion a été ravivée récemment avec les publications de WIEMERS & GOTTSBERGER (2010) et de COUTSIS & VAN OORSCHOTT (2011) aux conclusions contradictoires.

Curieusement et en contradiction apparente avec ces divergences d'opinions, les deux taxons s'identifient en général aisément en se référant à la description originale d'*I. feisthamelii* (Duponchel, 1832).

### Séparation *I. feisthamelii* / *I. podalirius* d'après Duponchel

Le spécimen type n'a pas été retrouvé dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle à Paris et il est considéré perdu. Cependant la description originale de son auteur est très détaillée et permet une identification intuitive immédiate à partir de quatre critères issus de l'ornementation alaire. Trois autres caractères distinctifs ont été repérés ici de sorte qu'un individu est rapporté à *I. feisthamelii* s'il réunit les sept caractères qui suivent. (Tableau I)

Sur le dessus des ailes antérieures	On the forewing upperside
1 – La cote est jaune entre les stries noires	The costa is yellow, except for black stripes
2 – Espace entre les stries 6 et 7 jaune foncé	The space between the black stripes 6 – 7 is yellow thus darker than the background
3 – Les stries 6 et 7 fusionnent près de l'angle anal	The black stripes 6 and 7 are fused towards the anal angle
4 – La strie noire 3 est plus ou moins rectangulaire, non pointue	Black stripe 3 is more or less rectangular not triangular-pointed
Sur les ailes postérieures	On the hindwing upperside
5 – La lunule orange a la même taille sur toute sa longueur	The orange lunule above the anal angle has the same width over its whole length
Sur le revers des ailes antérieures	On the forewing underside
6 – Les aires marginales et submarginales sont jaune foncé comme les stries 3 et 4 et contrastent sur le reste du fond blanc	Marginal and submarginal areas are deep yellow and stripes 3 and 4 are filled deep yellow contrasting with the white background on the other parts of the wing
Sur le revers des ailes postérieures	On the hindwing underside
7 – Les aires marginales et submarginales jaune foncé contrastent avec le fond blanc	Marginal and submarginal areas are tinged deep yellow contrasting with the white background

**Tableau I.** – Critères de reconnaissance de *I. feisthamelii*. Critères 1, 2, 3 et 5 établis par Duponchel. La diagnose comparative établie sur ces bases demeure la référence actuelle ; elle est illustrée par la Fig. 1.



## Évaluation des données historiques

La validité de ces 7 critères a été testée sur 823 papillons provenant tous d'Europe et de zones où un seul taxon est reconnu présent afin d'obtenir une identification sûre.

Les photographies réalisées sur le terrain ont été utilisées (sauf celles provenant de zones où volent les deux taxons) de même que celles trouvées dans les livres ou sur Internet. Le deuxième auteur a examiné 126 exemplaires provenant du sud de la France dans les collections du Muséum (MNHN) à Paris ou dans les collections privées. Chaque spécimen a été photographié et référencé ; les localités, dates de capture, sexe et état de conservation ont été notés. Un code binaire a été utilisé pour

les 7 critères d'*I. feisthamelii* si le spécimen les présente. Une marque d'absence est entrée lorsque la notation est impossible : une seule face photographiée ou papillon endommagé ...

Ainsi ont été codés 154 *I. feisthamelii* originaires de France, 343 d'Espagne et 34 du Portugal. Les *I. podalirius* proviennent de 16 contrées européennes, la plupart (159) de France. L'examen a révélé des différences majeures pour les papillons de Grèce (voir plus loin) qui ont été exclus des décomptes.

Si les populations étaient composées de purs *feisthamelii* ou *podalirius*, la validité des 7 critères a été évaluée par la proportion d'individus qui les portent (**Tableau II**).

Critère / criterion		1	2	3	4	5	6	7
<i>feisthamelii</i>	N papillons porteurs du critère N butterflies with criterion	404	383	320	216	455	225	233
	Nombre total de papillons N butterflies total	479	487	489	487	484	250	251
	% <i>feisthamelii</i>	84.3	78.6	65.4	97.3	94.0	90.0	92.8
<i>podalirius</i>	N papillons porteurs du critère N butterflies with criterion	23	8	1	46	3	2 <sup>(a)</sup>	6
	Nombre total de papillons N butterflies total	216	228	217	228	214	108	108
	% <i>podalirius</i>	10,6	3,5	0,5	20,1	1,4	1,9	5,6

**Tableau II.** – Évaluation de la fiabilité des caractères distinctifs par le nombre et la proportion de spécimens de populations « pures » de *feisthamelii* ou de *podalirius* portant la totalité des 7 caractères retenus. Parmi les différents caractères testés, 3 apparaissent particulièrement performants.

- Les stries noires 6 et 7 sur les ailes antérieures sont complètement distinctes chez 99,5 % des spécimens français de *podalirius*. La fusion de ces stries peut être considérée comme critère valide d'identification de *feisthamelii* mais la réciproque n'est pas vraie : certains *feisthamelii* ont des stries 6 et 7 séparées (voir plus loin).
- La lunule orange est étroite sur seulement 1,4 % des *podalirius*. La lunule orange étroite est également un bon critère d'identification de *feisthamelii*.
- La marge et l'intérieur des stries sur le revers des ailes antérieures sont jaune foncé chez seulement 1,9 % des *podalirius*, ce qui est encore un bon caractère pour *feisthamelii*.

Il est alors possible d'établir des cartes de répartition géographique en vue de localiser les contacts probables entre les deux taxons.

## II - BIOGEOGRAPHIE

### Distribution géographique générale et variation en Europe

Les faunes européennes actuelles (HIGGINS & RILEY, 1971 ; TOLMAN & LEWINGTON, 1999 ; LAFRANCHIS, 2007 ; TSHIKOLOVETS, 2011) donnent la même carte de répartition pour les deux taxons :

-*I. podalirius* est présent dans le sud de l'Europe, à l'est jusqu'à la Turquie, le Liban et l'ouest de la Chine par le nord de l'Iran et la

plaine touranienne à l'est de la mer Caspienne (distribution méditerranéo-asiatique *sensu* MAZEL, 2014).

*I. feisthamelii* est une espèce atlanto-méditerranéenne répandue depuis l'Afrique du Nord à travers la Péninsule ibérique jusqu'à l'est des Pyrénées incluant le département des Pyrénées-Orientales en France, atteignant la moitié méridionale de l'Aude et un secteur très limité dans l'est de l'Ariège. Seule cette zone du sud de la France offre une possibilité de contact entre les deux taxons.

Dans cette région, les mâles *feisthamelii* s'identifient facilement (cf ci-dessus) et paraissent plutôt constants. Leur taille est souvent réduite dans la génération printanière et certains présentent un semis noir entre les stries de la face dorsale des ailes antérieures.

Les femelles, le sexe hétérogamétique, sont plus variables dans la forme, la taille et la couleur de fond des ailes. Les antérieures sont parfois distinctement falquées mais ce n'est pas le cas général et jamais autant que chez certains spécimens nord-africains. Elles peuvent être très grandes en seconde génération mais certaines également de taille réduite. La couleur de fond est habituellement blanche comme chez les mâles mais peut être jaune pâle, plus fréquemment en première génération (*f. miegii*, Thierry-Mieg). La ligne jaune entre les stries 6 et 7 est souvent continue et complète chez les femelles (67 % d'entre elles) et elle ne présente que peu de contraste avec les aires jaunes et blanches de sorte que ces papillons ressemblent à *podalirius*.

Dans la péninsule ibérique, les papillons des deux sexes avec les stries 6 et 7 complètement séparées par une ligne jaune ou blanche sont majoritaires en génération vernale (69,5 %) et pour l'ensemble des 23 femelles examinées, 12 d'entre elles présentent seulement deux caractéristiques de *feisthamelii* : la lunule rouge étroite et la strie 3 rectangulaire.

En génération estivale au contraire, 95 % des *feisthamelii* ibériques ont les stries 6 et 7 fusionnées sans distinction entre les sexes. Dans l'ensemble de l'Europe, les *feisthamelii*

estivaux sont mieux typés et diffèrent davantage des *podalirius* que les individus printaniers.

*Iphiclides podalirius* varie aussi en France mais nettement moins que *feisthamelii* : la norme de variation a une faible amplitude chez *podalirius*. Quelques femelles ont des ailes falquées, plus rarement que chez *feisthamelii*. La couleur de fond varie en première génération de jaune pâle à jaune plus foncé, en seconde génération de jaune pâle à blanchâtre. L'importance des zones mélanisées est très variable à travers l'Europe avec des spécimens franchement marqués dans les Alpes.

En Grèce, dans le Péloponnèse, quelques papillons de troisième génération ressemblent fortement à *feisthamelii* dont ils montrent 3 ou même 4 particularités : la couleur de fond blanc, des stries largement noires avec 6 et 7 presque toujours fusionnées et la costa souvent jaune (**Fig 2**). Cependant l'étendue de la lunule orange est habituellement caractéristique de *podalirius*. Il faut noter que les papillons de première et deuxième génération dans le sud de la Grèce ne diffèrent pas autant des autres *podalirius* européens. Les chenilles et les chrysalides qui produisent la troisième génération dans le Péloponnèse accomplissent tout leur développement en milieu très chaud et sec, habituellement sans aucune pluie et à des températures voisines de 25° C de jour et de nuit. Ces conditions sont similaires à celles que l'on trouve dans la péninsule ibérique ou au nord-ouest de l'Afrique et pourraient induire des convergences dans le phénotype imaginal, exprimant peut-être des formes ancestrales.



**Figure 2.** — *I. podalirius* de 3<sup>ème</sup> génération en Grèce (Péloponnèse), proche de *feisthamelii* par divers caractères. L'ensemble offre un aspect peu différencié qui évoque une forme ancestrale.

Ceci suggère un rapprochement parallèle avec le phénotype proche de *podalirius* de beaucoup de femelles vernaies chez *feisthamelii* : il y a peu de différences climatiques hivernales et de premier printemps entre la plupart des zones peuplées en Europe par *feisthamelii* et par *podalirius*...

Toutefois un contrôle de la divergence du peuplement de la Grèce par analyse moléculaire reste souhaitable.

### Répartition dans le sud de la France, en Languedoc-Roussillon

Cette région apparaissant le seul secteur européen où les deux taxons étudiés peuvent venir en contact, le peuplement des départements de l'Ariège, de l'Aude, des Pyrénées-Orientales et de l'Hérault a été particulièrement exploré. Le premier objectif a visé la réalisation d'un schéma général de la distribution des deux taxons sans prendre en considération la production d'individus supposés hybrides (**carte I**). La recherche a porté plus particulièrement sur l'analyse des spécimens de collection ou les photographies comme en témoigne la liste qui suit

Les localités sont rangées par ordre alphabétique dans chaque département.

Abréviations : MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; S.D. : Sylvain Delmas ; T.L. : Tristan Lafranchis.

#### *Iphiclides* rapportés à *feisthamelii*

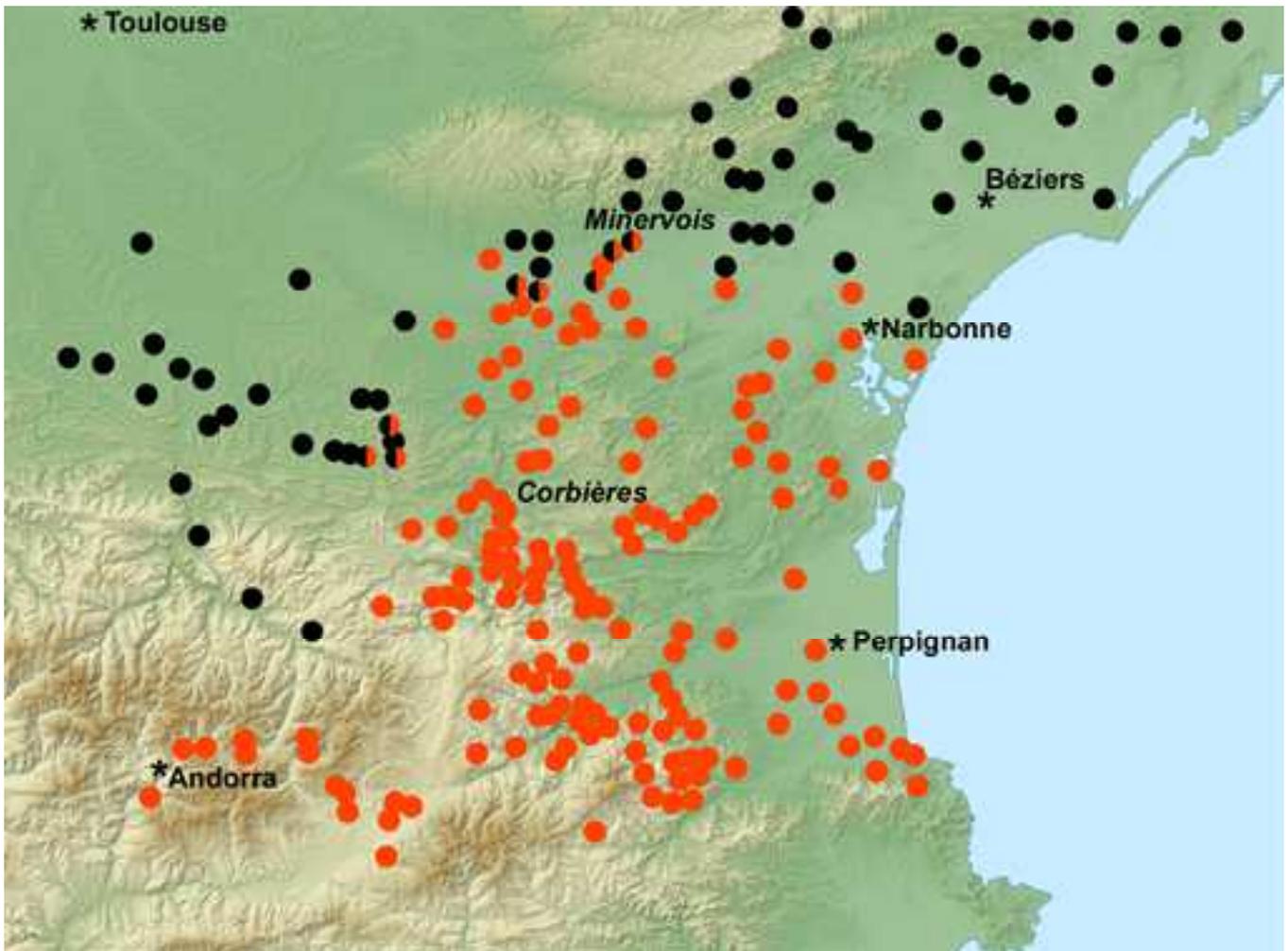
**Aude** : Alaigne, 420 m (19.VIII.2011, T.L.) - Arquettes-en-Val, 400 m (21.VIII.2011, T.L.) - Aunat, 1000-1200 m (25.V. & 13.VIII.2011, T.L.) - Axat (19.VII.1929, MNHN) - Bages (DEMERGÈS, 2000) - Barbaira, 400 m (21.VIII.2011, T.L.) - Belvianes (09.V.1965, Ajac in coll. Rougeot in MNHN) - Bessède-de-Sault, 520-1050 m (12-13.VIII.2011, T.L.) - Bourière (11.VII.2011, T.L.) - Cassaignes (V.2010, Manil) - road to Casteil (17-30.VII, coll. Praviel, MNHN) - Coudons (25.V.1986, Mazel) - Counozouls, 980 m (1.V.1984, Dumont *leg.*) - Coustaussa, 300 m (04.IV.2001, S.D.) - Cubières-sur-Cinoble (3.VI.1963, Ajac *leg.*, coll. S.D. ; 18.VIII.1978, Labatut) - Cucugnan, 300 m (18.V & 22.VII.2011, *ex larva* 11.V-3.VI.2012, T.L.) - Duilhac-sous-Peyrepertuse, 200 m (22.VII.2011, T.L.) - Embres-et-Castelmaure (17.V. & 7.VII.2011, T.L.) - Escouloubre, 1000-1100 m (11.VIII.2011, T.L.) - Espézel (16.VIII.1914, Oldaker, 1922 ; 14.VIII.2011, T.L.) - Feuilla (24.V.2009, Mazel) - Fontjoncouse, 300 m (23.VII.2011, T.L.) - Gesse (12-VIII-1964, coll. Rougeot, MNHN) - Joucoux (29.VII.1981, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - La Digne (21.IV.1963, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - La Fajolle (26.VI.1966, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Leuc (Crozes in Lafitte, 1964) - Leucate : La Franqui

(10.VII.1986, Tavoillot *leg.*, coll. Verrieras) - Lézignan-Corbières (*ex larva* 20.IV.2012, T.L.) - Marsa (1.VIII.1975,

Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Mas-des-Cours (21.VIII.2011 and *ex larva* 28.IV-24.V.2012, T.L.) - Missègre (22.V.1966, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Montfort-sur-Boulzane (V.2010, Manil) - Montirat

(9.V.2011, Escudié) - Montolieu (Paya in Lafitte, 1964) - Montségret (25.VIII.2011, T.L.) - Mouthoumet (12.V.1983, Mazel) - Narbonne: Hauts de Narbonne (Guillosion) - Padern, 250 m (17.V. & 22.VII.2011, T.L.) - Pieuze (20.VIII.2011, T.L.) - Portel-des-Corbières (23.VII.2011, T.L.) - Puilaurens, 600 m (24.V.2011, T.L.) - Quillan (21-22.VII.1951, Crozes, 1954) - Quillan: col du Portel (25.V.1986, Mazel) - Roullens (3.V.1965, Ajac in coll. Rougeot, MNHN) - Saint-Polycarpe (11.VIII.1965, Ajac in coll. Rougeot, MNHN) - Salvezines (10.IV-6.VI, Mazel) - Saint-Martin-du-Lys (25.V.2011, T.L.) - Saint-Pierre-des-Champs (10.VIII.2007, Mazel) - Saint-Polycarpe (7.VIII.1966, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Termes, 340 m (5.IV.2001, S.D.) - Sainte-Colombe-sur-Guette (3.VI.2010, Turlin) - Terroles (23.VIII.1971, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Verzeille (Crozes in Lafitte, 1964) - Villarzel-du-Razès (Crozes in Lafitte, 1964) - Villefloure (e.l. 3.V.2012, T.L.) - Villeneuve-les-Corbières (17.V.2011, T.L.).

**Pyrénées-Orientales** : Amélie-les-Bains (several records 1909-2001) - Argelès-sur-Mer (VI.1982, Gossling, 1984) - Arles-sur-Tech (1949, de Puységur) - Bages (Manil) - Ayguatebia, 1500 m (30.V.1977, Mazel ; 21.VI.1998, Peslier) - Baillestavy (several records 1963-2010) - Banyuls (DUFAY, 1961) - Bélesta: vers Ille-sur-Têt (15.III.1977, Mazel) - Bettlans (several records 1967-2011) - Boule-d'Amont (several records 1963-2001) - Bouleternère: Serrabone (16.IV.2007, Bahuaud) - Calmeilles (2.VIII.1990, Peslier) - Campoussy, 800 m (15.V.1994, Hérès) - Casteil : Saint-Martin-du-Canigou (Verity, 1952) - Caudiès-de-Fenouillèdes (16.VIII.1964, coll. Rougeot, MNHN ; 15.VI.1977, Mazel) - Céret : Pont de Céret (7.VIII.1914, Oldaker, 1922) - Clairac : Villerach, 800 m (18.VIII.2001, Turlin) - Collioure: Saint-Martin (1913, coll. R. Oberthür, MNHN) - Conat (several records, 1972-2010) - Corneilla-de-Conflent: col d'Euzèbe (2.VI.1974, Mazel) - Corsavy (Oberthür) - Fillols (1949, de Puységur) - Fontpédrouse (DUFAY, 1961) - Einvetg, 1500 m (22.VI.1994, S.D.) - Err, 1600 m (3.VI.1979, Mazel) - Espira-de-l'Agly (28.III.1976, Mazel) - Fenouillet (1.IV.2006, Mazel ; 23-24.V.2011, T.L.) - Fillols (1.IX.1999, S.D.) - Fontpédrouse (DUFAY, 1961) - Ille-sur-Têt (several records 1918-1993) - La Bastide (8.VIII.1963, coll. Rougeot, MNHN) - La Massane (29.VI.1978, Mazel) - Latour-de-Carol, 1400 m (01.VII.1996, S.D.) - Llo (15.VII.1975, Labatut) - Millas (several records, 1960-1974) - Montbolo : col de la Redoute (6.IV.1997, Mazel) - Mosset, 750 m (13.IV.1991, Peslier) - Nohèdes (10.VIII.2011, T.L.) - Nyer (27.III.1976, Mazel) - Opoul : Périllos (3.V.1975, Mazel) - Ortaffa (26.VII.1963, coll. Rougeot, MNHN ; 21.III.1991, Peslier) - Osséja : Valcebollère, 1600 m (3.VII.1996, S.D.) - Passa : Saint-Luc (15.VI.1981, Mazel) - Perpignan (several records 1836-1986) - Port-Vendres (PAGES, 1972) - Porta (30.VI.1959) - Porté (25.VI.1932, coll. Deslandes, MNHN ; 30.VI-6.VII & 12



Carte I. — Répartition globale dans le sud de la France d'*Iphiclides podalirius* (cercle noir) et d'*I. feisthamelii* (cercle rouge) selon leur identification traditionnelle.

-19.VII.1951, BRETHERTON & *al.*, 1952) - Prats-de-Mollo (Dufay, 1961) - Priège (13.VII.1969, coll. Rougeot, MNHN) - Py (De Worms, 1966) - Reynès (12.V.1974, Mazel) - Ria (IV.1927, coll. Lucas, MNHN) - plaine du Roussillon (Oberthür) - Sahorre : gorges de la Rotja (1-15.V., Mazel) - Saillagouse (26.VI.2000, Auverlot, 2004) - Saint-Martin du Canigou (Oberthür) - Saint-Paul-de-Fenouillet (20.V.1927, HENRIOT, 1927) - Serdinya (Demergès) - Sorède (V-VI, Sprongerts, 1904) - Sournia, 400-650 m (several records 1970-2011) - Taillet (28.III-9.IV.1964, coll. Rougeot, MNHN) - Taulis (09.IV.1963, coll. Rougeot, MNHN) - Trouillas (28.IV.1963, de Puységur) - Valcebollère, 1600 m (03.VII.1996, S.D.) - vallée de la Têt, 1500 m (Mothiron, 1982) - Valmanya (13.VIII.1964, coll. Rougeot, MNHN) - Vernet-les-Bains (many records 1857-1970) - Vernet-les-Bains : vallée de Saint-Vincent (23.VII.1965, De Worms, 1966) - Villefranche-de-Conflent (several records 1914-1993) - Vira (5.VIII.1973, Mazel).

**Ariège** : Carcanières, 1000 m (12.VIII.2011, T.L.) - Rouze, 1050 m (12.VIII.2011, T.L.).

#### *Iphiclides* rapportés à *podalirius*

**Hérault** : Aumelas (23.IV.2003, S.D.) - Beaufort (23.VIII.2011, T.L.) - Cabrières (8.IV.1966, Rougeot) - Cambon (26.VI.2002, S.D.) - Causse-et-Veyran (26.VI.2006, S.D.) - Cézaban (27.III.1976, Labatut) -

Faugères (6.VII.2005, S.D.) - Félines-Minervois (8.VII.2007, S.D.) - Fraisse, 1000 m (21.VII.2002, S.D.) - Gabian (24.V.1902, Thierry-Mieg) - La Caunette (28.VI.2006, S.D.) - Minerve (28.VI.2006, S.D.) - Montarnaud (7.IV.1984, T.L.) - Montaud (15.V.1982, T.L.) - Montouliers (16.VIII.2009, Labatut) - Nissan-lez-Ensérune (1.IV.1989, T.L.) - Olargues (25.VII.2004, S.D.) - Oupia (23.VIII.2011 and *ex larva* 6 & 23.IV.2012, T.L.) - Pardailhan (30.VII.2008, S.D.) - Péret (28.IV.1984, T.L.) - Pézenas (3.IV.1961, MNHN) - Pignan (1.V.2003, S.D.) - Roquessels (27.VII.2005, S.D.) - Roujan (15.VIII.1963, MNHN) - Saint-Bauzille-de-la-Sylve (6.VII.1968, 4.V.1969, 10.VIII.1977, 20.IV.1981, Mazel) - Saint-Chinian (8.V.2008, S.D.) - Saint-Jean-de-Minervois (28.III.1976, Labatut) - Saint-Julien (13.V.2003, S.D.) - Saint-Pierre-de-la-Fage (18.VIII.2002, S.D.) - St-Pons-de-Mauchiens (14.VII.1964, Rougeot) - Saint-Pons-de-Thomières (25.VII.2004, S.D.) - Thézan-les-Béziers (18.VII.1968, Rostand *leg.*, MNHN) - Vélioux (28.VII.1975, Labatut) - Vendémian (4.V.2003, S.D.) - Verreries-de-Moussan (30.V.1992, Favretto) - Villemagne-et-l'Argentière (7.VIII.2002, S.D.).

**Aude** : Bellegarde-du-Razès (*ex larva* 3.V.2012, T.L.) - Belpech (Guillosson) - Brousses (6.VIII.1976, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Caunes-Minervois (7.V.1965, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Citou (12.IV.1964, Ajac *leg.*, coll. S.D.) - Corbières (18.VIII.2011, T.L.) - Lastours

(4.IV.2001) – Moussan (*ex larva* 18.V.2012, T.L.) - Narbonne : La Clape (15.V.2005, Courdil) - Pouzols-Minervoises (25.IV.2001, S.D.) - Tourouzelle, la Boulantière (*ex larva* 7 & 15.IV.2012, T.L.) - Villefort, 500 m (16.VIII.2011, T.L.) - Villegailhenc (13.VII.1981, Ajac leg., coll. S.D.) - 20 km north of Carcassonne (25.VI.1965, coll. Rougeot, MNHN).

**Ariège** : Arabaux (Demergès) - Bédeilhac (Hart) - Camarade (Demergès) - Foix (IV.1928, MNHN) - L'Aiguillon (16.VIII.1964, coll. Rougeot, MNHN) - La Bastide-de-Sérou (Demergès) - Lagarde (17.VIII.2011, T.L.) - Lavelanet (16.VIII.1964, coll. Rougeot, MNHN) - Loubens (Demergès) - Luzenac (12.VIII.1964, coll. Rougeot, MNHN) - Malléon (Demergès) - Mas-d'Azil (Demergès) - Montegut-Plantaurel (Demergès) - Niaux (27.V.1973, coll. Rougeot, MNHN) - Pailhès (Demergès) - Roquefixade (Demergès) - Saint-Ybars (Demergès).

La carte obtenue (**Carte I**) révèle une zone d'environ 20 km de large entre les aires de distribution des deux taxons depuis la frontière espagnole et andorrane puis entre l'Ariège et l'Aude jusqu'aux environs de Carcassonne. Plus loin, elle se dirige vers Narbonne puis la Méditerranée. Les aires à l'ouest et au nord de cette zone sont occupées par *I. podalirius* alors que les Corbières et l'est des Pyrénées le sont par *I. feisthamelii*.

A quels facteurs obéit cette répartition ?

### L'environnement géographique

En première approche, le cadre orographique fait figure de barrière naturelle, matérialisée par la chaîne des Pyrénées qui sépare *feisthamelii* en Espagne de *podalirius* en France. En fait le relief canalise les flux migratoires et l'expansion des espèces comme le montre la présence de *feisthamelii* en Roussillon et jusqu'en Ariège et dans l'Aude. Selon un processus devenu classique (TABERLET *et al.*, 1998) le passage s'est effectué par les zones basses de l'Est pyrénéen comme pour nombre d'autres espèces issues des refuges pléistocènes ibériques, telles *Zerynthia rumina* (L., 1758) ; *Glaucopsyche melanops* (Bsdv., 1828) ; *Pyronia bathseba* (Fabr., 1797) ; *Melanargia lachesis* (Hüb., 1790) et *M. occitanica* (Esper, 1793), etc.

Ailleurs, la chaîne de hautes montagnes, au dessus de 2 000 m, agit efficacement et empêche *feisthamelii* de s'étendre vers le nord. Quelques observations exceptionnelles ont été effectuées plus à l'ouest dans les Pyrénées

centrales à Gavarnie, Gèdres, Luz-St-Sauveur (RONDOU, 1933 ; 1935) et ce même auteur cite un *I. podalirius* vu à 2 600 m un jour de vent ! Bien que les deux taxons ne semblent pas se reproduire au-dessus de 1 500 m et soient rares en montagne au-dessus de cette limite, ils sont capables de se disperser plus haut par temps chaud. Franchir les montagnes ne survient cependant qu'exceptionnellement et apparemment cela n'a donné lieu à aucune colonisation de *feisthamelii* dans l'ouest et le centre des Pyrénées ou de *podalirius* sur le piémont espagnol. Un contact éventuel en Pays Basque n'a pas été étudié.

La frontière franco-espagnole suit presque continuellement les crêtes excepté au Val d'Aran où celles-ci s'orientent au sud de la frontière ; or le Val d'Aran semble être la seule place en Espagne où *I. podalirius* est régulièrement trouvé et où la présence d'*I. feisthamelii* n'a pas été confirmée (De-Gregorio, com. pers.)

Le relief montagneux qui s'étend en bordure est de la vallée de l'Ariège depuis Puymorens jusqu'au col des Sept Frères jalonne une séparation analogue entre *podalirius* à l'ouest et *feisthamelii* à l'est. Plus au nord, le relief devient collinéen et ne peut pas expliquer la séparation géographique des deux taxons quoique la ligne principale suive plus ou moins la limite climatique des influences atlantiques et méditerranéennes. Enfin la partie nord du partage demeure difficile à comprendre ; ce qui incite à rechercher le rôle que peuvent jouer les exigences biologiques des deux *Iphiclides*.

### Données écologiques et éthologiques

Une vaste étude de terrain a été effectuée en août 2011 par le premier auteur et 36 jours ont été nécessaires pour couvrir l'ensemble de l'aire répartie entre *I. podalirius* et *I. feisthamelii*. Des cartes au 1/100 000<sup>e</sup> et 1/50 000<sup>e</sup> donnant le relief ont été utilisées pour localiser les sites possibles de « hill-topping ». Après quelques jours d'observation, il est apparu clairement que les papillons consacrent les premières heures de soleil de la journée aux places fleuries où ils s'alimentent et d'où ils gagnent le haut des versants de colline en fin de matinée. La plupart des papillons vus ont été capturés et

photographiés sur les deux faces puis relâchés.

Dans les places où les papillons n'ont pas été trouvés, œufs et chenilles ont été recherchés et collectés pour élevage en complément des observations directes de terrain. Ainsi 28 chenilles et chrysalides des deux taxons ont été

placées dans les mêmes conditions entre août 2011 et le printemps 2012. Aucune différence qualitative fondamentale n'a été relevée entre les larves (**Fig. 3**) et les nymphes des deux taxons.



*feisthamelii* printemps



été



été



*podalirius* printemps



été



été

**Fig. 3.** — Chez *podalirius* comme chez *feisthamelii*, les chenilles matures ont souvent des taches rouges plus marquées en été qu'au printemps et présentent alors une coloration identique à celle du feuillage vieillissant de leurs arbustes nourriciers (LAFRANCHIS & *al.*, 2015, p. 136). Il est possible que les chenilles estivales de *feisthamelii* aient en moyenne plus de taches rouges que celles de *podalirius* : 28/63 ont au plus une paire de taches rouges contre seulement 7/43 chez *feisthamelii*. Mais cet échantillonnage reste insuffisant pour en tirer une conclusion statistiquement fiable.

Les papillons ont éclos en un peu plus de deux mois. Les imagos de *podalirius* ont émergé 3 semaines plus tôt en moyenne par rapport aux *feisthamelii* dont le premier a éclos 14 jours après le premier *podalirius* et le dernier 22 jours après le dernier *podalirius*.

Pour beaucoup de papillons européens, il est connu que la durée à l'état de chrysalide dépend de la température (BINK, 1992) et le délai dans l'émergence de *feisthamelii* indique que celui-ci est plus thermophile que *podalirius* comme le suggérait déjà sa distribution plus

méridionale. Toutefois les facteurs climatiques n'apparaissent pas déterminants dans la répartition relative des deux *Iphiiclides* étudiés comme ils le sont par exemple chez *Melanargia galathea* et *M. lachesis*. Ces deux Satyrinae forment un couple analogue à celui que constituent *podalirius* et *feisthamelii*, du point de vue biogéographique notamment (MAZEL, 1986) or *lachesis* parvient jusqu'au Rhône à l'Est en colonisant les territoires dont le régime méditerranéen des pluies, de l'insolation, des températures, ..., est incompatible avec les exigences écologiques de *M. galathea*. Chez les *Iphiiclides*, les élevages paraissent bien confirmer les tendances plus thermophiles de *feisthamelii* par rapport à *podalirius* mais sur le terrain il n'apparaît pas de ségrégation comparable à celle qui existe chez les *Melanargia*.

En revanche, la composition floristique des formations végétales semble avoir une certaine importance dans la répartition des *Iphiiclides*.

De manière générale, il faut rappeler que les deux taxons volent en deux générations entre mars et septembre, occasionnellement début octobre. L'existence d'une troisième génération introduite par VERITY (1952) n'a pas été confirmée en France. Les premiers papillons de seconde génération commencent à éclore fin juin et le reste de l'émergence a lieu jusqu'à la fin août. Ce long délai explique probablement l'erreur de Verity. Les deux papillons n'ont régulièrement une troisième génération que dans les régions chaudes du sud

de l'Europe, *feisthamelii* au sud de l'Espagne et *podalirius* au sud de la Grèce où les individus éclos en septembre-octobre volent jusqu'au début novembre certaines années.

Les œufs sont déposés sur les deux faces de feuilles de Rosaceae arbustives ou arborescentes, plus souvent sur le dessous. En accord avec les observations effectuées en 2011, la majorité des œufs pondus à la face supérieure des feuilles sont parasités et virent au gris-noir.

En France, les premiers états de *feisthamelii* ont été relevés sur *Prunus mahaleb* Miller, *P. spinosa* L., *P. dulcis* Miller (T. L.), *Pyrus spinosa* Forsskal (DEVARENNE, 1973) et *P. communis* L., (OBERTHÜR, 1909). Dans une aire voisine, *podalirius* utilise le plus souvent les mêmes plante-hôte et plus rarement *Prunus armeniaca* L. Dans l'Hérault comme en Provence, la plupart des œufs de *podalirius* (81 %) sont déposés dans les deux générations sur des arbustes élevés ou des arbres de faible taille entre 1 m et 2,5 m au-dessus du sol. En revanche, dans les zones chaudes au nord de son aire (HOFMANS & DELESCAILLE, 1992 ; STEINER *et al.*, 2007) et au dessous de 1 000 m dans les Alpes du Sud (T. L., obs. pers.) *podalirius* sélectionne plutôt les buissons bas.

De même, les œufs de *feisthamelii* sont presque toujours trouvés (90 %) sur des buissons bas de moins de 1 m, en particulier sur les versants sud secs et pierreux des basses Corbières sous un climat méditerranéen typique (**Tableau III**).

Hauteur de ponte		0-0,50 m	0.51-1.00 m	1.01-1.50 m	1.51-2.00 m	> 2.00 m
<i>feisthamelii</i>	N	43	22	4	3	0
	%	60	30,5	5,5	4	0
<i>podalirius</i>	N	11	29	46	113	16
	%	5	13,5	21,5	52,5	7,5

**Tableau III.** — Hauteur des plantes de ponte sélectionnées par les femelles d'*I. feisthamelii* et *I. podalirius* dans le Midi de la France.

On constate en Languedoc que les deux principales plantes-hôtes sont soit peu communes (*Prunus spinosa*) soit totalement absentes (*P. mahaleb*) sur les formations marneuses alluviales de la plaine et de ses bordures basses. Au contraire, ces deux arbustes sont largement répandus et communs sur les calcaires compacts qui forment le centre des Corbières au sud et le Minervois au nord dans lesquels respectivement *feisthamelii* et *podalirius* sont communs.

Une troisième plante-hôte, l'amandier (*Prunus dulcis*) y est très répandue mais rarement utilisée en été pour l'oviposition, même quand les jeunes arbres portent des feuilles vertes fraîches. Les feuilles de nombreux amandiers commencent à faner et à tomber en août, et à partir de la mi-août, ni œufs ni chenilles n'ont été trouvés sur amandier alors qu'il était cependant aisé de les rencontrer sur les principales plantes-hôtes disponibles...

Dans la plaine vouée à la viticulture et ses alentours, *Prunus spinosa* n'a été trouvé que rarement dans deux types d'habitats : le long des ronciers bas entre les vignes et au pied de petits ressauts rocheux. Œufs et chenilles ont pu être découverts en plusieurs colonies sur cette plante, ce qui atteste la grande aptitude des femelles d'*Iphiclides* pour localiser la plante nourricière des larves quand elle est rare.

Dans les régions basses du sud du Languedoc, en dépit de conditions climatiques favorables, les *Iphiclides* sont souvent peu fréquents et peuvent être totalement absents aux points de hill-topping où *Papilio machaon* L. se rencontre au contraire régulièrement. L'extension de la viticulture n'en paraît pas responsable et l'absence de *Prunus mahaleb* ou la rareté de *Pyrus spinosa*, les plantes-hôtes favorites, est causée par les facteurs édaphiques. Les conditions environnementales apparaissent ainsi importantes pour le développement des zones de contact.

Au total, les facteurs écologiques dans la plaine du Languedoc limitent la réalisation de grandes populations des deux taxons et ne favorisent pas les inter-actions entre elles. Leurs bastions dans les Corbières et le Minervois sont séparés en moyenne par 15 km occupés par de faibles populations des deux papillons. Il est probable qu'actuellement cette situation restreigne les chances de venir en

contact et favorisent le maintien de populations distinctes mais le mécanisme qui empêche le peuplement de *feisthamelii* de s'étendre plus au nord ou celui de *podalirius* plus au sud ne peut être expliqué par les facteurs écologiques et environnementaux en général. Seule l'étude détaillée des zones de contact peut permettre de comprendre les rapports que deux populations établissent entre elles.

### III – L'HYBRIDATION

En conséquence évidente des conclusions partielles ci-dessus, la première démarche consiste à rechercher les interactions possibles ou non entre les deux taxons en vue d'établir leur niveau d'interfécondité ou d'interstérilité. L'hybridation expérimentale étant susceptible de fournir des références précises et contrôlées, elle a été mise en œuvre par divers auteurs.

#### Les croisements expérimentaux

Une méthode d'accouplement provoqué est détaillée par Hans BRUER (1984) de même que la conduite des élevages *ab ovo* qui en découlent. L'auteur cependant n'indique pas l'origine des *podalirius* qu'il engage dans ses croisements de sorte qu'il est impossible de savoir si d'éventuels hybrides ont été obtenus.

Un croisement réalisé en 1938 par Z. Lorkovic entre une femelle *podalirius* et un mâle *feisthamelii* a donné deux mâles dont les photographies recto/verso (**Fig. 4**) nous ont été communiquées par H. Descimon. Bien que les conditions de l'expérience ne nous soient pas



**Figure 4.** — Hybrides F1 ♀ *podalirius* X ♂ *feisthamelii* obtenus par Z. Lorkovic en 1938.



Figure 5. — Boite de la collection Verity, Musée de La Specola, Florence.

connues et que les clichés aient été légèrement délavés par le temps, les deux papillons seront pris en référence (voir plus loin).

Une tentative d'hybridation a été effectuée à partir des élevages réalisés en août 2011 (voir *ante*). Les premiers essais ont été conduits à l'aide d'imagos placés dans une cage grillagée, en présence de plantes-hôtes et de fleurs riches en nectar, disposée à mi-ombre près d'un arbre. Rien ne se produisant, un accouplement manuel a été tenté, d'abord entre une femelle *podalirius* fraîche et 3 mâles *feisthamelii* nés quelques jours avant. Seul un de ces mâles a ouvert ses valves suffisamment pour maintenir fortement l'abdomen de la femelle. Bien que ceci ait duré quelque temps, l'accouplement n'a pas eu lieu. Un autre accouplement provoqué entre une femelle *feisthamelii* et un mâle *podalirius* a été essayé deux fois et la copulation s'est effectuée aisément. Dans le premier cas, le mâle vieux de 12 jours était trop faible pour rester accouplé et l'une des deux femelles fécondées s'est échappée avant d'avoir pondu.

La dernière femelle mise en grande cage (53 X 53 X 80 cm) avec des rameaux de plante-hôte et nourrie chaque matin de miel dilué, a ensuite été placée dans une cage réduite (15 X 15 X 11 cm) rentrée pour la nuit. Au cinquième matin, quelques œufs ont été déposés sur le montant en bois de la cage. Une branchette de *Prunus mahaleb* a alors été installée en permanence. Le papillon vécut 18 jours et a pondu 59 œufs. Tous étaient rose pâle et 11 ont paru déformés peu de temps après la ponte. Les autres avaient un aspect normal mais aucun n'a éclos.

La seule conclusion tirée de l'expérience est que l'accouplement provoqué paraît aisé entre mâle *podalirius* et femelle *feisthamelii* mais pas dans le sens réciproque. Enfin il faut noter que, quelle qu'en soit la cause, aucun des œufs pondus n'a éclos.

Les références obtenues à partir des tentatives d'hybridation expérimentale se révélant très limitées, voire décevantes, il reste à exploiter les observations effectuées en milieu naturel.

## Les aspects de l'hybridation *in situ*

Liée à la reconnaissance du statut taxonomique de *feisthamelii* par rapport à *podalirius*, l'interprétation des observations rapportées à une éventuelle hybridation a donné lieu à une certaine confusion.

VERITY (1952) déclare avoir reçu de « Caux » 10 *Iphiclides* : 2 « purs » *podalirius*, 7 *feisthamelii* bien caractérisés et un qu'il décrit comme hybride (VERITY, 1947). Au Musée de La Specola, à Florence, une boîte de sa collection (**Fig. 5**) ne contient que 9 spécimens dont l'un porte l'étiquette « 14-VII-31 Cenne » et les 8 autres « Caux » suivant une date entre 10 et 27-7-27. De plus une étiquette indépendante mentionne « probablement le Caux de Hérault entre Faugères et Montpellier », ce que contredisent toute la documentation citée *ante* et les prospections menées indépendamment par les trois auteurs : seul *podalirius* est présent dans le département de l'Hérault.

Or il existe près de Carcassonne deux villages, l'un nommé « Caux » (actuellement Caux-et-Sauzens), l'autre à 16 km au nord-ouest nommé « Cenne » (actuellement Cenne-Monestiés)... Cette localisation s'accorde bien avec les exemplaires de la collection Verity : 7 peuvent être effectivement rapportés à



**Figure 6.** — Exemple considéré par Verity hybride entre *I. podalirius* et *I. feisthamelii*, nommé *notha* (Verity, 1947). L'étiquette précise : "lunule orangée de type *podalirius* ; le reste *feisthamelii*". En fait, seule la strie de l'aile postérieure, mal caractérisée, pourrait être de forme intermédiaire, sinon tous les caractères relèvent de la variabilité de *feisthamelii*.

*feisthamelii*, les 2 autres présentant plus ou moins de caractères de *podalirius*. Le spécimen décrit en tant qu'hybride « *notha* » (**Fig 6**) semble être l'un de ceux pris à Caux le 25-VII-1927 : il présente tous les caractères de *feisthamelii* excepté pour les lunules orange comme l'indique VERITY (1947 ; 1952). Cependant tous les autres exemplaires montrent également une lunule plutôt large et l'étiquette fixée dans la boîte « synergerse *notha* Vrty » n'est pas attachée à un individu particulier, soit qu'elle ait été déplacée, soit que Verity considérait l'ensemble de la série intermédiaire entre *feisthamelii* et *podalirius*... Finalement, le papillon noté « Cenne » apparaît le plus proche d'un hybride !

En 1964, LAFITTE annonce qu'il a trouvé les deux *Iphiclides* à Bélesta (Ariège) et seulement *feisthamelii* à Puivert (Aude), les deux villages étant distants de 9 km. Lors de l'étude de 2011, le premier auteur est venu 3 fois à Puivert et a pu trouver 23 papillons des deux taxons, ensemble et en nombre sensiblement égal, mais aucun *Iphiclides* n'a pu être localisé à Bélesta. Il semble probable que la déprise agricole et les modifications du couvert végétal qui en découlent expliquent ces divergences.

D'autres données de terrain plus récentes rapportent la présence simultanée des deux taxons dans les Pyrénées-Orientales : Banyuls-sur-Mer, 2 *feisthamelii*, *Ipodalirius*, 25.IV.1975 (Mazel) ; Campoussy, 800 m, plusieurs *feisthamelii* et 2 *podalirius* défraîchis, 15.V.1994 (A. Hérès) ; Sournia, 630 m, 1 mâle frais typique de *podalirius*, 19.V.2004 (A. Hérès), *feisthamelii* est commun dans cette station reconnue notamment par T. L.

Des références d'hybrides présumés ont été également notées dans l'Aude ou relevées dans les collections : Malves-en-Minervois, Villepeyrous (*ex l.* 29.04.2012, T.L.) ; Villeneuve-Minervois 21.V.1969 (Ajac *legit.*, coll. S.D.) ; Villefort 16.VIII.2011, (T.L.) ; Carcassonne, plusieurs *feisthamelii* 1964-1968 et *podalirius*, 6.VI.1981 (Quidet, Van Cappellen, etc.

De ce rapide tour d'horizon ressort un ensemble de données disparates, peu cohérentes de prime abord, qui permettent cependant de cibler une zone de contact s'étendant en direction Sud-Nord de Puivert à

Caux. Il reste à définir un outil permettant d'en faire une lecture objective.

#### IV – ANALYSE ET INTERPRETATION DES PEUPELEMENTS

##### Méthode utilisée

L'analyse appliquée par H. DESCIMON *et al.* (1989) à l'étude du contact *Parnassius apollo* – *P. phoebus* paraissant directement transposable, a été adoptée ici. Les caractères discriminants sont cotés de manière à évaluer le degré d'hybridation des individus dans les zones d'intergradation par comparaison aux peuplements parents de *feisthamelii* et de *podalirius*.

Pour le choix des critères, la recherche de caractères distinctifs supplémentaires s'est révélée décevante. La couleur des ailes, par exemple, généralement blanche chez *feisthamelii* et jaune chez *podalirius* mais variable selon le sexe, la génération, l'âge du sujet (voir *ante*) est inutilisable. Seuls deux critères, 8 et 9, ont été ajoutés aux 7, en partie hérités de Duponchel, définis ci-dessus :

- 8 – chez *feisthamelii*, sur les ailes postérieures, la strie transversale médiane a une épaisseur comparable à celle des stries de l'aile antérieure, elle est assez courte et n'atteint pas l'ocelle ;

chez *podalirius*, cette strie est mince et se prolonge jusqu'au bord de l'ocelle.

- 9 – chez *feisthamelii*, sur les ailes postérieures, un semis noir forme une ombre ante-terminale importante qui atteint le bord antérieur de l'aile près de l'apex :

chez *podalirius*, l'ombre est moins développée, très réduite ou absente au niveau de l'apex (**Fig. 1**).

Comme pour les 7 autres critères, il existe une certaine variation individuelle de sorte qu'une part de subjectivité subsiste dans l'appréciation des caractères discriminants. Toutefois, pris ensemble ils demeurent opérationnels et n'ont pas fait apparaître d'anomalie.

Chaque critère est noté -1, +1 ou 0 de sorte qu'un individu typique de *feisthamelii*, coté +1 pour chacun de ses 9 caractères, totalise un score égal à +9. De la même manière, un *podalirius* typique atteint -9. Pour les papillons

présentant des caractères intermédiaires ou composites et supposés hybrides, la cotation

globale est donnée par la somme algébrique des points attribués aux 9 critères (**Tableau IV**).

Caractère / critérium	Type <i>podalirius</i> Typical <i>podalirius</i>	Intermédiaire intermediate	Type <i>feisthamelii</i> Typical <i>feisthamelii</i>
<b>Aile antérieure, dessus / upper forewing</b>			
Couleur à la costa Colour near the costa	Concolore au fond -1 Same as background	Peu différente du fond 0 not much different / backgr	Jaune foncé +1 Deep yellow
Espace entre stries 6 et 7 Space between stripes 6-7	Concolore au fond -1 Same as background	0	Jaune foncé +1 deep yellow
Jonction stries 6 et 7 Stripes 6 and 7	Totalement séparées -1 Completely distinct	+/- tangentes 0 Contact	Confluentes +1 Merging
Forme strie 3 Stripe 3	Triangle, pointue -1 Pointed and triangular	Intermédiaire 0 intermediate	+/- rectangulaire +1 +/- rectangular
<b>Aile postérieure, dessus / upper hindwing</b>			
Forme de la lunule orange Shape of orange lunule	Largeur irrégulière -1 Irregular width	Intermédiaire 0 intermediate	Largeur constante +1 Constant width
Strie transverse médiane Median transverse stripe	Année jusqu'à l'ocelle -1 Narrow up to the ocellus	Intermédiaire 0 intermediate	Bien dessinée courte +1 Short and well defined
Ombre noire submarginale Submarginal dark shadow	Résiduelle nulle à l'apex -1 Non existant or remnant at apex	Intermédiaire 0 intermediate	+/- large à l'apex +1 +/- large at apex
<b>Aile antérieure, dessous / under forewing</b>			
Coloration submarginale et marginale / submarginal and marginal colour	Concolore au fond -1 Same as background	Intermédiaire 0 intermediate	Contrastée jaune foncé +1 contrasted deep yellow
<b>Aile postérieure, dessous / under hindwing</b>			
Coloration submarginale et marginale / submarginal and marginal colour	Concolore au fond -1 Same as background	Intermédiaire 0 intermediate	Fort contraste, jaune +1 foncé / contrasted, deep yellow

**Tableau IV.** — Critères retenus pour l'analyse discriminante et cotation.

En fait, reconnaître un état hybride se révèle très délicat. Un individu F1 issu du croisement de deux parents homozygotes pour tous les caractères coterait 0 dans le système d'évaluation choisi, à condition que la dominance soit de type intermédiaire (codominance ou absence de dominance) pour la totalité de ces mêmes caractères. Or les deux mâles indiscutablement hybrides obtenus par Z. Lorkovic cotent -4. L'examen des cotations révèle alors une disparité : chez le plus petit exemplaire, la strie 3, triangulaire, est de type *podalirius*, comme les autres caractères notés -1. Seule la strie longitudinale des ailes postérieures, de type *feisthamelii*, correspond à une recombinaison de caractères. Il en va de même pour le caractère « strie 3 subrectangulaire » chez le plus grand exemplaire. Ces disparités traduisent l'hétérozygotie des parents, au moins pour ces caractères. En revanche, les autres phénotypes réalisés pourraient indiquer une dominance des types *podalirius*. Cependant une ambiguïté

réside ici dans la double interprétation de la notation 0 qui traduit soit la variabilité d'un caractère, soit la réalisation d'un état intermédiaire. En d'autres termes, les normes de variation des deux taxons se recoupent de manière plus ou moins importante de sorte qu'aucun caractère n'a de valeur discriminante absolue. Il faut donc rechercher la solution en considérant le comportement d'ensemble de ces caractères (voir ci-après).

Pour *I. podalirius*, un échantillon a été constitué en réunissant au hasard 32 références provenant des départements de l'Hérault, du Gard, de la Lozère, du Var, des Alpes-de-Haute-Provence, des Alpes-Maritimes, des Hautes-Alpes et de l'Isère.

Pour *I. feisthamelii* l'échantillon de 38 exemplaires rassemble les données directement utilisables provenant de l'ensemble du département des Pyrénées-Orientales à

l'exception de la seule station de Nohèdes paraissant, en première lecture, très atypique.

### Résultats et interprétation

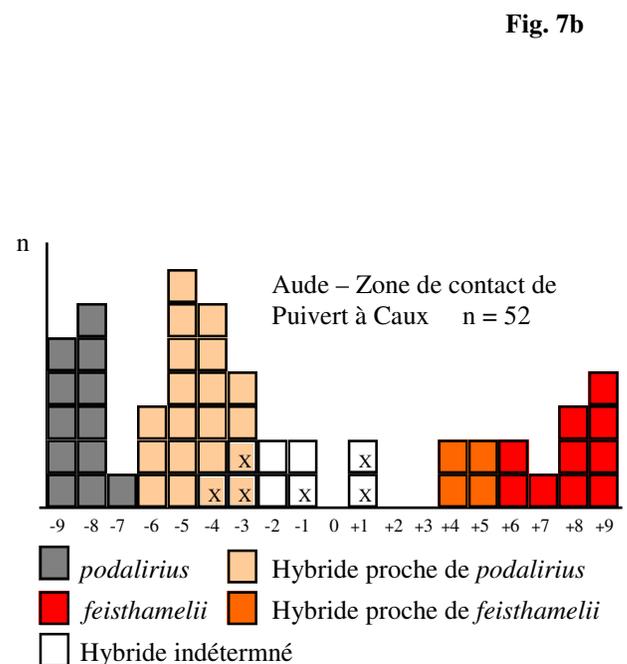
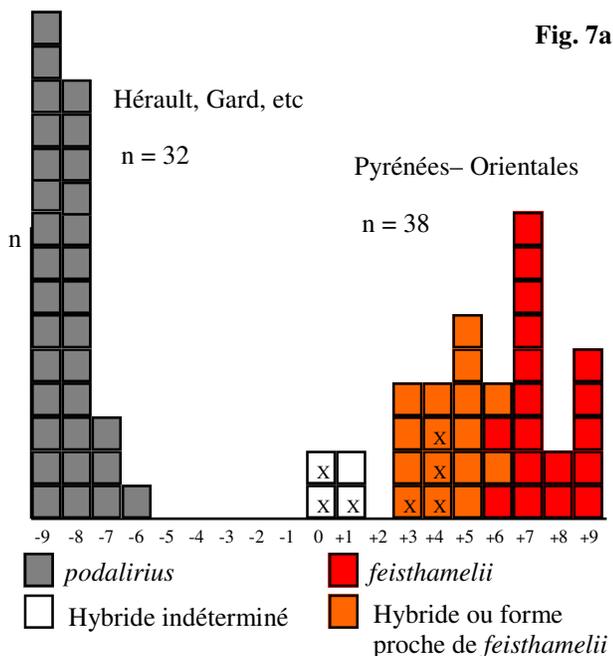
Afin d'éviter de longs développements, tous les résultats sont traduits en histogrammes de lecture immédiate précise du fait que la cotation de chaque individu est représentée par un petit carré dans l'ensemble de la figure.

Pour *I. podalirius*, l'histogramme obtenu (Fig. 7a) traduit une absence de variation presque totale d'autant plus remarquable que l'origine de l'échantillon est géographiquement disparate. Ce résultat confirme et valide les observations purement qualitatives rapportées ante.

Pour les *feisthamelii* des Pyrénées-Orientales (Fig. 7a), à l'inverse, l'ensemble est hétérogène et comporte une certaine proportion de formes hybrides mêlées au polymorphisme intra-spécifique. La variabilité plus importante chez les femelles, soulignée en début d'étude, incitait à les exclure des décomptes mais cette démarche n'aurait pas rendu compte de la totalité de la variation spécifique par rapport à

celle de *podalirius*<sup>1</sup>. De même, le peuplement ibérique n'a pas été pris en référence du fait des particularités, mises en évidence ante, qui le distinguent du peuplement des Pyrénées-Orientales. Or c'est ce dernier qui entre en contact avec *I. podalirius*.

Pour la zone Puivert – Caux, un échantillon de 52 individus utilisables a été analysé et les feuilles de relevés cotées ainsi que l'histogramme qui en résulte (Fig. 7b) montrent que ces papillons se répartissent en trois catégories : les deux souches parentales et un ensemble intermédiaire hétérogène. Globalement, les caractères de type *podalirius* s'expriment très majoritairement par rapport à ceux de type *feisthamelii*, de l'ordre de 6 fois plus dans le périmètre Puivert – Chalabre. Une interprétation simple serait d'admettre la dominance des caractères *podalirius*, ce que paraît confirmer le développement spectaculaire des valeurs comprises entre -5 et -3, centrées précisément sur la cote -4 des deux hybrides expérimentaux étudiés. Or cette dominance disparaît lorsque l'on passe dans le territoire de *feisthamelii* où les combinaisons



X : individu présentant au moins deux caractères de *podalirius* et deux de *feisthamelii*.

Fig. 7 — Distribution de fréquence des cotations individuelles (1 carré = 1 individu) dans divers peuplements.

7a : peuplements pris en références pour *I. podalirius* et *I. feisthamelii*.

7b : mise en évidence de formes hybrides dans une zone de contact.

<sup>1</sup> Toutefois et en pratique, pour identifier avec certitude une population mal caractérisée, il est plus efficace de ne prendre que les mâles en considération.

apparemment hybrides résultent de la réalisation de caractères intermédiaires plus que d'intégration de caractères de type *podalirius*, celui noté -1 étant l'absence de fusion des stries 6 et 7, particularité qui entre dans la norme de variation de *feisthamelii*. Le problème est donc de distinguer la variation de la réalisation d'un caractère intermédiaire chez les hybrides.

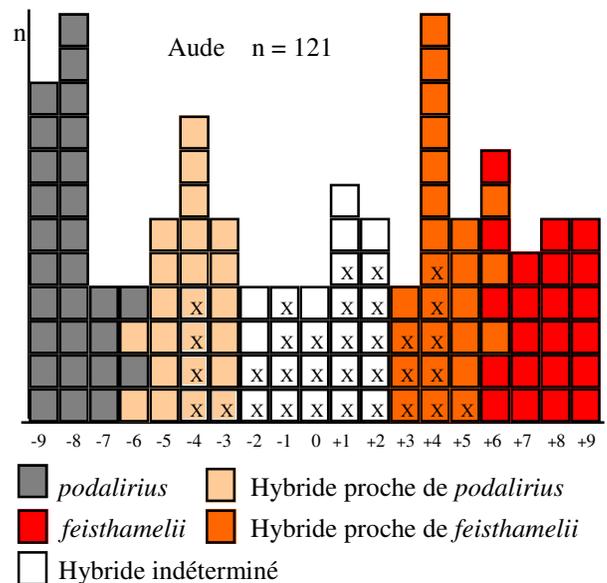
Chaque espèce possède une variabilité qui lui est propre en fonction de sa diversité allélique. Une augmentation de sa variation au contact d'un autre taxon traduit nécessairement un échange de gènes entre eux. La masse d'individus notés entre -5 et -3, située de manière spectaculaire dans un vide total laissé par les deux souches parentales en apporte ici la démonstration. Les caractères notés 0 chez les papillons cotant de -5 à -3 et de +3 à +5 expriment donc bien, pour la majorité d'entre eux, la réalisation de structures intermédiaires. Les recombinaisons multiples de caractères apparaissent logiquement en majorité entre les cotes -3 et +3 mais restent peu nombreuses. La persistance des formes typiques en mélange avec des individus hybrides à des degrés différents confirme effectivement la forte restriction des échanges géniques. Enfin la variation intra-spécifique est responsable de l'étalement de l'histogramme entre les cotes -9 à -7 (-6 ?) et +7 (+6 ?) à +9, c'est à dire pour les deux souches *podalirius* et *feisthamelii*.

Il semble donc que la seule proximité géographique régisse les échanges de gènes entre les deux peuplements de sorte que les individus présumés hybrides doivent être interprétés dans leur contexte environnemental et le degré d'hybridation évalué par le nombre de recombinaisons plus que par la cotation chiffrée. Par convention ici, ne sont repérés par un X dans les histogrammes, que les individus présentant au moins 2 caractères de type *podalirius* combinés à au moins 2 caractères de type *feisthamelii*.

### Analyse de peuplements – tests

A l'aide de ces quelques clés, comment s'interprète le peuplement complexe de l'ensemble du département de l'Aude ? Un total de 121 papillons a été coté comme précédemment, provenant de la quasi totalité

du territoire que couvre ce département et incluant l'échantillon analysé ci-dessus. L'histogramme de la figure 8, en bonne concordance avec le précédent, apporte de nouvelles informations.



**Figure 8.** — Peuplement du département de l'Aude. L'hétérogénéité traduit l'existence de rétrocroisements liés à l'interfertilité partielle des deux espèces.

Il est aisé d'y reconnaître les caractères des deux souches originelles et deux pics sensiblement symétriques, centrés sur les valeurs -4 et +4, séparés par une zone de -2 à +2 correspondant au maximum de recombinaisons. Si la totalité de l'effectif se partage exactement (à un près) entre les deux ensembles, il n'en va pas de même pour les hybrides présumés de -5 à -1 qui comptent 29 individus (dont 11 X) du côté *podalirius* contre 35 (dont 19 X) de +1 à +5 côté *feisthamelii*. Cette dissymétrie traduit une meilleure résistance à l'hybridation chez *podalirius* qui, rapprochée de la faible variabilité de cette espèce (*ante*) laisse supposer une forte cohésion du génome.

Cependant si l'aspect statistique des analyses permet une compréhension globale, il ne traduit pas le détail des comportements sur le terrain. La cartographie des cotations individuelles (**Carte II**) fait apparaître la juxtaposition d'individus en tous points opposés dans des foyers d'hybridation disséminés et disparates. Ainsi, il est très peu probable que les recombinaisons alléliques expliquent la présence de deux individus notés -9 (*podalirius*) et +8 (*feisthamelii*) à Puivert.



Carte II. — Distribution géographique des cotations individuelles en Languedoc-Roussillon.

-9 : tous caractères de type *podalirius*

+9 : tous caractères de type *feisthamelii*.

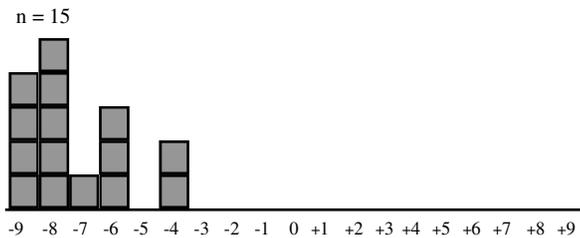
La flèche indique une série de valeurs intermédiaires.

De même à proximité de Carcassonne, la série de Caux (coll. Verity) qui compte au moins 3 exemplaires notés +9 et 2 +8 (*feisthamelii*) est contredite à quelques km de là, à Villegailhenc, par la collecte d'exemplaires notés -6, -7, -8 et -9 (*podalirius*). Autre anomalie : un individu noté +1 à Perpignan ou un autre coté 0 à Sournia, loin de toute zone d'hybridation reconnue. Ces apparentes contradictions évoquent la présence d'individus erratiques en bon accord avec la puissance de vol de ces insectes et le fort régime éolien méditerranéen.

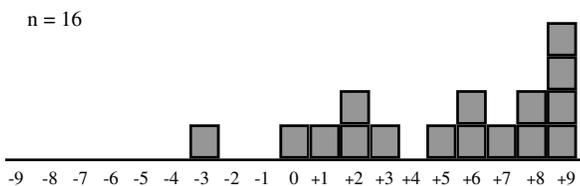
Chez les mâles, la pratique du hill-topping

relève d'un comportement territorial qui, *a priori*, n'est pas favorable à la dispersion si ce n'est par la recherche de points hauts. En revanche les femelles, comme celles de nombreux Rhopalocères, sont très mobiles et semblent disperser leurs œufs sur des distances d'autant plus importantes qu'il fait chaud ou qu'il y a du vent : elles pondent quelques œufs sur une plante puis se laissent emporter au loin (obs. T.L.). La découverte d'œufs ou de chenilles sur des plantes-hôtes isolées dans les zones où celles-ci sont rares tendrait à confirmer ce comportement.

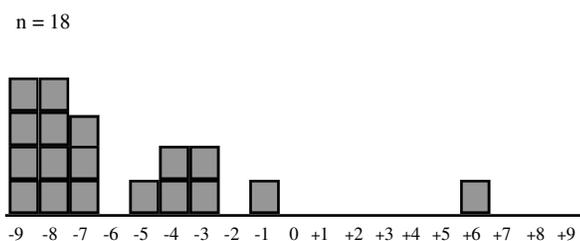
L'hypothèse d'une dissémination aléatoire d'individus erratiques expliquerait alors la réalisation de foyers d'hybridations disséminés, et peut-être sporadiques, tels qu'ils apparaissent sur l'ensemble du territoire de l'Aude et des Pyrénées-Orientales. La **figure 9** illustre cette structure dans la zone de contact s'étendant de Puivert à Carcassonne puis dans le Minervois.



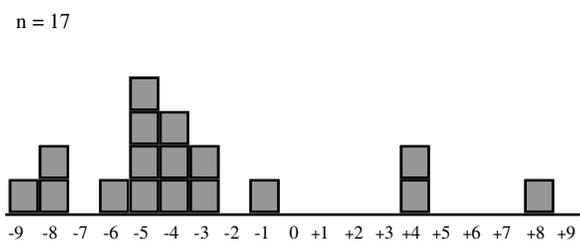
Citou Caunes-Minervois Villeneuve-M. Laure-M. Villegailhenc  
Minervois, N. N-E de Carcassonne



Caux Roullens Alaigne S. S-O de Carcassonne



Chalabre



Puivert

**Fig. 9.** — Détail de la cotation du peuplement de la zone de contact de Puivert à Carcassonne et au Minervois.

<sup>2</sup> Hors de l'Europe, comme pour beaucoup d'espèces ouest-méditerranéennes (NAZARI *et al.*, 2010), *feisthamelii* présente une discontinuité génétique entre ses populations nord africaines et européennes (WIMERS & GOTTSBERGER, 2010). Cependant les travaux de ces derniers auteurs, fondés sur l'analyse comparée des ADN mitochondriaux et nucléaires, conduisent à des résultats discordants qui ne permettent pas de valider le statut spécifique ou subsppécifique des deux taxons.

## V – STATUT TAXONOMIQUE ET CONCLUSION

Reconnus dès l'origine, lors de la description de *feisthamelii*, les caractères de l'habitus des imagos composent une image globale qui permet de nommer immédiatement un individu. Cependant l'analyse fondée sur l'examen de la série des 9 critères distinctifs retenus ici oblige à réviser ces identifications intuitives et met en évidence la production d'individus hybrides à des degrés différents. Dès lors se pose la question du statut spécifique ou subsppécifique des deux *Iphiclides*, *podalirius* et *feisthamelii*<sup>2</sup>.

Sur le terrain, dans les départements du sud de la France de l'Aude et des Pyrénées-Orientales, la rencontre des deux peuplements s'effectue sur quelques dizaines de km de profondeur, territoires dans lesquels se rencontrent les deux types parentaux mêlés à des formes intermédiaires ou recombinant les caractères des deux souches : les deux taxons échangent bien des gènes entre eux. Pour autant, il ne se constitue pas un peuplement intermédiaire traduisant la mise en commun des deux génomes sans restriction de fertilité, mais une structure complexe dans laquelle cohabitent les formes typiques et leurs hybrides plus proches de l'une ou de l'autre selon leur localisation géographique. Il n'apparaît pas d'introggression de gènes de *feisthamelii* chez *podalirius* mais le processus inverse, la contamination de *feisthamelii* par des allèles de *podalirius* paraît probable comme le suggère la dissymétrie des histogrammes dressés pour *feisthamelii* ou dans les zones d'hybridation. Un tel comportement interdit de situer le statut taxonomique des deux peuplements au niveau subsppécifique.

D'un autre côté, l'échange de gènes, si réduit soit-il, ne permet pas la cohabitation qui signerait le statut de « *bona species* » des deux taxons. L'ambiguïté de cette situation ramène aux débats sur le statut des taxons intermédiaires entre espèce et sous-espèce de la taxonomie évolutive des années 1960 – 80 (BERNARDI, 1980). La complexité de la terminologie élaborée à ce sujet, telles les Dualspecies, PRYER, 1886 ou Espèces jumelles de CUÉNOT, 1936 ; Prospecies, BIRULA, 1910 ou Semispecies, MAYR, 1940 ; Quasispecies, SCHILDER, 1962 ; Vicespecies, AVINOFF, 1913 ; Synexerges, VERITY, 1925, pour ne citer

que les moins oubliées, et l'extrême diversité des situations de terrain n'ont pas facilité l'usage de ces concepts dans la pratique entomologique courante, bien que le Code International de Nomenclature Zoologique permette une désignation tri- et quadri-nominale d'un taxon.

Cependant, les moyens d'investigation se perfectionnant, le nombre d'exceptions à la règle d'interstérilité des « bonnes espèces » s'accroît de jour en jour. Cette évolution a été récupérée, avec un certain humour, par H. Descimon (DESCIMON & MALLET, 2009) qui a introduit le terme fédérateur passe-partout de « bad species ». Que ce concept soit appelé ou non à faire carrière en taxonomie, il a au moins le mérite de rappeler que, si la stérilité interspécifique demeure un critère absolu de l'espèce, elle n'en constitue pas une condition nécessaire.

Tel est bien le cas des *Iphiclides podalirius* et *feisthamelii*.

## Remerciements

Nous remercions d'abord et bien sincèrement Henri Descimon pour la communication des photos des hybrides réalisés par Z. Lorkovic et pour sa relecture de la première version de ce document. Celle-ci a également été revue par G. Nève dont les remarques formulées alors sont restées pertinentes par la suite

L'acquisition des références indispensables a été largement facilitée par la disponibilité des responsables de conservation des collections, Jacques Pierre au MNHN à Paris et Luca Bartolozzi au musée de La Specola à Florence. Nous leur en sommes très reconnaissants, de même qu'à tous les collègues qui ont mis leurs données ou leur matériel à notre disposition : Serge Peslier, Alain Hérès, Henri Descimon, José J. Pérez De-Gregorio, David Demergès, Jean-Yves Guillosson, Pascal Escudé et Guy Padfield

Les traductions du résumé sont dues à l'amabilité de Terence Hollingworth pour l'anglais, de J. J. Pérez De-Gregorio pour l'espagnol et de Marcel Hellers pour l'allemand ; merci à eux ainsi qu'à Serge Peslier qui a réalisé la mise en page.

## Bibliographie

- Auverlot (E.H.)**, 2004. — Commentaires concernant deux photos de papillons. — *Bulletin de la Société entomologique du Nord de la France* **312** : 12.
- Bellier de la Chavignerie (J.-B.E.)**, 1857. — Note sur une excursion entomologique dans les Pyrénées-Orientales ; sur le retard prolongé dans l'éclosion des *Papilio Alexanor* et *Thais medesicaste*. — *Annales de la Société entomologique de France* **3** (5) : 99-100.
- Bellier de la Chavignerie (J.-B.E.)**, 1858. — Observations sur les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. — *Annales de la Société entomologique de France* **3** (6) : 122-148.
- Berce (E.)**, 1867. — Faune entomologique française. Lépidoptères. — Deyrolle Fils, Paris.
- Bernardi (G.)**, 1980. — Les catégories taxonomiques de la Systématique évolutive in les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mémoire de la Société zoo. de France*, tome III, N° **40**, chapitre IX ; 373-425.
- Bethune-Baker (G.T.)**, 1914. — July in the eastern Pyrenees. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **26** : 8-15.
- Bink (F.A.)**, 1992. — Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. — Schuyt & Co, Haarlem.
- Boyer de Fonscolombe (É.L.J.H.)**, 1849. — Note sur le *Papilio feisthamelii*. — *Annales de la Société entomologique de France* **2** (7) : 48.
- Bretherton (R.F.), Ellison (R.E.) & Manley (W.B.L.)**, 1952. — Lepidoptera in the Eastern Pyrenees, 1951 and the Forêt de Rambouillet near Paris, July 1951. — *The Entomologist* **85** (1072) : 197-204 ; (1073) : 222-229.
- Bruer (H.)**, 1984. — Der Segelfalter (*Iphiclides podalirius* L.) — Bemerkungen zu Artenschutz, Eiablage und Zucht. *Entomologische Zeitschrift* **94** (13) : 177-192.
- Chapman (T.A.)**, 1909. — A morning at Amélie-les-Bains, Pyrénées-Orientales. — *The Entomologist* **42** (152) : 120-121.
- Corke (D.)**, 2003. — The butterfly fauna of central Ariège, Pyrenees, France in the 1920s and 2002. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **115** (2) : 77-94.
- Coutsis (J.) & van Oorschot (H.)**, 2011. — Differences in the male and female genitalia between *Iphiclides podalirius* and *I. feisthamelii*, further supporting species status for the latter (Lepidoptera: Papilionidae). — *Phegea* **39** (1) : 12-22.
- Crozes (J.)**, 1954. — Observations et notes de chasse. — *Revue Française de Lépidoptérologie* **19** : 146
- De Graslin (A.)**, 1863. — Notice sur deux explorations entomologiques faites dans les Pyrénées-Orientales, en 1847 et en 1857. — *Annales de la Société entomologique de France* **4** (3) : 297-373.
- De Worms (Ch. G.M.)**, 1966. — The Eastern Pyrenees, July-August 1965. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **78** : 1-8.
- Demerges (D.)**, 2000. — Première contribution à l'étude des Lépidoptères Rhopalocères et Zygaenidae du projet de Parc Naturel Régional de la Narbonnaise en Méditerranée. — OPIE Languedoc-Roussillon, Millas.

- Descimon (H.)**, 2010. — Observations sur la biologie des Lépidoptères Rhopalocères vivant dans les Hautes-Pyrénées (65). — Réimpression du Mémoire présenté en octobre 1957 à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris pour obtenir le Diplôme d'Études Supérieures de Sciences. Version revue et augmentée 2010. OPIE Midi-Pyrénées édit., Gaillac.
- Descimon (H.), Genty (F.) & Vesco (J.-P.)**, 1989. — L'hybridation naturelle entre *Parnassius apollo* (L.) et *P. Phoebus* (F.) dans les Alpes du Sud. *Annls Soc. ent. Fr.* 25 (2) : 209-234.
- Descimon (H.) & Mallet (J.)**, 2009. — Bad species. In Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., & Van Dyck, H., Ecology of butterflies in Europe. — Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-249.
- Devarenne (M.)**, 1973. — *Iphiclides podalirius* Linné et *Iphiclides feisthamelii* Duponchel (Papilionidae) : deux espèces distinctes (!?) (suite et fin). — *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique* 2 : 84 ; 2 : 92-95.
- Dufay (Cl.)**, 1961. — Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Fasc. 6 : Lépidoptères (Macrolépidoptères). *Vie et Milieu* 12 (1) : 1-153.
- Duponchel (P.A.J.)**, 1832. — Histoire Naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France. Diurnes. — Méquignon-Marvis, Paris.
- Duponchel (P.A.J.)**, 1844. — Catalogue méthodique des lépidoptères d'Europe. — Méquignon-Marvis Fils, Paris.
- Duponchel (P.A.J.)**, 1849. — Iconographie et histoire naturelle des chenilles. Vol. 1. — Germer-Baillières, Paris.
- Eitschberger (U.)**, 1993. — Zur Artverschiedenheit der europäischen *Iphiclides*-Arten (Lepidoptera, Papilionidae). — *Atalanta* 24(1-2) : 9-13.
- Gómez de Aizpúrua (C.)**, 1988. — *Iphiclides* Hübner, [1820] *podalirius* (Linné, 1758) Sbsp. *feisthamelii* [sic] Duponchel, 1832, in: Biología y morfología de las orugas. Lepidoptera: Danaidae, Papilionidae, Pieridae, Libytheidae, Nymphalidae. Tomo 5. — Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación. Boletín de Sanidad vegetal, fuera de serie n° 11.
- Gossling (N.F.)**, 1980-1981. — Observations on Rhopalocera in Andorra - June/July 1979. — *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* 39 (329) : 192-208 ; 40 (330) : 29-47.
- Gossling (N.F.)**, 1984. — General observations of Rhopalocera in the Roussillon region of southern France during early June, 1982. — *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* 43 (345) : 177-190.
- Henriot (Ph.)**, 1927. — Dix jours de chasse dans les Pyrénées-Orientales. — *L'Amateur de Papillons* 3 (18) : 273-279.
- Higgins (L.G.), & Riley (N.)**, 1971. — Guide des Papillons d'Europe. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel : 414 p.
- Hofmans (K.) & Delescaille (L.M.)**, 1992. — L'écologie du Flambé, *Iphiclides podalirius* (L., 1758) et ses implications pour la sauvegarde de l'espèce en Belgique. Résultats de la gestion expérimentale. *Naturalistes belges* 73 (4) : 185-198.
- Lafitte, M.** (1964): Observations et notes de chasse (Hesperiidae, Papilionidae, Nymphalidae). — *Alexanor* 3 (5) : 194.
- Lafranchis (T.)**, 2007. — Papillons d'Europe. Diatheo, Paris : 380 p.
- Lafranchis (T.), Jutzeler (D.), Guillosson (J.-Y.) & Kan (P. & B.)**, 2015. — La Vie des Papillons. Ecologie, Biologie et Comportement des Rhopalocères de France. — Diatheo, Paris, 752 pp.
- Larralde d'Arencette (M. de)**, 1894-1895. — Catalogue des Lépidoptères des Basses-Pyrénées. — *Bulletin de la Société des Sciences et Arts de Bayonne* 4 : 415-426, 545-568 ; 5 : 53-84, 231-239.
- Levaillant (J.)**, 1848. — Notice sur le *Papilio feisthamelii*. — *Annales de la Société entomologique de France* 2 (6) : 407-409.
- Lévesque (R.)**, 1962. — Chasses andorranes. — *Alexanor* 2 (6) : 231-232.
- Mallet (J.)**, 1996. — What are "good" species ? Reply to Kerry Shaw. — *Trends in Ecology and Evolution* 11: 174-175.
- Manil (L.)**, 2010. — Prospections printanières en Languedoc-Roussillon et dans le Var à la recherche des espèces patrimoniales (2010). — *Lépidoptères* 19 (46) : 80-89.
- Mazel (R.)**, 1986. — Contacts parapatriques entre *Melanargia galathea* L. et *M. lachesis* Hübner. *Nota lepidopterologica* 9 (1-2) : 81-91.
- Mazel (R.)**, 2014. — Eléments de Biogéographie comparée chez les Lépidoptères paléarctiques de France. — *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*, supplément au tome XXIII : 44 p.
- McClymont (J.R.)**, 1917. — Butterfly collecting in the Pyrénées Orientales. — *The Entomologist* 50 (647) : 89-94.
- Mothiron (P.)**, 1982. — *Iphiclides podalirius feisthamelii* Duponchel, 1832 dans les Pyrénées-Orientales ... et à la maison. — *Imago* 11 : 1-4.
- Nazari (V.), Ten Hagen (W.) & Bozano (G.C.)**, 2009. — Molecular systematics and phylogeny of the 'Marbled Whites' (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, *Melanargia* Meigen) — *Systematic Entomology* 35 : 132-147.
- Oberthür (Ch.)**, 1876. — Etude sur la faune des Lépidoptères de l'Algérie. — *Études d'Entomologie* 1 : 9-74.
- Oberthür (Ch.)**, 1880. — Catalogue raisonné des Papilionidae de la collection de Ch. Oberthür à Rennes. — *Études d'Entomologie* 4 : 9-117.
- Oberthür (Ch.)**, 1909. — Notes pour servir à établir la faune française et algérienne des Lépidoptères. — *Études de Lépidoptérologie comparée* 3 : 101-404.
- Oberthür (Ch.)**, 1922. — Les Lépidoptères du Maroc. — *Études de Lépidoptérologie comparée* 19 (1) : 13-402.
- Oberthür (Ch.)**, 1923. — Catalogue des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. — *Études de Lépidoptérologie comparée* 20 : 1-159 ; 21 (2) : 9-70.
- Oldaker (F.A.)**, 1922. — Rambles in south-Eastern France. — *The Entomologist* 55 (709) : 127-131.
- Pages (J.)**, 1972. — Le département des Pyrénées-Orientales vu par un lépidoptériste. — *Natura* 1 (3) : 8-11.
- Pearson (D.H.)**, 1922. — The Eastern Pyrenees, 1921. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* 34: 36-38.

- Pierret (A.)**, 1836. — *Papilio festhamelei*. — Annales de la Société entomologique de France **1** (5) : 49.
- Porter (A.H.), Wenger (R.), Geiger (H.), Scholl (A.) & Shapiro (A.M.)**, 1997. — The *Pontia daplidice-edusa* hybrid zone in northwestern Italy. — *Evolution* **51** : 1561-1573.
- Porter (A.H.)**, 2009. — Ecological genetics and evolutionary ecology in hybrid zones. In Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., & Van Dyck, H., Ecology of butterflies in Europe. — Cambridge University Press, Cambridge, pp. 296-311.
- Rondou (J.-P.)**, 1932-1935. — Catalogue des Lépidoptères des Pyrénées (2<sup>e</sup> édition). — *Annales de la Société entomologique de France* **101** (1) : 165-244 ; **102** (3) (1933) : 237-316 ; **103** (3-4) (1934) : 257-320 ; **104** (3-4) (1935) : 189-258.
- Rowland-Brown (H.)**, 1917. — *Iphiclides podalirius feisthamelii*, and *Melanargia lachesis* in the western, and eastern pyrenees. — *The Entomologist* **50** (649) : 121-127.
- Rowland-Brown (H.)**, 1918. — *Iphiclides (Papilio) podalirius*, var. *feisthamelii*. — *The Entomologist* **51** (664) : 91-98.
- Schmidt-Koehl (W.)**, 1985. — Résultats lépidoptérologiques de quatre voyages printaniers et estivaux dans le Midi de la France entre 1982 et 1984 (Lepidoptera, Rhopalocera et Zygaenidae). — *Alexanor* **14** (1) : 29-43.
- Sprongerts (J.R.)**, 1904. — Verzeichnis der von Mitte, Mai bis Ende June bei Sorède und Vernet-les-Bains, erbeuteten Falter. — *Deutsche entomologische Zeitschrift Iris* **17** : 183-191.
- Standen (R.S.)**, 1905. — Rhopalocera at Barcelona, Montserrat and Vernet les Bains. — *The Entomologist* **38** (509) : 250-254 ; **38** (510) : 277-280 ; (511) : 299-301.
- Staudinger (O.)**, 1871. — Catalog der Lepidopteren des europaischen Faunengebiets. — Burdach, Dresden.
- Stefanescu (C.)**, 2000. — Bird predation on cryptic larvae and pupae of a swallowtail butterfly. — *Buttleti del Grup Català d'Anellament* **17** : 39-49.
- Stefanescu (C.)**, 2004. — Seasonal change in pupation behaviour and pupal mortality in swallowtail butterfly. — *Animal Biodiversity and Conservation* **27** : 25-36.
- Stefanescu (C.), Pintureau (B.), Tschorsnig (H.-P.), & Pujade-Villar (J.)**, 2003. — The parasitoid complex of the butterfly *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Lepidoptera: Papilionidae) in north-east Spain. *Journal of Natural History* **37** : 379-396.
- Stefanescu (C.), Jubany (J.) & Dantart (J.)**, 2006. — Egg-laying by the butterfly *Iphiclides podalirius* (Lepidoptera, Papilionidae) on alien plants: a broadening of host range or oviposition mistakes? — *Animal Biodiversity and Conservation* **29** (1) : 83-90.
- Steiner (R.), Hermann (G.) & Settele (J.)**, 2007. — Ökologie einer aussterbenden Population des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758). — Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 171 pp.
- Taberlet (P.), Fumagalli (I.), Wust-Saucy (A.) & Cosson (J. F.)**, 1998. — Comparative phylogeographie and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7** : 453-464.
- Tetley (A.S.)**, 1910. — The South-eastern Pyrenees in Early June. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **22** : 57-60.
- Thierry-Mieg (P.)**, 1889. — Deux aberrations nouvelles de Lépidoptères français. — *Le Naturaliste* **3** (49) : 74 ; (59) 197.
- Thierry-Mieg (P.)**, 1913. — À propos de *Papilio* var. *Miegii* Th.-M. et var *Feisthamelii* Dup. — *La Feuille des jeunes Naturalistes* **43** (515) : 180.
- Tolman (T.) & Lewington (R.)**, 1999. — Guide des Papillons d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris : 320 p.
- Tshikolovets (V.)**, 2011. — Butterflies of Europe and the Mediterranean area. Tshikolovets publications, Pardubice : 544 p.
- Vallantin (H.)**, 1893. — Chasses lépidoptériques en Algérie. — *Le Naturaliste* **2** (7) : 251-252.
- Verity (R.)**, 1905-1911. — Rhopalocera palaeartica. Iconographie et description des Papillons diurnes de la région paléarctique, Papilionidae et Pieridae. 2 vols, 454 p. + 86 pl. — Roger Verity, Firenze.
- Verity (R.)**, 1947. — Le Farfalle diurne d'Italia. Vol. III : 318 p. — Marzocco, Firenze.
- Verity (R.)**, 1952. — Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes en France. II. Papilionidae, Pieridae. — *Revue française de Lépidoptérologie*, supplément : 203-364.
- Waring (P.) & Thomas (R.)**, 1995. — Moths and butterflies of the French Pyrenees, 22<sup>nd</sup> - 31<sup>st</sup> July 1994. — *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* **54** (401) : 124-129 ; (402) : 179-190.
- Wiemers (M.) & Gottsberger (B.)**, 2010. — Discordant patterns of mitochondrial and nuclear differentiation in the Scarce Swallowtail *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832) (Lepidoptera: Papilionidae). — *Entomologische Zeitschrift* **120** (3) : 111-115.
- Wiltshire (E.P.)**, 1971. — A holiday in the East Pyrenees, June, July 1970, with notes on the Lepidoptera observed. — *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **83** (9) : 268-277 ; (11) : 347-353.
- Wohlfart (T.A.)**, 1996. — Vergleichende Untersuchungen über die Grösse und Form der Augenflecken am Analende der Hinterflügel von *Iphiclides podalirius podalirius* (Linnaeus, 1758) und *I. podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832). — *Spixiana* **19** : 281-288.
- Wohlfart (T.A.)**, 1998. — *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832), Subspecies von *Iphiclides podalirius podalirius* (Linnaeus 1758) oder eigenständige Species? - Eine Zusammenstellung trennender Merkmale (Lep., Papilionidae). — *Stapfia* **55** : 285-287.
- Zeller (P.C.)**, 1847. — Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien beobachteten Schmetterlingsarten. — *Isis* **3** : 213-233.

(\*) 42 carrer Suissa E-17258 L'Estartit  
lafranchis@yahoo.fr

(\*\*) 21, chemin de la Fabrique F-34800 Canet  
sylvaindelmas@cegetel.net

(\*\*\*) 6, rue des Cèdres F-66000 Perpignan  
maroja@hotmail.fr





## Le complexe *Coenonympha glycerion* – *iphioides* : un modèle de spéciation par hybridation ?

Robert MAZEL\* & José J. PÉREZ DE-GREGORIO\*\*

**Résumé.** — L'étude conjointe de l'habitus et des genitalia mâles du complexe pyrénéen de *Coenonympha glycerion* / *C. iphioides* met en évidence :

- la localisation de *C. iphioides* Staudinger, 1870 dans la seule Péninsule ibérique ;
- l'absence de *C. glycerion* Borkhausen, 1788 (et du taxon *darwiniana*) dans l'est des Pyrénées et probablement dans toute la chaîne ;
- la nature hybride du taxon *pseudoamyntas* Sagarra, 1930.

Celui-ci s'étend en France du département de l'Aude aux Pyrénées et dans quelques stations frontalières en Espagne. Le rapprochement entre le peuplement pyrénéen et le complexe alpin de *C. arcania* / *C. gardetta* fait apparaître un mode de spéciation par hybridations multiples qui situe *pseudoamyntas* au rang spécifique : *Coenonympha pseudoamyntas* Sagarra, 1930, bonne espèce, statut révisé. Les statuts des taxons *darwiniana* et *pearsoni* sont discutés.

**Resumen.** — El estudio conjunto de la morfología externa y de las genitalias masculinas del complejo pirenaico de *Coenonympha glycerion* / *C. iphioides*, pone en evidencia :

- que *Coenonympha iphioides* Staudinger, 1870 es exclusiva de la fauna de España ;
- la ausencia de *Coenonympha glycerion* Borkhausen, 1788 en los Pirineos ;
- la naturaleza híbrida del taxon *pseudoamyntas* Sagarra, 1930.

*Coenonympha pseudoamyntas* Sagarra, 1930, buena especie, estatus revisado.

**Summary.** — A combined study of the markings and the genitalia of the Pyrenean complex of *Coenonympha glycerion* / *C. iphioides* reveals :

- *C. iphioides* Staudinger, 1870, is only present in the Iberian peninsula ;
- *C. glycerion* Borkhausen, 1788 (and the taxon *darwiniana*) is absent from the eastern Pyrenees and probably from the whole of Pyrenees ;
- the hybrid nature of the taxon *pseudoamyntas* Sagarra, 1930.

The distribution of the latter in France extends from the département of the Aude to several localities on the border with Spain. Reconciliation between the Pyrenean population and the alpine complex of *C. arcania* / *C. gardetta* brings to light a mode of speciation by multiple hybridation thus elevating *pseudoamyntas* to the rank of species. *Coenonympha pseudoamyntas* Sagarra, 1930, is a valid species; its status is modified. The status of the taxons *darwiniana* and *pearsoni* are discussed.

**Zusammenfassung.** — Das gleichzeitige Studium des Habitus und der männlichen Genitalien des *Coenonympha glycerion* / *C. iphioides*-Komplexes aus den Pyrenäen stellt folgendes klar heraus :

- *C. iphioides* Staudinger, 1870 hat sein Verbreitungsgebiet nur auf der Iberischen Halbinsel ;
- das Fehlen von *C. glycerion* Borkhausen, 1788 (und des *darwiniana*-Taxons) in den östlichen Pyrenäen und wahrscheinlich auf der ganzen Gebirgskette ;
- der hybridäre Zustand des Taxon *pseudoamyntas* Sagarra, 1930.

Letzterer hat seine Verbreitung vom Département Aude bis zu den Pyrenäen, sowie an einigen Lokalitäten an der spanischen Grenze. Der Vergleich der Pyrenäen-Population mit dem Alpenkomplex von *C. arcania* / *C. gardetta* zeigt, wie durch Hybridation neue Arten entstehen können. *Coenonympha pseudoamyntas* Sagarra, 1930 wird so als gute Art erklärt. Das Statut der *darwiniana*- und *pearsoni*-Taxen wird diskutiert.

**Mors-clés.** — *Coenonympha glycerion*, *iphioides*, *pseudoamyntas*, Spéciation, hybridation, Catalogne, Pyrénées-Orientales.

## Introduction

La mise en oeuvre d'un indice morphométrique simple (Mazel, à paraître) permet d'identifier aisément les populations du complexe spécifique que forme *Coenonympha arcania* L., avec *C. gardetta* Prun. dans les Alpes françaises et fait apparaître la nature hybride maintes fois attribuée au taxon *darwiniana* Stdg. (voir plus loin). Que peut apporter la même démarche à la compréhension du complexe que constituent les taxons *glycerion* Borkh. et *iphioides* Stdg. de part et d'autre de la chaîne pyrénéenne ?

En fait, l'espèce *C. glycerion* Borkhausen, 1788 (= *iphis* D. & Schiff., 1775) n'est considérée présente que dans la partie orientale des Pyrénées (TOLMAN & LEWINGTON, 1999 ; TSHIKOLOVETS, 2011). En conséquence, le peuplement français des Pyrénées-Orientales sera pris en référence principale ici. En revanche, le taxon *iphioides* Staudinger, 1870 a été décrit de San Ildefonso de La Granja, province de Segovia (Sierra de Guadarrama, Castilla – León) de sorte qu'un vaste territoire franco-ibérique s'ouvre à l'étude.

## Vue d'ensemble et questions posées

Le taxon *iphioides*, décrit initialement en tant que variété de *Coenonympha iphis* présente une ornementation alaire bien typée caractérisée par une série de six ocelles au revers des ailes postérieures, généralement grands et bordés par une marge orangée, etc. Ces caractères le rapprochent de *C. leander* Esper, 1784 dont il figure comme sous-espèce in SEITZ (1908).

Considéré par la suite en tant qu'espèce, il a été réparti au moins en six "sous-espèces" décrites du centre de l'Espagne aux Pyrénées, toutes illustrées par D. JUTZELER et M. GASCOIGNE-PAES dans le dernier fascicule de *Linneana Belgica* (2006). Cette riche illustration sera mise à profit ici avec toutefois quelques réserves et remarques diverses.

*Coenonympha iphioides iphioides* Stdg., 1870 peuple les sierras de Guadarrama (Segovia) et de Gredos (Avila), dans le centre de l'Espagne.

*Coenonympha iphioides pearsoni* Romei, 1927 a été décrit de la Sierra Alta (station située à Bronchales, dans la Sierra de Albarracín, province de Teruel) en Aragón. Son

auteur l'oppose avec insistance au type de Castille qui serait présent jusque dans la Serranía de Cuenca, mais la localité de Tagacete située dans cette zone est indiquée par la suite pour *pearsoni* (JUTZELER *et al.* ; *op. cit.*). Par ailleurs, QUERCI (1932) constate que la forme développée dans la Serranía de Cuenca lors des années sèches est plus brillante qu'en année pluvieuse. Cette particularité est reprise par W. MARTEN (1956) qui met en doute la validité de *pearsoni* car les exemplaires récoltés en Sierra Alta (Teruel) au cours de l'été sec de 1953 ne se distinguent pas d'*iphioides* nominal.

Cependant, le territoire occupé par *pearsoni* a été largement étendu jusqu'au nord de la Navarre (Burgos, Huesca) et en Catalogne (Gerona). Quant à la citation du "Mont Canigou" en France (*in* Jutzeler *et al.*) il s'agit d'une impossibilité : la sous-espèce *pearsoni* serait coupée de son territoire espagnol par une autre "sous-espèce" co-spécifique (*pseudoamyntas*). Cette question, de même que la présence de *C. iphioides* à Coustouges (FOURNIER, 1993) sera discutée plus loin.

Trois autres "sous-espèces" ont été distinguées dans le nord-ouest de la Péninsule ibérique :

*Coenonympha farriolsi* Marten, 1956 (Lugo).

*Coenonympha trevincae* Wyatt, 1952 (Orense) nommée initialement *C. leander trevincae* mais rapportée à *C. glycerion* par FERNANDEZ-RUBIO (1991).

*Coenonympha iphioides escudensis* Gomez-Bustillo, 1974 (Santander).

Reste néanmoins la "sous-espèce" *pseudoamyntas* Sagarra, 1930 décrite de Nùria en Espagne de manière expéditive à partir d'un mâle et d'une femelle : "constituer la transició entre *C. iphioides* de l'Espanya central i la *amyntas* d'Austria". Difficile d'être plus évasif ! Une première description n'est donnée qu'en 1932 par QUERCI (*op. cit.*) qui indique la forte réduction des ocelles et le développement des espaces blancs qui rappellent ceux "dell'*amyntas* nominale di Styria".

De fait, les lépidoptéristes catalans distinguent sans ambiguïté quelques populations localisées au dessus de 1 500 m d'altitude qu'ils nomment *Coenonympha glycerion pseudoamyntas* Sagarra, séparables

au premier coup d'oeil de tout le reste du peuplement ibérique constitué par l'ensemble des formes de *C. iphioides*, généralement situées entre 700-800 et 1 500 m d'altitude (PÉREZ DE-GREGORIO, 1977 : PÉREZ DE-GREGORIO, JOSA & MASÓ, 1982).

Or en 1927 Romei concluait la description de *pearsoni* en situant ce taxon entre *C. iphioides* et *C. iphis (glycerion)*, ce qui incite à établir sa synonymie avec *pseudoamyntas* comme le suggèrent P. DUPONT *et al.* (2013) en s'appuyant sur les résultats du programme "Barecoding of life". De plus, M. WIMERS (2007) maintient un statut subsppécifique pour *iphioides* fondé sur les données d'analyses électrophorétiques et son hybridation dans les Pyrénées.

Dès l'abord, l'incidence des processus d'hybridation apparaît donc déterminante dans la structuration des peuplements attribués à *C. glycerion lato sensu* en Espagne et dans les Pyrénées. Cette constatation pose une question plus générale : existe-t-il une analogie avec l'hybridation à l'origine du taxon *darwiniana* dans les Alpes ? Aborder cette problématique

nécessite au préalable la réalisation d'une analyse des peuplements pyrénéens en parallèle à l'étude effectuée sur les populations alpines.

## Les données de la morphologie externe

### MÉTHODE EMPLOYÉE

La position relative des ocelles au revers des ailes postérieures constituant un critère de reconnaissance, au moins pour les formes alpines du complexe de *C. arcania*, le rapport de la distance "a" séparant l'ocelle 1 (à l'apex de l'aile) de l'ocelle 2, à la distance "b" prise entre les ocelles 1 et 5, fournit un indice a/b discriminant (MAZEL, *op. cit.*). Les mesures peuvent être relevées directement sur les papillons ou sur les illustrations si la prise de vue n'est pas oblique. La valeur du rapport est conservée quel que soit l'agrandissement des clichés mais une correction est nécessaire pour obtenir les grandeurs réelles de a et de b.

Les résultats des mesures effectuées sur les planches de *Linneana Belgica* et sur le matériel disponible sont consignés dans les tableaux ci-après.

Le tableau I fournit le détail des mesures réalisées sur un total de 57 exemplaires mâles et femelles figurés par leur face inférieure dans le travail précité de D. JUTZELER *et al.*, 2006. Le léger grossissement des illustrations, sans effet notable dans le calcul de l'indice nécessite en revanche une correction pour obtenir les valeurs réelles de a et b.

### *Coenonympha cf. iphioides* Tableau I

*Sensu* D. Jutzeler & M. Gascoigne-Pees in *Linneana belgica* 2006, XX (6) Planches I et II.

Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
<i>C. iphioides iphioides</i> Staudinger, 1862				
A3. San Idefonso (Segovia). 1300 m.	VI - 1970	3,5	8,5	0,41
A4. idem	"	3,5	9,5	0,37
A5. idem	"	3,5	9	0,39
A6. idem	"	3,5	9	0,39
A7. idem	"	3,5	9,5	0,37
B3. Sierra de Gredos (Avila). 1600 m	6/22-VII-1968	3,5	10	0,35
B4. idem	"	3,5	9,5	0,37
B5. idem	"	4,5	10	0,45
B6. idem	"	4	9,5	0,42
B7. idem	"	3,5	9,5	0,37

Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
<i>C. iphioides farriolsi</i>				
C3. Cabreiros (Lugo)	5 – VII – 1985	4	10	0,4
C4. idem	"	4	10	0,4
C5. idem	24 – VII – 1985	4	10,5	0,38
C6. idem	4 – VII – 1984	3	9	0,33
C7. idem	"	3,5	9,5	0,37
<i>C. iphioides trevincae</i>				
D3. Peña Trevinca (Orense)	23/24 –VII-1951	3,5	9	0,39
D4. idem	"	3,5	8,5	0,41
D5. idem	"	3,5	8,5	0,41
D6. idem	"	3,5	8,5	0,41
D7. idem	"	3,5	8,5	0,41
<i>C. iphioides escudensis</i>				
E3. Puerto de Pozazal (Santander). 1100 m.	28/30-VI-1973	3,5	9	0,39
E4. idem	"	3,5	9,5	0,37
E5. idem	"	4	9	0,44
E6. idem	"	3,5	9	0,39
E7. Apellaniz (Vitoria). 1200 m.	13/27-VII-1973	4	9,5	0,42
F3. Puerto de Pozazal (Santander). 1100 m.	28/30-VI-1973	3,5	9	0,39
F4. idem	"	3,5	9	0,39
F5. idem	"	4	9	0,44
F7. La Pola de Gardón (León). 1050 m.	18 – VI - 2001	3,5	9,5	0,37
<i>C. iphioides pearsoni (sensu D. Jutzeler)</i>				
G3. Albarracín (Teruel). 1000 m.	12-VI-1976	3	8,5	0,35
G4. Noguera (Teruel). 1400 m.	21/28-VI-1966	3,5	9	0,39
G5. Guadalaviar (Teruel). 1500 m.	2/23-VII-1974	3	9,5	0,31
<i>C. ipioides pearsoni (suite)</i>				
G6. Bronchales (Teruel). 1700 m.	20-VII-1974	2,5	8,5	0,29
G7. Albarracín (Teruel). 1100-1400 m.	11/22-VI-1951	3,5	9	0,39
H3. Huélamo (Cuenca). 1450 m.	3/16-VII-1960	3,5	8,5	0,41
H4. Tragacete. Huélamo (Cuenca). 1450 m.	"	3	8,5	0,35
H5. idem	"	3,5	9	0,39
H6. Bronchales (Teruel). 1700 m.	20-VII-1974	3,5	8,5	0,41
H7. Griegos (Teruel). 1550 m.	6-VIII-1981	3,5	8	0,43
I 3. San Juan de las Abadesas (Gerona). 1000 m.	29-VI/2-VII-61	3	9	0,33
I 4. Torla (Huesca). 1035 m.	8/26-VII-1974	3	7,5	0,4
I 5. idem	"	3,5	8,5	0,41
I 6. Jaca (Huesca). 850 m.	4/15-VII-1971	3,5	8	0,43
J 1. Gayangos (Burgos). 700 m.	13/15-VII-1974	3,5	8,5	0,41
J 2. Jaca (Huesca). 850 m.	4/15-VII-1971	3	8	0,37
J 3. Torla (Huesca). 1035 m.	8/26-VII-1974	3,5	8,5	0,41

Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
J 4. idem	"	3,5	9	0,39
J 5. Ribas de Freser (Gerona). 1000-1200 m.	16/21-VII-1976	3,5	8	0,43
J 6. Mont Canigou (Pyrénées-Orientales) France. 1650 m.	21-VII-1983	2,5	8	0,31
<i>C. iphioides pseudoamynthas</i> (sensu D. Jutzeler)				
K 3. Núria (Gerona). 2100 m.	18-VII-1967	3	8,5	0,35
K 4. idem	"	3,5	8	0,43
K 5. idem	"	3,5	8	0,43
K 7. Mont-Louis (Pyrénées-Orientales. France. 1200 m.	28-VII-1980	3	7,5	0,4
L 1. Porté (Pyr.-Or.) 1700-2100 m.	21/VI-2-VII-59	3	8,5	0,35
L 2. idem	"	3,5	8,5	0,41
L 4. Font-Romeu (Pyr.-Or.). 1800 m.	24/26-VI-1961	2,5	7,5	0,33
L 6. idem	"	3	8,5	0,35

Nota : J6 doit être rapporté à *pseudoamynthas* (voir le texte).

Tous taxons confondus, la moyenne du rapport a/b s'établit égale à **0,39**.

Pour la sous-espèce *pearsoni*, 20 exemplaires dont la face inférieure est présentée fournissent un indice a/b = 0,38 mais seules 8 références sont utilisables pour la sous-espèce *pseudoamynthas*. Celles-ci nécessitent donc d'être complétées par des données directement issues du terrain, en particulier dans la partie Est des Pyrénées où se situent les peuplements de statuts taxonomiques les plus discutés.

Une petite série constituée en 1971 à Coustouges et des récoltes ponctuelles effectuées au cours des années en altitude ailleurs dans les Pyrénées-Orientales (et l'Aude) regroupent un total de 43 individus qui paraissent représentatifs de l'ensemble du peuplement. Le tableau II donne les localités et le détail des mesures de l'indice a/b en grandeurs réelles.

**Tableau II – Pyrénées-Orientales**

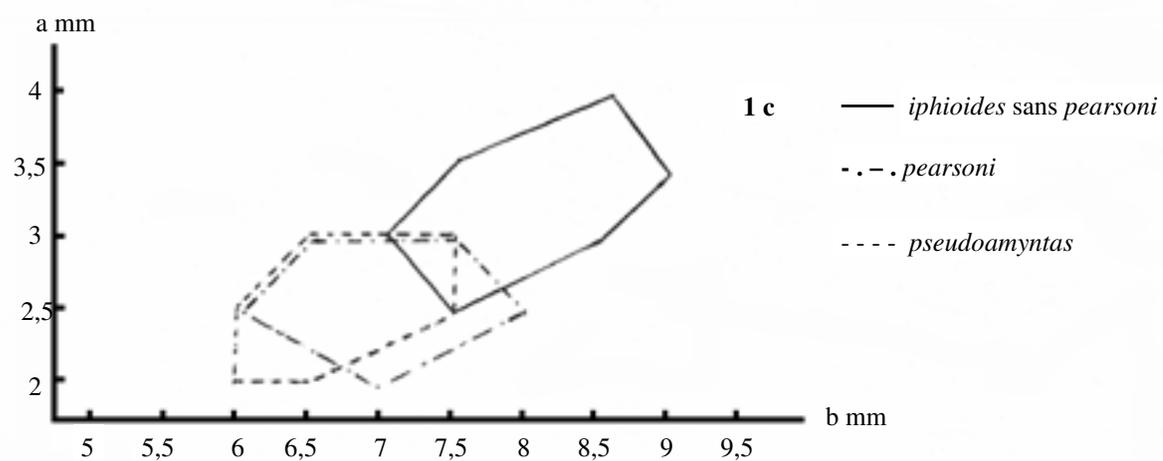
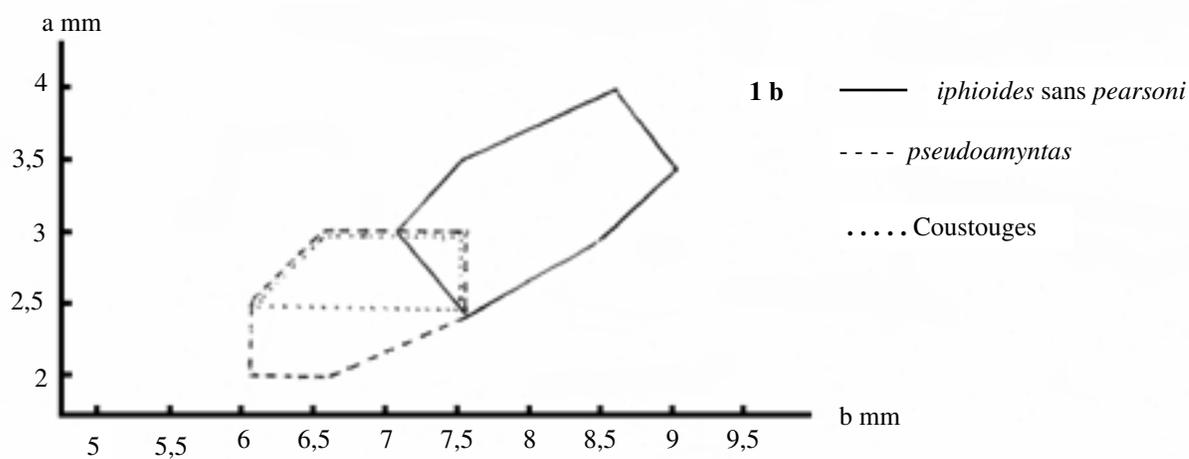
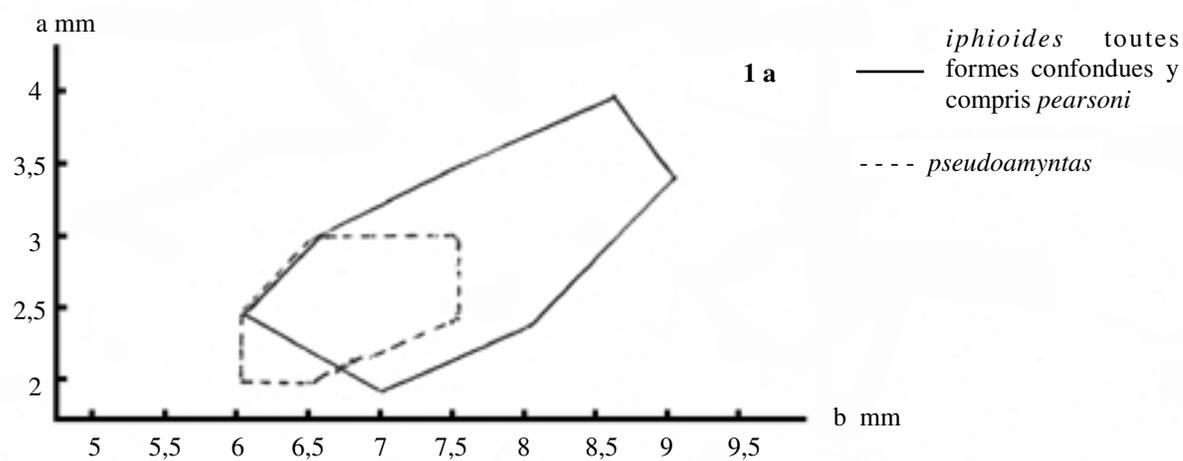
Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
Coustouges. +/- 800 m.	10-VII-1971	3,5	7	0,5
idem	"	3	7	0,42
idem	"	2,5	7,5	0,33
idem	"	3	7	0,42
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	3	7,5	0,4
idem	"	2,5	7,5	0,33
idem	"	3	6,5	0,46
idem	"	2,5	6	0,41
idem	"	3	7	0,42
L 8. Coustouges (Pyr.-Or.). 800 m.	19-VII-1979	3	7,5	0,4

Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
Porté, barrage du Passet et au-dessus.	28-VII-1971	2,5	6,5	0,38
idem	"	2,5	7,5	0,33
idem	"	3	7,5	0,4
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	3	7,5	0,40
idem	"	3	7,5	0,40
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	3	7	0,42
Vallée du Galbe. 1600 m.	24-VI-2001	2,5	7,5	0,33
idem	02-VII-2006	2,5	7	0,35
idem	"	2,5	6	0,41
idem	"	2,5	7	0,35
idem	"	2	6	0,33
Puyvalador, Madrès	28-VIII-1985	2,5	6,5	0,38
Col de la Quillane	04-VII-1988	2	6	0,33
Col de la Quillane	23-VI-1993	2,5	7	0,35
Lac de Pradelles	29-VII-1973	2	6	0,33
Lac de Pradelles	29-VII-1973	2,5	7	0,35
Les Bouillouses. 1800 m.	14-VII-1971	2,5	6,5	0,38
Angoustrine	5-VIII-1986	2,5	6	0,41

**Tableau II (suite) – Pyrénées-Orientales – Aude**

Localisation	Date	a mm	b mm	a/b
Planès	10-VII-2011	2,5	6,5	0,38
Idem	"	2	6	0,33
Forêt de Font-Romeu. 1800 m.	VI - 1965	2,5	6,5	0,38
Idem	12-VIII-1963	2,5	6,5	0,38
Idem	"	2,5	6	0,41
Idem	20-VII-1975	2,5	6	0,41
Idem	"	3	7	0,42
Idem	"	3	6	0,5
Aude				
Forêt du Gravas (Madres)	15-VII-1985	3	7,5	0,4
Forêt du Gravas. Autres exemplaires sans ocelle 2				
Belfort. +/- 750 m	9-VI-1982	2,5	7	0,35
<b>Total, tableau II : 43 individus. Moyenne de l'indice a/b = 0,38</b>				

Décomptés séparément, les 12 individus provenant de Coustouges donnent a/b = 0,39.



**Figure 1.** – Diagrammes de dispersion des valeurs de **a** (distance entre ocelle I et ocelle 2) et **b** (entre ocelles 1 et 5) selon divers arrangements ; voir le texte. Seule l'enveloppe de l'aire couverte est figurée afin de faciliter la lecture.

## INTERPRÉTATION

Quels que soient les peuplements étudiés, le rapport a/b est identique à 1/100<sup>ème</sup> près, de 0,38 à 0,39. Ce résultat plaiderait en faveur de l'espèce unique mais traduit en fait une plésiomorphie partagée par tous les taxons du groupe.

Cependant, en rapportant les valeurs de a et de b selon deux axes de coordonnées, on obtient un diagramme de dispersion des mesures qui évite la redondance de certains quotients a/b. Il apparaît alors (fig.1) que l'aire formée par l'ensemble des taxons rapportés à *C. iphioides* ne recouvre pas totalement celle de *pseudoamyntas*. En traitant à part le taxon *pearsoni*, la séparation entre les autres formes d'*iphioides* et *pseudoamyntas* devient flagrante. En réintroduisant séparément le taxon *pearsoni*, celui-ci se révèle plus proche de *pseudoamyntas* que des autres formes d'*iphioides*. Il en va de même pour le peuplement de Coustouges totalement inscrit dans l'aire de *pseudoamyntas* et non d'*iphioides* comme cela a été avancé (F. FOURNIER, 1993).

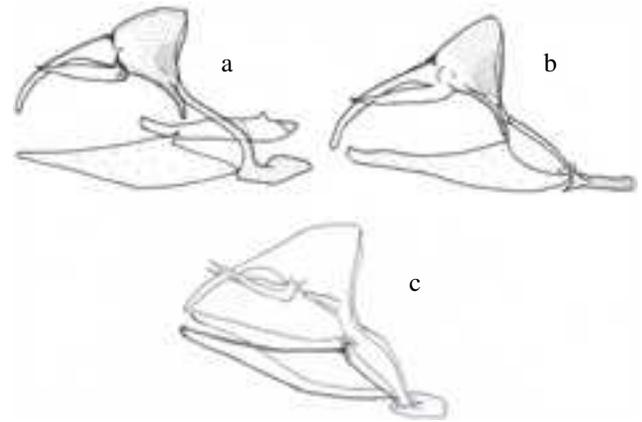
Ces résultats font apparaître quelques regroupements en ensembles relativement homogènes mais ne permettent pas de formuler des conclusions précises. Ils appellent un complément de recherche.

## L'apport des genitalia

Bien que teintée d'anachronisme à l'heure du séquençage des ADN, l'étude des genitalia demeure une technique éprouvée dont l'apport peut se révéler décisif.

Pour le genre *Coenonympha*, L.G. HIGGINS (1975) donne une série de dessins au trait des genitalia mâles des espèces européennes dont celles concernées ici. Il s'en dégage une étroite parenté entre toutes les structures qui n'offrent qu'une faible variabilité, en particulier dans les édéages sensiblement identiques d'une espèce à l'autre. En revanche la morphologie des valves varie suffisamment pour servir de repère spécifique.

Toujours selon L. G. Higgins, dont les schémas sont reproduits sur la figure 2 en a et b, la valve de *C. glycerion* est massive, plus ou moins losangique ou en triangle étiré du côté distal. Chez *C. iphioides* elle est nettement plus effilée et légèrement sinuée. Ces caractères ont



**Figure 2.** – Genitalia mâles comparés.

a et b selon L. G. HIGGINS (1975).

a : *Coenonympha glycerion* Brkh. 1788 (Italie).

b : *Coenonympha iphioides* Stdger. 1870 (Espagne), en tant que sous-espèce de *C. glycerion*.

c : valve C 7♂ (tracé renforcé) intermédiaire plus proche de *C. glycerion*. Pyrénées-Orientales, Porté-Puymorens vers 1 800 m d'altitude, 27-VII-1971 (R. M. legit).

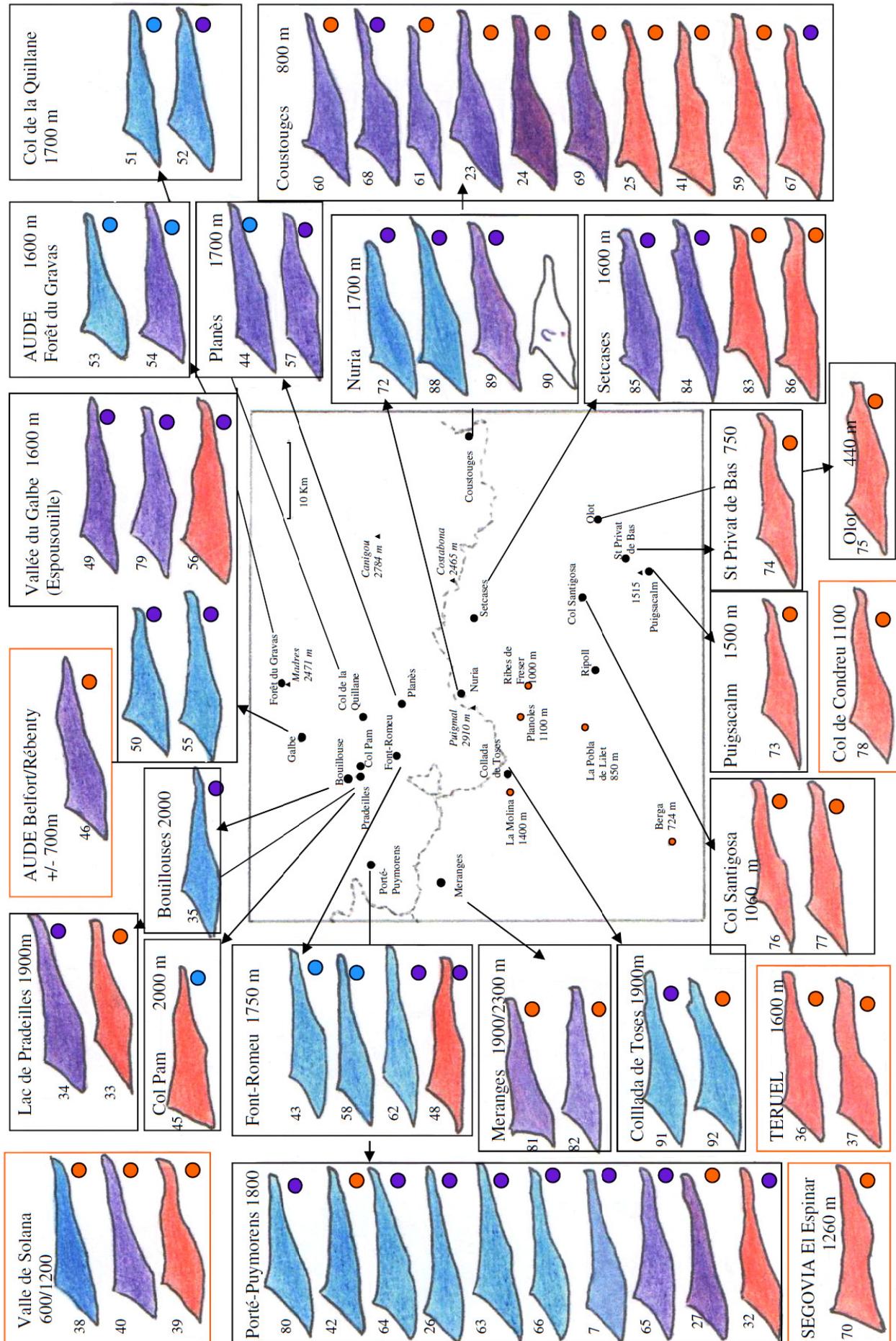
été vérifiés sur un échantillon pris en France du Jura aux Alpes du Sud pour *glycerion* et en Espagne pour *iphioides*. La variation en sera considérée plus loin mais, globalement, ces observations valident les différences qui se révèlent en réalité plus marquées que sur les schémas de référence donnés par L. G. Higgins.

Chez les femelles, quelques préparations exploratoires montrent encore une forte homogénéité des armatures génitales avec de faibles variations dans le développement du ductus bursae, dans la forme de la bourse copulatrice et le détail des deux signa qu'elle porte. L'exploitation de ce matériel demanderait un nombre important d'observations ; elle n'a pas été réalisée ici.

Au total, entreprendre la seule étude structurale et comparative des genitalia paraît peu efficace. C'est donc l'analyse de la distribution géographique de ces structures qui a motivé ce travail de manière à recouper les résultats acquis ci-dessus à partir de l'habitus dans la perspective d'une taxonomie intégrative telle que l'exposent ELIAS & CONDAMINE (2014).

## MATÉRIEL UTILISÉ ET MÉTHODES SUIVIES

A quelques exemplaires près, tous les mâles disponibles utilisés dans l'étude morphométrique ont été disséqués. Un complément provenant de diverses populations



**Planche I.** – Composition synthétisant l'ensemble des données issues de l'examen des valves (genitalia ♂) et de l'habitus (face inférieure des ailes). Code coloré identique pour les valves (dessins) et pour l'habitus (disques colorés) : Bleu, forme *glyceron* ou très proche ; Violet, forme intermédiaire ou composite ; Rouge, forme *iphioides* ou très proche. Petits disques noirs : localités ou stations de récolte ; petits disques colorés : localités d'individus connus par l'habitus seul.

espagnoles a été ajouté, dû notamment à l'amicale générosité de Pierre Maux.

Après macération dans une solution de soude, de concentration variable selon la plage horaire disponible, le 1/3 terminal de l'abdomen est dilacéré de manière à libérer le bloc génital, lui même nettoyé et légèrement teinté à l'éosine selon les pratiques habituelles. Afin de conserver les valves avec le moins de déformation possible, l'ensemble de l'armature est disposé latéralement dans un sirop de lévulose (Fig. 2 c). Dans leur plus grande longueur, les valves mesurent en moyenne 2 mm pour 0,5 mm de largeur maximale à leur base.

Les dessins sont réalisés à l'échelle sur papier millimétré et leur contour, relevé sur calque, est ramené à une dimension permettant de les figurer tous dans une seule composition. Celle-ci comporte en outre l'indication du type d'ornementation alaire sous forme d'un disque joint à chaque valve et colorié selon le même code :

Bleu = forme *glycerion* ou très proche.

Violet = forme intermédiaire ou composite.

Rouge = forme *iphioides* ou très proche.

La numérotation est celle attribuée aux genitalia.

## RÉSULTATS

Le document réalisé (planche I) situe la variation morphologique des valves dans leur contexte géographique général et par rapport au gradient altitudinal. Il convient cependant de ne pas confondre la présence d'un type spécifique de valve et présence de l'espèce correspondante. Les constructions composites, quelle qu'en soit la nature, traduisent en effet le résultat de recombinaisons de caractères indépendants susceptibles de produire toutes les formes possibles, y compris celles parentales. Il s'en suit encore que distinguer le polymorphisme intraspécifique des produits de l'hybridation n'est pas réalisable à partir de la seule morphologie.

Toutefois la différence de composition des peuplements des territoires français et espagnol retient d'emblée l'attention et traduit une répartition des différents types de valves qui n'est pas quelconque.

Les exemplaires récoltés le plus au sud, en Castille et Aragon, présentent des valves uniquement de type *iphioides*. En gagnant vers le nord-est de la péninsule, et à forte altitude dans les grands massifs du Costabone, du Puigmal, etc., apparaissent des valves de la forme *glycerion* comme à Núria (valves 72 et 88) ou à la Collada de Toses (valves 91 et 92) mêlées à des structures intermédiaires à Núria, Setcases, au-dessus de Meranges, etc.

Le maximum de diversité est atteint par le peuplement français dans les stations les plus proches de l'Espagne et en faible relation avec l'altitude. Puis les valves de type *glycerion* deviennent majoritaires en Capcir, au col de la Quillane, dans la vallée du Galbe et la forêt du Gravas dans l'Aude.

Il convient de souligner encore que l'interprétation des structures jugées intermédiaires comporte une part arbitraire. Cependant toutes sont attribuées à l'hybridation du fait qu'aucune population « pure » de *C. glycerion* n'a été identifiée dans l'ensemble du territoire considéré.

Ces observations doivent être alors comparées à celles portant sur l'habitus imaginal.

## Corrélation genitalia – habitus

La planche II met en parallèle le dessin de la face inférieure des ailes et la morphologie de la valve des mâles. L'ornementation alaire et la conformation des genitalia constituent des caractères indépendants soumis à des pressions évolutives de nature différente ; ils sont nécessairement corrélés dans les populations « pures » de chaque espèce repérées notamment par un taux d'hétérozygotie faible dans les analyses moléculaires. Tel est le cas ici des *iphioides* du centre de l'Espagne (WIEMERS, 1994).

A l'inverse, toute corrélation de niveau spécifique disparaît aux abords de la frontière franco-ibérique, près des lignes de crêtes pyrénéennes et plus encore dans l'ensemble des territoires français étudiés ici. Comme le démontre la planche II, les recompositions qui s'effectuent alors entre caractères de type *iphioides* et *glycerion* traduisent la réalité d'un brassage génique qui n'a pu être engendré que par hybridation. Plus remarquable encore est la généralisation de cette hétérogénéité qui

Coustouges 800 m		 41	Ornementation et valve <i>iphioides</i> . Un individu isolé serait pris pour cette espèce.
Coustouges 800 m		 69	Ornementation et valve proches d' <i>iphioides</i> , en bonne corrélation.
Coustouges 800 m		 68	Ornementation de type <i>glycerion</i> , valve intermédiaire.
Porté-Puymorens vers 1800 m		 7	Ornementation de type <i>glycerion</i> , valve assez proche.
Porté-Puymorens vers 1800 m		 42	Ornementation de type <i>iphioides</i> mais valve de forme <i>glycerion</i> .
Forêt de Font-Romeu vers 1700 m		 43	Ornementation de type <i>C. glycerion bertolis</i> et valve correspondante.
Bolquère, Col Pam 2000 m		 45	Ornementation de type <i>glycerion</i> , comme le précédent mais valve <i>iphioides</i> en contradiction.
Belfort-sur-Rebenty (AUDE) vers 700 m		 46	Ornementation de type <i>iphioides</i> , valve assez proche.

**Planche II.** — Re-combinaisons entre habitus et genitalia caractéristiques du taxon *pseudoamynas*. L'individu de Coustouges (valve 41) pourrait être attribué à *C. iphioides* et celui de Font-Romeu (valve 43) à *C. glycerion* mais dans les mêmes stations existent toutes sortes de combinaisons différentes. Aucune localité connue des départements pyrénéens français ne présente une population pure de ces deux espèces.

transcende les limites altitudinales repérées précédemment au point qu'aucune population n'est référentielle ni à *iphioides* ni à *glycerion*.

Mise en avant à partir de l'habitus, dès la description originale des taxons *pearsoni* et *pseudoamyntas*, la réalisation de formes intermédiaires, à vrai dire composites entre *iphioides* et *glycerion* est confirmée par cette hétérogénéité structurale des individus qui composent les populations de l'est pyrénéen, surtout en France. De même l'hypothèse de leur origine hybride (HIGGINS, 1975 ; WIEMERS, 2007) n'est plus à discuter, il s'agit d'une réalité.

### Organisation du peuplement pyrénéen

La brève étude morphométrique présentée conforte les interprétations déduites des observations traditionnelles : la souche *iphioides* est bien caractérisée au revers des ailes postérieures par une série complète de six ocelles de taille peu variable, seul l'ocelle 2 pouvant parfois se réduire fortement. Elle demeure relativement homogène du centre au nord-ouest de la Péninsule ibérique et les « sous-espèces » *iphioides iphioides*, *iphioides farriolsi*, *iphioides trevincae* et *iphioides escudensis* ne constituent que des formes locales ou stationnelles d'extension réduite. En termes de systématique :

*Coenonympha iphioides iphioides* Staudinger, 1870 = *farriolsi* Marten, 1956 = *trevincae* Wiatt, 1952 = *escudensis* Gomez-Bustillo, 1974 (Synonymies nouvelles).

La variation ne paraît pas de même nature pour le taxon *pearsoni* chez lequel l'ensemble de la série d'ocelles peut être considérablement réduite ; ce qui justifie l'interprétation des auteurs en tant

qu'intermédiaire entre *iphioides* et *glycerion*. De plus, il couvre un territoire beaucoup plus étendu de l'Aragon aux Pyrénées.

Par ailleurs, les analyses électrophorétiques réalisées par M. WIEMERS (1994) ne portent que sur peu d'échantillons pyrénéens et ibériques mais fait apparaître « dans toutes les méthodes » une séparation nette entre *glycerion* (alpin) et le couple *iphioides-pearsoni*, ces deux derniers demeurant cependant distincts. Le statut de *pearsoni* Romei, 1927 reste donc incertain et sera reconsidéré plus loin.

Cependant le problème majeur réside dans l'interprétation de *pseudoamyntas*.

Si la souche *iphioides* demeure individualisée en Espagne, il n'en va pas de même pour *glycerion* : aucune population de l'est des Pyrénées (et probablement de la chaîne entière), ne peut être attribuée à *C. glycerion glycerion*. Seules deux entités sont présentes, *iphioides* uniquement en Espagne et *pseudoamyntas* en France, débordant la frontière espagnole en quelques points.

Dans l'étude de M. Wiemers précitée, seules deux stations, vallée d'Eyne et collada de Toses, se rapportent à *pseudoamyntas*. Elles montrent une forte hétérozygotie aux loci diagnostiques analysés, traduisant un brassage allélique par hybridation, tout en demeurant très proches dans leur composition qui s'oppose à celle, monomorphe pour certains loci, des *iphioides* d'Albaracin. Les recombinaisons de caractères observées relèvent donc bien de l'hybridation, pas du polymorphisme. Il faut alors admettre une paléo-hybridation qui a abouti à une introgression généralisée absorbant la souche *glycerion* initiale au profit des formes hybrides.

### Planche III - Hétérogénéité caractéristique du peuplement de *pseudoamyntas* Sagarra, 1930.

Stations françaises

De **a** à **j** : individus mâles. La notation (nn) repère la numérotation des valves des genitalia.

De **k** à **n** : femelles. Il est remarquable que le mâle **g** et la femelle **m** ont été récoltés ensemble vers 1800 m en forêt de Font-Romeu. De même, le mâle **h** et la femelle **l** à Planes, vallée convergeant avec la vallée d'Eyne.

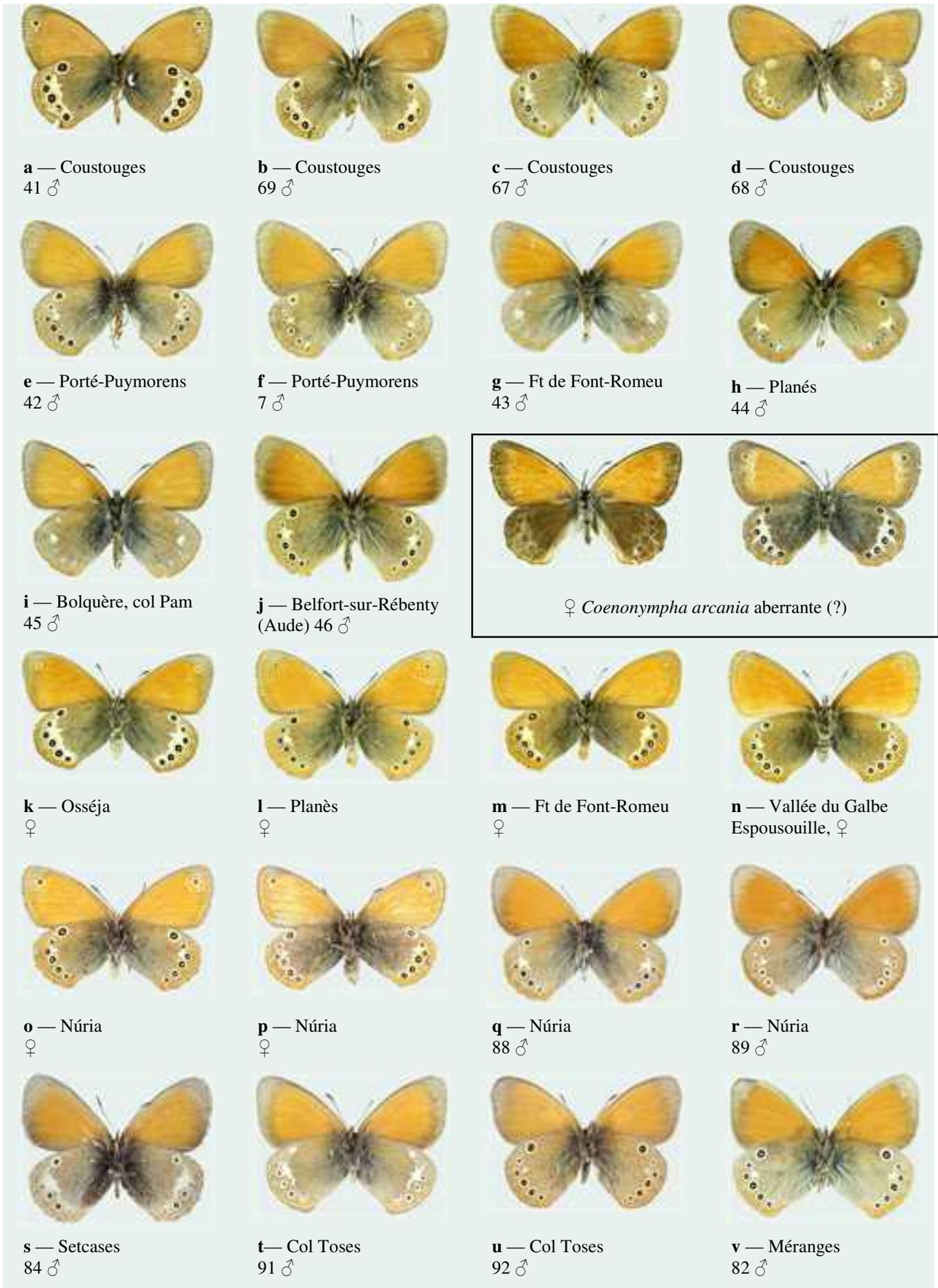
Stations espagnoles

**o** et **p** : femelles.

De **q** à **v** : mâles. L'ornementation est plus proche de la forme *iphioides*, en particulier celle des individus **u** (col de Toses) et **v** (Meranges), récoltés à 1 900 m d'altitude, qui montrent que la proximité géographique et les échanges géniques l'emportent sur la sélection adaptative par l'altitude.

L'ornementation des femelles est nettement plus stable que celle des mâles en accord avec la répartition des chromosomes sexuels qui interviennent dans le dimorphisme sexuel. Le sexe mâle homogamétique (de la forme XX) permet des combinaisons alléliques irréalisables chez les femelles (gonosomes de forme XY).

Encadré : femelle attribuée à *C. arcania* L. La Preste (Prats-de-Mollo), Pyrénées-Orientales.



Celles-ci pourraient être avantagées par l'aptitude à développer à la fois des formes voisines de *bertolis* en forte altitude et, à un niveau inférieur, d'autres proches d'*iphioides*. Une telle diversification implique une adaptation orientée par les facteurs environnementaux stationnels. Or les individus prélevés à Coustouges présentent un habitus assez diversifié dans le nombre, la disposition et la taille des ocelles de même que dans l'extension des surfaces blanches (planche III) mais la forme proche d'*iphioides* reste prédominante. Le bassin de Coustouges, à une altitude modérée de l'ordre de 800 m, drainé par le Rio Mayor et le Rio Muga s'ouvre sur l'Espagne et offre une situation qui ne peut qu'être favorable à une colonisation par *iphioides*. Il paraît donc logique que ce peuplement relativement isolé ne soit ici que faiblement "contaminé" par les gènes de *glycerion*. La proximité géographique et les échanges géniques suffisent manifestement à expliquer sa composition sans qu'il soit nécessaire de faire appel à un quelconque processus adaptatif.

De même, la planche III démontre sans ambiguïté que les échanges géniques de proximité déterminent les caractères individuels et qu'il n'apparaît pas de sélection adaptative contrôlée par l'altitude. Ces constatations ramènent avec insistance à une hybridation généralisée...

Incidemment, la figure encadrée sur la planche III présente une femelle récoltée à La Preste (Prats-de-Mollo, Pyr.-Or.) rapportée à une forme plus ou moins aberrante de *C. arcania* mais M. Wiemers nous a fait savoir (communication personnelle) que ce type d'ornementation est fréquent dans les Pyrénées Centrales. Quoiqu'il en soit, le revers paraît semblable à celui de *C. gardetta*, tout comme d'autres rappellent *darwiniana* (cf. femelles **k** à **n** planche III). Est-ce à partir de tels exemplaires que R. Verity a décrit la "race *maesta* Vrtv, 1927" de *darwiniana* dans les Pyrénées et la "sous-race *pseudodarwiniana* Vrtv, 1953" à Porté ? Le concept typologique de l'espèce et de ses sous-espèces autorisant toutes les confusions, la variabilité de *C. arcania* et de *C. glycerion (lato sensu)* suffisent à produire des individus qui peuvent être pris pour formes de *darwiniana* mais, à notre

connaissance, aucune population pyrénéenne n'est référable à ce taxon.

### Modalités de l'hybridation chez les *Coenonympha*

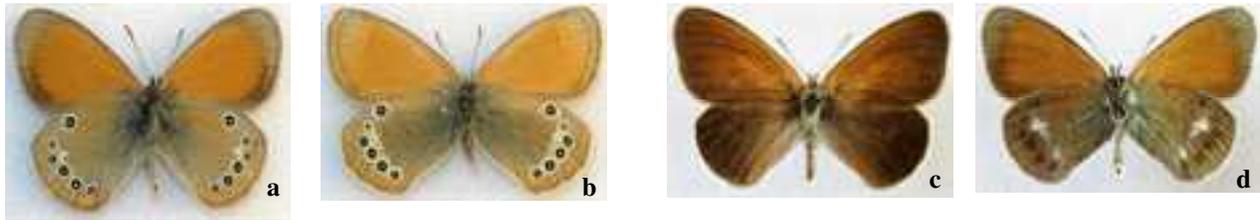
Paraissant initialement très différentes, les structures du complexe alpin de *C. arcania* et du complexe pyrénéen de *C. glycerion lato sensu*, se rapprochent dans la mesure où tout deux se distinguent par production de diverses entités résultant de l'hybridation.

#### Aux Pyrénées et leurs abords

La relative proximité à la fois morphologique et géographique de *pearsoni* et de *pseudoamyntas* désigne préférentiellement *pearsoni* en tant que l'une des deux souches parentales de *pseudoamyntas*, l'autre issue du phylum *glycerion* demeurant indéterminée mais certainement détachée de la forme alpine *bertolis* Pruner. A ce propos, Sylvain Delmas nous a fait parvenir très aimablement les photographies recto/verso d'un couple de *C. glycerion* récolté le 7-VII-1979 à Vésiact au nord de l'Aveyron. L'habitus de ces papillons est conforme à celui d'individus récoltés dans le Jura, en partie également par S. Delmas. Tous ces individus sont référables à la forme typique *C. glycerion glycerion*, comme le note R. VERITY (1957), forme qui ne se retrouve pas dans les Pyrénées.

Il est nécessaire cependant de prendre en considération la composition des peuplements situés plus à l'ouest dans la chaîne pyrénéenne et au de-là. Il paraît curieux qu'aucun taxon de l'ensemble du complexe étudié ne soit connu au Val d'Aran (A. ORTIZ *in lit.*) alors que P. MAUX (2014) cite la présence de « *C. iphioides pearsoni* » dans la Valle de La Solana (fig. 3) et sur trois individus mâles examinés provenant de cette station en piémont du Mont Perdu, deux présentent des valves de type intermédiaire, celles illustrées dans l'encadré de la planche I : 38, 39, 40.

Par ailleurs L. HIGGINS ET N. RILEY (1970) indiquent que *C. glycerion* est absent des "Hautes et Basses-Pyrénées" mais 5 ans plus tard L. HIGGINS (1975) précise que des colonies avec caractères intermédiaires (*glycerion/iphioides*) existent dans l'est des Pyrénées et dans les monts Cantabriques. Il est donc vraisemblable qu'une certaine hybridation se répète vers l'ouest en situation favorable,



**Fig. 3.**

**a et b.** — *C. iphioides pearsoni* Valle de La Solana, nord de la province de Huesca (Maux, 2014). Revers ♂ et ♀. P. Maux leg. et photo.  
**c et d.** — *C. glycerion*, Vésiact (Aveyron), 7-VII-1979 (S. Delmas legit). Forme typique absente des Pyrénées.

bien que trois exemplaires de Gallice examinés possèdent des valves et un habitus typiques de *C. iphioides*.

#### Dans les Alpes

Le niveau des connaissances diffère sensiblement et le taxon *darwiniana* a été et demeure l'objet de nombreuses publications centrées principalement sur sa répartition géographique et son statut systématique. Malgré ce, peu de cas avérés d'hybridation entre *C. arcania* et *C. gardetta* sont relatés (GROSS, 1954 ; HOLLOWAY, 1980) en dehors des deux localités italiennes devenues classiques en ce domaine : au Passo di Colle au-dessus du lac Majeur et Argentera, près du col de l'Argentière = col de Larche (WIEMERS, 1998). En revanche, des individus combinant des caractères de *gardetta* et de *darwiniana*, comme au col de Vars (MAZEL, *op. cit.*) sont souvent cités dans le sud-ouest des Alpes en France (DE LESSE, 1949 ; PÉGOUD, 2005 ; HANUS, 2007 ; etc.)

L'évolution du statut taxonomique de *darwiniana* reflète ces observations : sous-espèce de *C. arcania* (HIGGINS & RILEY, 1971) ; sous-espèce de *C. gardetta* (JUTZELER, 1990 ; WIEMERS, 1998) ; espèce à part entière (HÉRÈS, 2000 ; TOLMAN & LEWINGTON, 1999 ; TSHIKOLOVETS, 2011) mais d'origine hybride : superspecies (BOILLAT, 1990) ; semispecies (WIEMERS, 1998 – voir bibliographie chez cet auteur). Deux titres en forme d'interrogation sont symptomatiques : « *C. darwiniana* Stdg ... A hybrid origin ? » (HOLLOWAY, 1980 et « *C. darwiniana* – a hybrid taxon ? » (WIEMERS, 1998). Plus ou moins argumentée, la réponse est cependant positive bien que les interprétations taxonomiques ne soient pas toujours en accord.

Ces données incitent à rapprocher les modalités de l'hybridation à l'origine

notamment de *darwiniana* dans les Alpes et de *pseudoamyntas* dans les Pyrénées en dépit de la différence d'ampleur des deux massifs. Ainsi la partie orientale des Pyrénées se ramène à une ligne de crêtes relativement étroite entre l'Espagne et la France qui évoque une station alpine isolée plus qu'une partie de l'arc alpin. Mais si le relief peut favoriser ou non la rencontre de populations différentes il ne modifie pas la nature des échanges géniques qui s'établissent en fonction des compatibilités alléliques. Plusieurs modalités apparaissent.

L'hybride *pseudoamyntas* a totalement absorbé le peuplement parental de type *glycerion*, interrompant ainsi tout flux génique avec cette espèce. En revanche les échanges sont largement entretenus entre *C. gardetta* et *darwiniana*. Ils présentent encore une autre particularité entre *C. arcania* et *darwiniana* comme le montre M. WIEMERS (1998) : « ... the extent of gene flux varies between populations » ; un faible niveau d'hybridation maintient un contact parapatrique au Passo di Colle alors que la zone hybride s'étend sur plusieurs km à Argentera. Ces différences de compatibilité montrent que les génomes en contact dans l'un et l'autre cas n'ont pas une composition identique.

Or T. CAPBLANCQ (2014) présente un arbre des distances génétiques qui sépare totalement les peuplements de *darwiniana* de France et de Suisse. L'interprétation la plus probable est alors qu'il ne s'est pas produit un épisode d'hybridation unique d'où auraient dérivé des lignées différentes mais au moins deux événements spatialement et temporellement indépendants à l'origine de deux souches, d'habitats très proches, en bon accord avec la répartition actuelle en deux ensembles géographiquement distincts rapportés à *darwiniana*, l'un centré sur Barcelonnette (Alpes-de-Haute-Provence), l'autre de la Lombardie au sud-est de la Suisse.

Ces observations suggèrent une interprétation similaire de la composition des peuplements franco-ibériques. Comme cela a été montré ci-dessus, le taxon *pearsoni*, décrit intermédiaire entre *C. glycerion* et *iphioides*, est très proche de *pseudoamyntas* à tel point qu'une synonymie entre eux a été envisagée (DUPONT *et al.*, 2013). De plus il se démarque de la souche *iphioides* par son extension géographique qui confine ce dernier taxon au centre-nord-ouest de la péninsule ibérique, mais il en conserve de nombreux caractères de sorte que son statut systématique demeure ambiguë.

Ces incertitudes disparaissent en admettant que *pearsoni* résulte d'une première hybridation *glycerion* x *iphioides* selon des modalités proches de celles observées actuellement dans le peuplement de *pseudoamyntas*, c'est à dire avec absorption de la souche *glycerion* ancestrale par l'hybride. Un second épisode d'hybridation impliquant cet hybride *pearsoni* avec une nouvelle souche *glycerion*, conduit à *pseudoamyntas*. Comme le montre l'ensemble de l'étude qui précède, ce taxon forme actuellement une entité indépendante que nous proposons de nommer *Coenonympha pseudoamyntas* Sagarra, 1930, statut révisé, *bona* sp.(1)

1 – au passage on appréciera le côté quelque peu humoristique de la formule, ce taxon présentant les caractéristiques des « bad-species » introduites par H. DESCIMON ET J. MALLET (2009) !

La chronologie de l'ensemble du scénario évoque encore quelques aspects du ponctualisme de J. Gould qui considère que l'espèce est une stase évolutive en équilibre momentané, qu'elle soit d'origine hybride ou non.

Mais paradoxalement, dès que l'on entre dans le domaine de la systématique, la subjectivité prend le pas sur les interprétations objectives : pour beaucoup d'auteurs, le statut spécifique de *darwiniana* est déjà acquis alors que ce taxon échange activement des gènes avec *C. gardetta* et *C. arcania*. En revanche, *pseudoamyntas* n'est pas perçu à ce niveau bien que constituant une entité nettement plus indépendante, coupée totalement de *C. glycerion* et n'ayant que des contacts limités avec *C. iphioides*. Mais que dire de *pearsoni* ?

Par analogie et en toute logique il est aussi candidat au statut spécifique !

Ces conclusions paraîtront peut-être provocatrices, cependant telle est bien la vie, ce perpétuel grouillement opportuniste dans l'espace et dans le temps, passionnant à démêler mais qui ne se laisse guère enfermer dans une « communauté panmictique isolée » et encore moins dans un catalogue soigneusement numéroté... (par ordre alphabétique ?).

## Remerciements

Nous remercions chaleureusement et saluons Martin Wiemers qui, bien que n'étant pas en accord avec nos conclusions, a accepté de relire notre manuscrit (en français !) et nous a fait part de nombreuses remarques constructives.

Une part non négligeable de la documentation nous a été indiquée ou transmise par Pascal Dupont et Alain Hérès, nous les en remercions beaucoup. Du matériel d'étude nous a été offert par Pierre Maux, Sylvain Delmas et Serge Peslier qui a en outre réalisé les clichés des planches II et III. Nous leur adressons nos bien sincères remerciements ainsi qu'à Mmes Berta Caballero, Glòria Masó, Mercedes París et Mercedes Hitado, conservateurs et auxiliaires d'Entomologie respectivement au Museu de Ciències Naturals, Zoologia, de Barcelone et au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, pour les facilités habituelles accordées pour consultation des collections de ces deux institutions ; à Mmes Azucena Bernà et M<sup>a</sup> José Saura, bibliothécaires du Museu de Ciències Naturals, Zoologie, de Barcelona, pour les facilités habituelles accordées pour la consultation de leurs fonds bibliographiques.

Merci enfin à Terence Hollingworth et Marcel Hellers qui ont transcrit le résumé respectivement en anglais et en allemand.

## Ouvrages et travaux cités

- Boillat (H.), 1991. – *Coenonympha* (superspecies *gardetta*) *orientalis* Rebel. Mise au point taxinomique. *Alexanor*, **16** (7) : 395-412.
- De Lesse (H.), 1949. – Contribution à l'étude du genre *Coenonympha*. *Lambillionea* **49** (7-8) : 68-80.

- Descimon (H.) & Mallet (J.),** 2009. – Bad species in Ecology of Butterflies in Europe. Edt. Settele, J. et al. Cambridge University Press.
- Dupont (P.), Luquet (G.), Demerges (D.), & Drouet (E.),** 2013. – Révision taxinomique et nomenclaturale des Rhopalocera et Zygaenidae de France métropolitaine. Annexe I ; liste de référence des Rhopalocères et Zygènes de France et notes associées in Rapport MNHN-SPN 2013 : 201 p.
- Elias (M.) & Condamine (F.),** 2014. – Découverte et analyse de la biodiversité : les moyens actuels. In L'antonomie française : son utilité publique. C. R. colloque de la SEF N°9, octobre 2014 : 23-39.
- Fernandes-Rubio (F.),** 1991. – Gufa de Mariposas diurnas de la Peninsula Ibérica, Baleares, Canarias, Azore y Madeira. Piramide, Madrid.
- Fournier (F.),** 1993. – *Coenonympha glycerion iphioides* Staudinger dans les Pyrénées-Orientales (Lepidoptera, Nymphalidae). *Entomologica gallica* 4 (4) : 206.
- Gomez-Bustillo (M. R.),** 1974. – Nuevas razas del género *Coenonympha* (Hübner, 1819) en el Norte de España. *SHILAP* I (4) : 148-152.
- Gross (F.),** 1954. – Beitrag zur Unterscheidung von *Coenonympha arcania* L. und *gardetta* de Prunner. *Z. Wien. Ent. Ges.* 39 : 372-384.
- Hanus (J.),** 2007. – *Coenonympha* (superspecies *gardetta*) *darwiniana* (Staudinger, 1871) en Vercors. *Lambillionea* CVII, tome II (2) : 303-308.
- Hérès (A.),** 2002. – *Coenonympha darwiniana* (Staudinger, 1871) en France. Le massif des Ecrins. *Alexanor* 21 (8) : 499-508.
- Higgins (L. G.),** 1975. – The classification of European Butterflies. Ed. Collins. 320 p.
- Higgins (L. G.) & Riley (N.),** 1970. – A Field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. Collins, London : 380 p.
- Holloway (J.),** 1980. – *Coenonympha gardetta* Staudinger – a hybrid origin ?. *Entomologist's Gaz.* 31 : 195-198.
- Jutzeler (D.),** 1990. – Zur Klärung des Verwandtschaftsgrades von *Coenonympha darwiniana* (Staudinger, 1871) mit *arcania* (L., 1761) und *gardetta* (De Pruner, 1798) anhand der Färbung von Ei und Puppe. *Mit. ent. Ges. Basel* 40 (3-4) : 86-93.
- Jutzeler (D.) & Gascoigne-Pees (M.),** 2006. – Essai d'appréciation du statut taxonomique de *Coenonympha (glycerion) iphioides* Staudinger, 1870 résultant d'un élevage provenant de la province espagnole de Burgos avec rappel des formes locales décrite. *Linneana Belgica* XX (6) : 215-228.
- Marten (W.),** 1956. – Über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Coenonympha iphis* W.V., *satyrion* Esp. und *iphioides* Stgr. Nebbst Beschreibung einer neuen Varietät letzterer Subspecies. *Entomologische Zeitschrift*, 16 : 185-189.
- Maux (P.),** 2014. – Macrolépidoptères observés dans la région du Sobrarbe sur la rive gauche du Rio Ara (Valle de la Solana et zones voisines, Espagne, Province de Huesca). I – Papilionoidea et Zygaenoidea Zigaenini. *R.A.R.E.* XXIII (3) : 82-94.
- Mazel (R.),** 2015. – (sous presse)
- Pégoud (J.),** 2005. – *Coenonympha darwiniana* un papillon diurne mal connu. *Rosalia* 22 : 31-37.
- Pérez De-Gregorio (J.J.),** 1977. – Notas sobre lepidópteros de las comarcas gironinas (I). *Revista de Girona (Secció de Ciències)*, 81 : 353-355.
- Pérez De-Gregorio (J.J.), Josa (J.), Masó (A.),** 1982. – Notas sobre els lepidòpters de les comarques gironines (IX). Alguns Rhopalocera interessants o poc freqüents. *Revista de Girona (Secció de Ciències)*, 100 : 225-229.
- Querci (O.),** 1932. – Contributo alla cognoscenza della biologia dei Rhopaloceri iberici. *Treballs del Museu de Ciències Naturals de Barcelona*, 14 : 1-269.
- Romei (E.),** 1927. – Notes of Collecting in Spain in 1925-26. *Ent. Rec. J. Var.* 39 : 137.
- Sagarra (I. de),** 1930. – Anotacions a la lepidòpterologia ibèrica, V. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 30 : 110-118.
- Seitz (A.),** 1908. – Die grosse Schmetterlinge der Erde. I Die Palearktischen Tagfalter. F. Lehmann Verlag, Stuttgart : 143.
- Tolman (T.) & Lewington (R.),** 1999. – Guide des papillons d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris : 113 p.
- Tshikolovets (V.),** 2011. – Butterflies of Europe and the Mediterranean area. Tshikolovets Publications : 544 p.
- Verity (R.),** 1927. – On the variation and relationship of *Coenonympha arcania* L. and *C. gardetta* De Prun. *The Entomologist's Rec. and J. of Variation* 39 (2) : 37-40 ; 39 (5) : 70-74.
- Verity (R.),** 1953. – Le Farfalle Diurne d'Italia. Vol. V. Satyridae. Marzocco S.A. Firenze : 346 p.
- Verity (R.),** 1957. – Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes en France. Tome III. Edt. Le Charles, Paris : 365-472.
- Wiemers (M.),** 1994. – Differenzierungsmuster bei Artbildungsprozessen : Morphologisch-biometrische und enzymelektrophoretische Untersuchungen am *Coenonympha arcania* (L., 1761) Superspezies-Komplex, 158 p + 21 p. Diplomarbeit, Universität Bonn.
- Wiemers (M.),** 1998. – *Coenonympha darwiniana* a hybrid taxon ? New insights throug allozyme electrophoresis (Lepd., Nymphalidae, Satyrinae). *Mem. Soc. r. belge Ent.* 38 : 41-70.
- Wiemers (M.),** 2007. – Die Gattung *Coenonympha* Hübner, 1819, in Europa : Systematik, Öcologie und Schutz (Lep. Papilionoidea : Nymphalidae ; Satyrinae). *Oedippus* 25 : 1-42.
- Wyatt (C.),** 1952. – Einige neue Tagfalterrassen aus Spanien. *Z. Wien. Ent. Ges.* 37 : 204-207.

## Annexe

### Localités de référence

Trois sources essentielles permettent habituellement de situer un taxon dans le cadre géographique d'une étude :

- les données de la bibliographie, - l'examen des collections, privées ou de Musées, - les observations des auteurs.

Les localisations des types cités dans la présente étude ne présentent aucune ambiguïté et toutes figurent dans le texte. Il est donc inutile de les reprendre ici. Il en va de même pour les indications fournies par les ouvrages de faunistique générale, les catalogues, listes-inventaires et ouvrages divers mais leur exploitation est rendue difficile, et parfois très incertaine, du fait des modifications taxonomiques et du statut spécifique ou infra-spécifique reconnu par les auteurs.

A titre d'exemples : deux comptes rendus d'excursion, parmi d'autres, de la Société Catalane de Lépidoptérologie citent « *C. glycerion* » en 2000 dans le Parc Naturel de Cadi-Moixeró, au refuge de Cal Tasconet, à 1420 m d'altitude, où il s'agit probablement de *C. iphioides*, non nommé car considéré sous-espèce de *C. glycerion*. ; en 2004 au Monsec d'Ares dans deux stations à 540 et 800 m. Il s'agit donc ici certainement du taxon *iphioides*.

MANLEY & ALLCARD (1970) étendent *pearsoni* aux Asturies, dans les Monts Cantabriques mais Gomez Bustillo décrira de Santander, en 1974, le taxon *escudensis* qu'il considère sous-espèce de « *C. iphis* » comme tous les autres taxons du groupe en Espagne.

Au Musée de Barcelone (MCNZ) ont été examinées les collections suivantes.

- Col. José OLMO : 1 ♂ *iphioides*, Planoles (Ripollès) 27-VI-1983.

- Col. I. De Sagara :

1 ♀ étiquetée « Montsant, 25-VI-1918 » rapportée à « *C. iphis* ». La localité demande confirmation car une erreur d'étiquetage paraît probable.

7 exemplaires des Gorges du rio Cremal, Núria (Ripollès) VII-1916 et 24-VII-1919 (Weiss *leg.*) comportant les types de *pseudoamytas*.

Une série de *C. iphioides* de diverses localités de Catalogne : Ribes de Freser (Ripollès), Gósol, ... (voir liste ci-dessous).

Une série de *C. iphioides* récoltés en Aragon : Albarracin (Sierra de Albarracin, Teruel) 2 ♀, VII, 1916, 1918 (A Weiss *leg.*) (Weiss, 1920) et Orihuela del Tremedal (Sierra de Albarracin, Teruel) 9 ♂ 21 ♀, 4-24.VII.1924 (Querci *leg.*) (Querci, 1932).

Castilla La Nueva : Huélamo (Sierra de Albarracin / Montes Universales. Cuenca) 2 ♀, 6-14.VII.1926 (Querci *leg.*) (Querci, 1932) ; Villacabras (Sierra de Albarracin / Montes Universales. Cuenca) 2 ♂ 8-15.VII.1926 (Querci *leg.*) (Querci, 1932).

- Col. RIUS : une série de *C. pseudoamytas* de Porté-Puymorens, en VII.

1 ♂ *iphioides* de La Molina (Basse cerdagne), 8-VII-1980.

1 ♂ *iphioides* de La Pobla de Lillet (Berguedà), 12-VII-1968

*C. iphioides* en Aragon : Albarracin (Sierra de Albarracin. Teruel) 1 ♂ 2.VIII.1980 (J. Rius *leg.*) et en Castilla La Nueva : nacimiento del rio Cuervo, Tragacete, 1450 m (Sierra de Albarracin / Montes Universales. Cuenca) 2 ♂, 5 ♀, 11.VIII.1989 (J. Rius *leg.*).

A l'exception de la femelle indiquée de la Sierra de Montsant, toutes ces références sont recoupées par les données de terrain ci-après.

Pour la France, du département de l'Aude aux Pyrénées et quelle que soit l'altitude, n'existe que *C. pseudoamytas* st. rev., *bona* sp. De plus, toutes les stations reconnues ont fourni au moins un exemplaire à l'étude de sorte qu'elles sont toutes repérées, avec leur altitude, dans la planche I. En dresser la liste serait superflu.

En revanche, les localités de la Catalogne espagnole, contrôlées par les auteurs, ne sont pas toutes représentées par un échantillon de récolte et se rapportent soit à *iphioides* soit à *pseudoamytas* comme le précise la liste ci-dessous.

### Liste des localités - Listado de localidades (31T 10 x 10 km)

#### *Coenonympha pseudoamytas* Sagarra, 1930 Stat. Rev. Pirineo Oriental

Alta Cerdanya

Porté Puymorens (31TDH01, 1800-1600 m)

Baixa Cerdanya

Estanys de Malniu, Meranges (DH00, 1.900 m)

Estanys de la Pera, Lles (DH00, 2.300 m)

Ripollès

Núria (gorges del Cremal, pla de Sallent) (DG39, 1.800-1600 m)

Collada de Toses (DG08-18, 1.900 m)

Setcases (DG49, 1600 m)

#### *Coenonympha iphioides* Staudinger, 1870

Pirineo Oriental

Baixa Cerdanya

La Molina (DG18, 1.400 m)

Alt Urgell

Josa de Cadí (CG87, 1.429 m)

Gósol (CG87, 1.423 m)

Ripollès  
 Planoles (DG28, 1.136 m)  
 Ribes de Freser (DG38, 1.000 m)

Prepirineo Oriental

Berguedà  
 Berga (DG06, 724 m)  
 La Pobla de Lillet (DG17, 848 m)

Ripollès  
 Coll de Santigosa (DG47, 1.062 m)

Baixa Garrotxa  
 macizo del Puigsacalm (DG46, 1.500 m)  
 Sant Privat de Bas (DG56, 700-800 m)  
 Olot (DG57, 443 m)

Osona  
 ermita de Cabrera (DG36, 1.300 m)  
 Coll de Condreu (macizo de les Guillerries) (DG55, 1.100 m)

(\*) 6 rue des Cèdres. F-66000 **Perpignan**  
 (\*\*) Museu de Ciències Naturals (Zoologia) de Barcelona.  
 Parc de la Ciutadella s/n . E-08003 **Barcelona**

— Suppléments à R.A.R.E. primés —

Année	Titre	Format	Pages	Photos / dessins	Prix €.
2003	Jacques Nel Atlas des genitalia mâles et femelles des Lépidoptères <i>Pterophoridae</i> de France (Prix Constant).	A4	61 + 118 pl.	143 + 118 pl. N/B	30,00
2005	Jacques Nel Atlas des genitalia femelles des Lépidoptères <i>Tortricidae</i> de France (Prix Constant).	A4	116 + 156 pl. N/B	28 pl couleur	40,00
2006	Marc Tronquet Catal. des Coléoptères des Pyrénées-Orientales Vol. I <i>Staphylinidae</i> (Prix Dolfuss) 2° édition avec document papier + 960 photos haute définition grand format sur CD-Rom.	A4	90	960	50,00
2012	Pierre Berger Coléoptères <i>Cerambycidae</i> de la Faune de France continentale et de Corse (Prix Guy Colas).	16,5 x 24	664	550	90,00
2012	Pierre Tillier, Matthieu & Raphaël Colombo Atlas de répartition des Fourmilions en France. La cartographie à l'échelle départementale des 22 espèces recensées en France est établie. Une analyse succincte de la répartition et de la distribution des espèces est présentée. (Prix Pesson).	A4	52	43 24 cartes	15,00
2013	Robert Mazel et Christian Corraze Calendrier anecdotique illustré des Lépidoptères méditerranéens en France (classés par saisons) (Prix Constant).	16,5 x 24	202	800 dessins et photos couleur	40,00
2014	Marc Tronquet <i>et al.</i> Catalogue des Coléoptères de France. (Prix Constant).	16,5 x 24	1052	52 photos des auteurs	90,00
2014	Antonio Verdugo & Alain Drumont Révision del género <i>Calicnemis</i> Laporte, 1832 : enfoques morfológico y genético Révision du genre <i>Calicnemis</i> Laporte, 1832 : approches morphologiques et génétiques (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) (Prix Passet).	A4	64	218 photos couleur	20,00

**TOME XXIV (3) 2015**  
**SOMMAIRE**

**Lafranchis (T.), Delmas (S.) et Mazel (R.).** Le contact *Iphiclides feisthamelii*  
– *I. podalirius* Statut de ces deux taxons (Lepidoptera, Papilionidae) ..... **111**

**Mazel (R.) & Pérez De-Gregorio (J. J.).** Le complexe *Coenonympha*  
*glycerion* – *iphioides* : un modèle de spéciation par hybridation ? ..... **135**

---