

Distribution et conservation du Damier de la succise (*Euphydryas aurinia*) en Lorraine française (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*)

par ERIC SARDET (*) et Pierre-Alain BETREMIEUX (**)

Résumé

La régression inquiétante du Damier de la succise (*Euphydryas aurinia*) dans les pays limitrophes à la région Lorraine, a amené le Conservatoire des Sites Lorrains (association régionale de conservation du patrimoine naturel) à s'intéresser à sa distribution régionale et à son écologie (utilisation des habitats et des plantes-hôtes), afin de déterminer si une stratégie de conservation est nécessaire. Cette étude, réalisée en 2002 et 2003, a permis de recenser 139 sites, dont : 16 qui ne possèdent pas d'observations récentes (>1980) et 19 qui semblent avoir disparu (104 sites actuels). Ce papillon peut donc être considéré comme encore assez commun en Lorraine. Toutefois, on note une répartition très inégale en fonction des milieux : plus de 80% des effectifs se trouve sur des pelouses (plantes-hôtes : *Scabiosa columbaria*, *Knautia arvensis* et *Gentiana cruciata*) et il semble que *E. aurinia* régresse au niveau des prairies permanentes (plante-hôte : *Succisa pratensis*). Il apparaît que 56% des effectifs de ce papillon se trouve sur les sites gérés par le CSL (53% sur des pelouses et seulement 3% en prairies). En conséquence, nous détaillons des mesures de gestion compatibles avec sa conservation, basées sur nos suivis de terrain. Par ailleurs, des suivis de terrain mettent en évidence des fluctuations interannuelles de la densité des plantes-hôtes sur les pelouses, qui expliquent probablement les fluctuations d'effectifs du papillon.

Summary

The rather alarming decline of the Marsh fritillary *Euphydryas aurinia* in the countries close to the Lorraine region in the NE of France has raised interest to the local nature conservatory body (Conservatoire des Sites lorrains). In order to prepare a strategy to protect this butterfly it decided to assist to a survey on the distribution and the ecology of the species. This has been achieved in 2002 and in 2003. 139 sites have been monitored of which 16 had not been visited since 1980, 19 other ones did not seem to harbour *E. aurinia* anymore, remaining 104 habitats where the butterfly has been found. The species is still rather common in the Lorraine region but its distribution is scattered. More than 80 % of the colonies occur on dry chalk terrain and hillsides flowered by *Scabiosa columbaria*, *Knautia arvensis* and sometimes *Gentiana cruciata*. Only few habitats in rather wet prairies with *Succisa pratensis*, another food-plant of the species, have been uncovered. Those sites

are really endangered. About 56 % of the butterfly colonies are situated in places supervised by the above mentioned conservatory body and 53 % of them consist of limestone terrain, leaving only 3 % in the wet habitats with the devil's-bit scabious. Detailed measures of conservation based on field monitoring are proposed revealing tremendous fluctuations of the density of the host-plants, probably influencing the butterfly's frequency from year to year.

Mots-clés : *Euphydryas aurinia* (ROTTEMBURG, 1775), distribution, région Lorraine (France), écologie, conservation.

Introduction

Euphydryas aurinia (ROTTEMBURG, 1775) est un papillon protégé en France et inscrit à la Directive «Habitats-Faune-Flore» (annexe II) et à la Convention de Berne (annexe II).

Cette espèce se rencontre sur un vaste territoire s'étendant de la Corée au Maghreb, en passant par l'Asie tempérée et l'Europe (LAFRANCHIS, 2003). Elle est considérée comme vulnérable sur tout le continent européen (HEATH, 1981 ; VAN SWAAY *et al.*, 1998 ; WARREN, 1996). Il semble que *Euphydryas aurinia* soit plus particulièrement menacé dans les pays du nord et stable dans les pays du sud, où le statut est noté : «pas en danger ?» ou «mal connu» (WARREN *et al.*, 1994 ; WARREN, 1996). Effectivement, le Damier de la succise a disparu récemment du Luxembourg (Marc MEYER, com. pers.). Il semble également avoir disparu des Pays-Bas depuis 1992 (BINK, 1992 ; Ronny LEESTMANS, com. pers.) et il figure parmi les papillons de jour les plus sérieusement menacés de disparition en Wallonie (GOFFART *et al.*, 2001), où cette espèce s'est considérablement raréfiée à partir du début des années 1980 (FONTAINE *et al.*, 1983). Une estimation récente considère que seulement 10 à 12

(*) 78 rue de Metz, 57130 Rezonville, France. E-mail : e.sardet@free.fr

(**) Université Catholique de Louvain, unité d'écologie et de biogéographie, Croix du Sud 4-5, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgium. E-mail : pabetremieux@wanadoo.fr

populations subsistent en Wallonie (DELACRE *et al.*, 2004 ; DELACRE, 2004). Le Damier a disparu dans le reste de la Belgique : la dernière observation en Flandre remonte à 1959 (LAFRANCHIS, 2000 ; MAES *et al.*, 2001). En Allemagne, le Damier a régressé de 75% entre 1950 et 2002 (ANTHES, 2002). Les principales populations se situent en Bavière (EBERT, 1991) et en Sarre, en continuité avec les populations de Lorraine (RAINER, 2004). En Grande-Bretagne, on estime qu'en moyenne, au minimum 11,5% des stations disparaissent chaque décennie (WARREN, 1994). Toutefois, une étude plus fine dans le sud du Pays de Galles (Glamorgan) indique un taux d'extinction des stations compris entre 19 et 24% pour la période 1984-1993 (LEWIS *et al.*, 1997).

En France, le statut du Damier de la succise n'est pas très bien connu. LAFRANCHIS (2000) précise que le Damier est en régression et qu'il semble avoir disparu de la région parisienne. La carte de répartition indique que cette espèce est présente partout en France, à l'exception de la Corse. DUPONT (2001), dans son programme national de restauration pour la conservation des Lépidoptères diurnes, classe cette espèce «prioritaire pour la conservation, dont l'habitat est menacé dans une partie de son aire de répartition en France». La sous-espèce *Euphydryas a. aurinia* est considérée en «fort déclin» dans le domaine biogéographique atlantique et en «faible déclin» dans le domaine biogéographique continental (en régression dans les biotopes humides, par contre très commune sur les pelouses et prairies calcicoles). Les deux autres sous-espèces *E. a. provincialis* et *E. a. beckeri* semblent moins menacées (DUPONT, 2001).

Dans un tel contexte, il nous a semblé opportun de faire le point sur le statut assez flou de ce papillon en région Lorraine. Les entomologistes régionaux le considèrent aujourd'hui plutôt commun, mais en régression probable depuis les années 1980.

Le Conservatoire des Sites Lorrains [1] a lancé, en 2002 et 2003, une démarche pour étudier sa distribution en Lorraine, avec deux objectifs : (1) estimer les effectifs du Damier de la succise sur les 180 sites gérés par le CSL et à l'échelle de la Lorraine ; (2) définir une stratégie de conservation et développer des outils de gestion adaptés.

Cet article est tiré des rapports d'études suivants : BETREMIEUX (2003) et SARDET & BETREMIEUX (2004).

[1] Le CSL est une association de protection du patrimoine naturel.

Le Damier de la succise

Euphydryas aurinia appartient à la famille des *Nymphalidae*. La période de vol (papillon univoltin) en France se situe en (avril) mai-juin en plaine, en juin-juillet (août) en montagne (LAFRANCHIS, 2000).

Les œufs sont pondus par paquets de 20 à 60 sur la face inférieure des plantes-hôtes, plusieurs couches sont déposées successivement. D'après WARREN (1996), les premières pontes peuvent contenir jusqu'à 300 œufs, et d'après PORTER (1981), une ponte contient entre 45 et 600 œufs, et chaque femelle dépose une à deux pontes. Les plantes-hôtes diffèrent en fonction des régions de son aire de distribution. La diversité des plantes-hôtes amène certains auteurs à distinguer 8 sous-espèces pour ce papillon en France (MAZEL, 1982a, 1982b, 1984, 1986). Si l'on considère la typologie simplifiée de LAFRANCHIS (2000), on peut retenir l'existence de 4 sous-espèces en France : *E. a. aurinia*, *E. a. provincialis*, *E. a. beckeri* et *E. a. debilis*. Ainsi, dans le nord-est de la France, on trouve uniquement la sous-espèce nominative : *Euphydryas a. aurinia*. Trois plantes-hôtes appartenant à la famille des Dipsacacées sont connues en France, pour cette sous-espèce : la Succise des prés (*Succisa pratensis*), la Scabieuse colombaria (*Scabiosa columbaria*) et la Knautie (*Knautia arvensis*). En Suisse, la Gentiane jaune (*Gentiana lutea*) est également connue pour la sous-espèce *E. a. aurinia*, notamment dans le Jura (REY *et al.*, 2004), ce qui laisse penser que cette plante-hôte doit également être utilisée en France.

Les chenilles se développent en six stades. Elles sont grégaires jusqu'au cinquième stade et deviennent solitaires au dernier stade. Les nids de chenilles se développent au cours du mois de juin et se déplacent lorsque le pied de la plante-hôte est entièrement consommé. Les chenilles entrent en hibernation au quatrième stade, en septembre/octobre. Elles tissent alors un nid proche du sol, constitué d'une toile épaisse (GOFFART *et al.*, 2001 ; LAVERY, 1993). L'activité des chenilles reprend au

PLANCHE 1 : Illustrations du cycle biologique d'*Euphydryas aurinia*. (fig. 1) chrysalide, (fig. 2-3) femelle, (fig. 4) accouplement (femelle en haut), (fig. 5-6) pontes sur *Knautia arvensis*, (fig. 7-9) pontes sur une feuille de *Scabiosa columbaria* (avec différent gradient de maturité : œufs jaunes = ponte récente, œufs orangés : maturité intermédiaire, œufs vermillons : juste avant éclosion), (fig. 10) pontes sur une feuille de *Succisa pratensis*, (fig. 11) pelouses de la Réserve Naturelle de Montenach (57), avec gestion différentielle.



Fauche annuelle

Fauche 3-4 ans

printemps (mars/avril) où elles deviennent solitaires au dernier stade larvaire. Les chenilles se nymphosent fin avril, début mai, dans la végétation basse, et les adultes émergent au bout d'une quinzaine de jours (FOUILLET, 1996 in DE BOISSIEU, 2000).

Étude de la distribution

La collecte des données historiques et actuelles a été réalisée auprès des entomologistes régionaux (collections, carnets de terrains) et à partir de la bibliographie disponible. Par ailleurs, nous avons largement complété ces données par des prospections de terrain ciblées en 2002 et 2003, consistant à visiter les sites pendant la période de vol (et en évaluant la taille de la population quand l'espèce est présente). Pour cela, nous avons procédé à une sélection préalable, en privilégiant les sites présentant des zones où les plantes-hôtes sont connues ou susceptibles d'être présentes. Il est également possible de repérer les nids de chenilles grégaires de juin à fin août (peu de risque de confusion avec d'autres espèces). Pour les populations récentes, nous avons systématiquement évalué leur taille. La

même démarche a été réalisée pour les stations «historiques», par enquête auprès des auteurs, avec un degré de précision moindre (échelle semi-quantitative ramenée à des classes d'effectifs : rare [0 à 10 individus], assez rare [10 à 50 ind.], assez abondant [50 à 100 ind.], abondant [100 à 500 ind.], très abondant [500 à 1000], très très abondant [> 1000 ind.]).

Par cette démarche, nous espérons mesurer la dynamique de population du Damier de la succise mais également déterminer le rôle du CSL dans la conservation de cette espèce à l'échelle régionale.

Étude de l'écologie et de la biologie

Les traits de vie du Damier de la succise ont été étudiés dans plusieurs objectifs : (1) définir s'il y a un choix de la plante-hôte (espèce, taille et localisation), (2) mesurer les impacts des modes de gestion sur la survie de cette espèce (fauche agricole, fauche conservatoire, pâturage, évolution spontanée).

Pour cela, nous avons sélectionné plusieurs sites gérés par le CSL (tous localisés dans le département de la Moselle [57]), pour lesquels les modali-

TABLEAU 1. – Présentation des sites étudiés : plantes-hôtes, groupements écologiques et gestion

Site	Stations d'étude	Plantes-hôtes présentes	Groupements phytosociologiques*	Pratiques de gestion
Montenach	Pelouse pâturée	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i>	Pelouse mésophile typique OBt/OBh/OBo	Pâturage annuel en rotation sur 6 ha (pelouse partagée en 3 parties) 15 jours de pâturage par 1/3 (de juin à septembre). Charge-ment 400 à 500 brebis-jour/ha.
	Pelouse non pâturée 1	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i>	Pelouse mésophile ourléifiée OBo/OBt	fauche hivernale en rotation (fréquence 3-4 ans)
	Pelouse non pâturée 2 (sentier découverte)	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i>	Pelouse mésophile ouverte OBt/OBo	fauche hivernale (annuelle)
Obergaillbach	site 1 (pelouse)	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i> <i>Succisa pratensis</i>	Pelouse mésophile typique et pelouses marneuses à Molinie. OBt/OBa/CFPb	Fauche hivernale en rotation, par moitié (fréquence 3-4 ans)
	site 2 (prairie)	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i> <i>Succisa pratensis</i>	Prairies de fauche à colchique d'automne et à brome érigé. CFPt/OBa/CB	Fauche agricole (coupe entre le 15 et 30 juin) avec fauche de regain possible
Algrange	pelouse CSL	<i>Scabiosa columbaria</i> <i>Knautia arvensis</i>	Pelouses mésophiles OBu/OBh/OBa	pas de gestion antérieure (sauf incendies réguliers) site géré par CSL depuis seulement 2004
Ritzing	pelouse CSL	<i>Succisa pratensis</i>	Pelouse mésophile marno-calcaire/ Prairie tourbeuse à Molinie. CFP/Molinion	fauche hivernale en rotation (fréquence 3-4 ans)

* Avec :

- OBt : *Onobrychido vicifoliae*-*Brometum erecti*, sous-association typique (présence de *Scabiosa columbaria*)
- OBh : *Onobrychido vicifoliae* -*Brometum erecti*, sous-association à *Helianthemum nummularium* (présence de *Scabiosa columbaria*)
- OBo : *Onobrychido vicifoliae* -*Brometum erecti*, sous-association à *Origanum vulgare* (présence de *Knautia arvensis*)
- OBa : *Onobrychido vicifoliae* -*Brometum erecti*, sous-association à *Arrhenatherum elatius* (présence de *Knautia arvensis*)
- CFPb : *Colchico autumnalis*-*Festucetum pratensis*, sous-association à *Bromus erectus* (présence de *Knautia arvensis* et *Succisa pratensis*)
- CFPt : *Colchico autumnalis*- *Festucetum pratensis*, sous-association typique (présence de *Knautia arvensis* et *Succisa pratensis*)
- CB : *Chloro perfoliatae*-*Brometum erecti* (présence de *Succisa pratensis*)

tés de gestion sont connues et avec une ou plusieurs espèces de plantes-hôtes potentielles : les pelouses sèches de la Réserve Naturelle de Montenach, les pelouses marneuses et prairies d'Obergailbach, les pelouses d'Algrange et la pelouse marneuse de Ritzing (Tab. 1).

Résultats et Interprétations

Distribution du Damier de la succise en Lorraine française

Les données bibliographiques : un certain nombre de références bibliographiques (anciennes ou récentes) précisent des localités avec la présence d'*E. aurinia* et/ou le statut du papillon (LEESTMANS, 1985A, 1985B ; OLIGER, 1997 ; PERRETTE, 1986 ; PIERRAT, 1995 ; SAUSSUS, 1982 ; SAUSSUS & LEESTMANS, 1983 ; WEISS, 1979, 1985). Ainsi, WEISS (1985) considère ce papillon comme non menacé (classification en 4 catégories : espèces menacées ou disparues, espèces vulnérables, espèces peu courantes qui pourraient être mises en danger dans le futur et espèces non menacées). D'après OLIGER (1997), cette espèce était commune partout dans la région de Nancy, sur les friches sèches ou humides, entre 1950 et 1970. PIERRAT (1995) précise que dans le département des Vosges, «*L'espèce existe en peuplement presque continu sur l'ensemble du sud du massif, sur tout type de terrain, sur l'adret comme l'ubac. Elle marque cependant une nette préférence pour les mouillères, où les populations sont plus denses. Elle est présente dans presque tous les biotopes prospectés, sauf en altitude, et ne semble pas dépasser 950-1000 m. En deçà de 400 m d'altitude, le fort développement de l'agriculture diminue de beaucoup la fréquence des espèces. Nous avons tout de même pu observer E. aurinia sur le terrain militaire de Rambervillers, évidemment non traité, ainsi que le long du cours de la Moselle, en aval d'Epinal*» et il ajoute «*Ses biotopes méritent d'être protégés, ce qui de plus préserverait bon nombre d'espèces d'intérêt équivalent*». Enfin, d'après LOUIS PERRETTE, André CLAUDE et Jean-Claude WEISS (com. pers.), le Damier de la succise était une espèce commune, voire très commune des prairies, il y a seulement trente ans.

Distribution actualisée : au total nous avons réuni **445 observations du Damier de la succise réparties, sur 139 sites distincts, entre 1905 et 2003**. Nous appelons un site : «une population de Damier séparée au moins de 1 km, par des milieux défavorables, avec la population la plus proche». La répartition chronologique des observations est

très inégale, avec 68% des observations réalisées entre 1990 et 2003 (avec un pic en 2002 et 2003, correspondant au cadre de cette étude, représentant 32% des observations totales).

La Fig. 1 présente la répartition cartographique des localités de Damier de la succise en Lorraine. Nous distinguons les observations «anciennes» (antérieures à 1980) des observations récentes (>1980). De plus, un symbole supplémentaire désigne les localités où l'espèce a très probablement disparu.

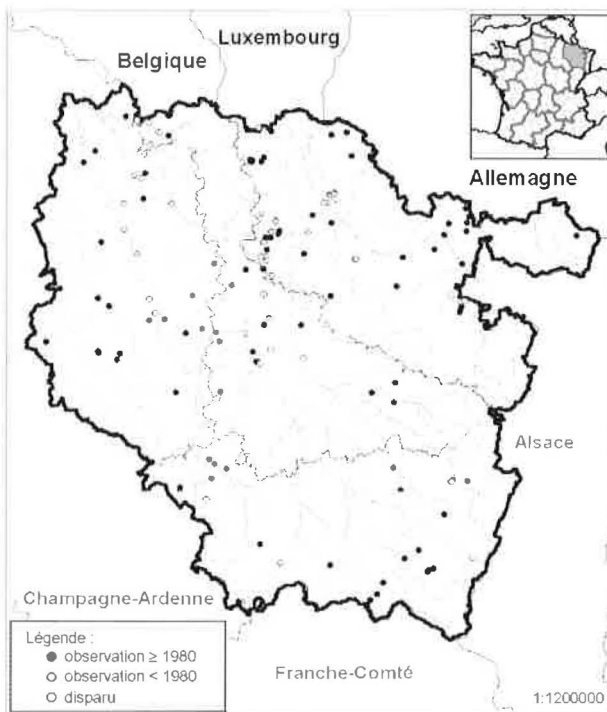


Fig. 1 : Carte de distribution du Damier de la succise en Lorraine (mise à jour avril 2004).

Sur les **139 sites connus en Lorraine**, le Damier de la succise n'a pas été observé après 1980 sur 16 sites et **semble avoir définitivement disparu de 19 sites**. En conséquence, nous possédons des observations récentes (> 1980) sur **104 sites**.

Un grand nombre de stations nouvelles a été découvert lors de ces deux dernières années (une trentaine), ce qui laisse supposer que sa distribution actuelle est encore sous-estimée.

Dynamique de régression du Damier de la succise : elle reste difficile à apprécier, dans la mesure où toutes les stations historiques (< 1980) n'ont pas été contrôlées. Parmi les 16 stations où la disparition du papillon est avérée, plusieurs situations se présentent : le milieu a été détruit (par ex. embroussaillage ou plantations de pins sur les pelouses, reconversion agricole de prairies de fauche...) ou le milieu existe encore mais les pratiques agricoles ne sont plus compatibles avec la biologie de l'espèce

(intensification). Par ailleurs, sur plusieurs pelouses, il n'est pas certain que le Damier de la succise était réellement implanté (seulement quelques individus observés une seule année). En conséquence, il est encore prématuré de mesurer précisément une régression chorologique (fortement pressentie) de cette espèce. Le nombre de données historiques reste assez faible et d'autre part, leur localisation est souvent approximative, rendant difficile un contrôle postérieur.

Typologie des milieux fréquentés : nous avons déterminé 4 catégories de milieu. (1) Les pelouses sèches, en considérant que les plantes-hôtes sont uniquement *Scabiosa columbaria* et *Knautia arvensis*, (2) les prairies (sur *Succisa pratensis* uniquement), (3) les friches et (4) (?) les sites pour lesquels nous ne possédons pas l'information sur la nature des plantes-hôtes utilisées.

D'après la Fig. 2, les pelouses sèches représentent 55% des sites de présence du Damier, mais accueillent plus de **80% des effectifs totaux** connus en région Lorraine. Il est important de constater que *E. aurinia* se trouve principalement sur les pelouses mésophiles appartenant au *Mesobromion*, très peu de populations existent sur les pelouses xérophiles du *Xerobromion*.

Respectivement, les prairies représentent **37% des sites et seulement 19% des effectifs totaux**. Cette tendance s'explique par des populations souvent de faibles tailles sur les prairies agricoles, très rarement supérieures à 20 individus.

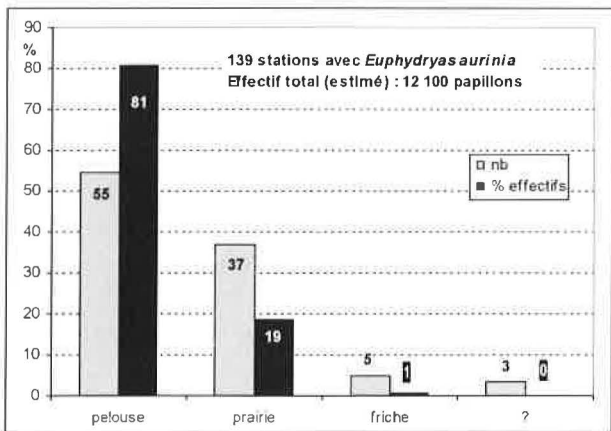


Fig. 2 : Répartition des sites et des effectifs en fonction du milieu.

Écologie et biologie

Période de vol et comportements : à partir des 423 observations datées de manière précise (entre 1947 et 2003), nous constatons que la période de vol principale se situe entre le 5 mai et le 15 juin (Fig. 3).

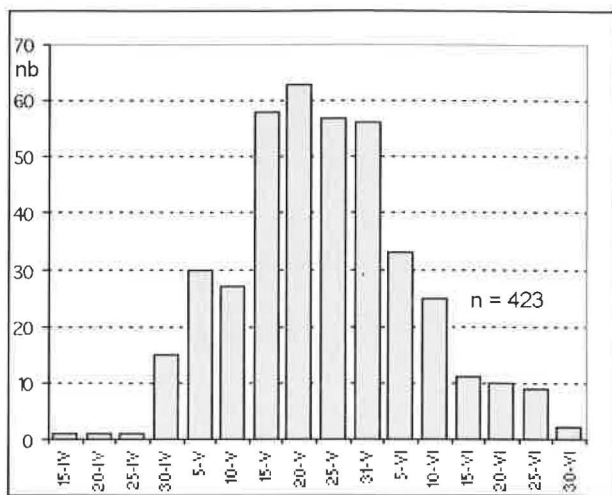


Fig. 3 : Fréquence des observations du Damier de la succise en région Lorraine, entre 1947 et 2003.

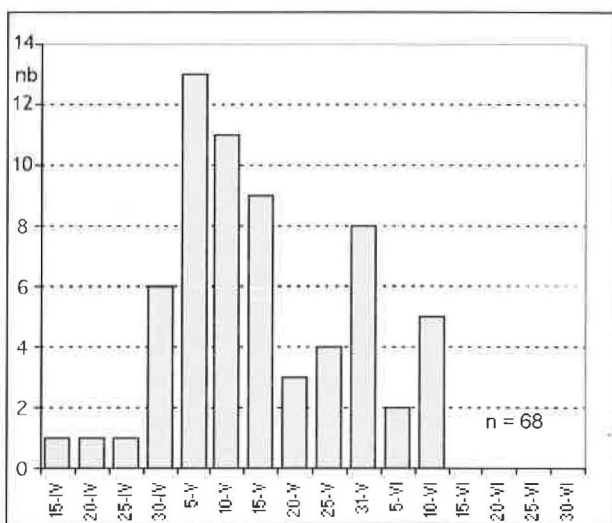


Fig. 4 : Fréquence des observations du Damier de la succise en région Lorraine, pour l'année 2003.

Nous avons observé un décalage important pour l'année 2003 (Fig. 4), avec les premiers adultes du Damier de la succise observés le 16 avril (Gennaro COPPA, com. pers.), sur la pelouse sèche d'Arnville (54). Ces émergences précoces s'expliquent par un printemps particulièrement ensoleillé et chaud.

D'autre part, nous avons suivi 35 individus (17 ♀♀ et 18 ♂♂) entre le 14 et le 20 mai, sur les sites de Montenach et d'Obergailbach, afin de déterminer les activités comportementales des papillons. On estime ainsi, que 59% du temps diurne est consacré au repos (les papillons sont posés sur la végétation, ailes écartées perpendiculairement au soleil), 23% au vol (dont 6% sont des vols d'interaction avec des Damiers ou d'autres espèces de papillon) et 18% est consacré à l'alimentation. Les déplacements ne sont jamais très importants et les mâles ont des comportements territoriaux. En moyenne, un mâle parcourt 170 m en une heure

contre 100 m pour une femelle (le surplus des femelles gravides peut expliquer – partiellement – qu’elles parcourent des distances inférieures).

Choix de la plante-hôte et stratégie de ponte : au cours des études en 2003, nous avons étudié plus particulièrement la stratégie de ponte du Damier de la succise en fonction de la disponibilité des plantes-hôtes (BETREMIEUX, 2003). Au total, **190 pontes** ont été localisées et suivies, sur 4 sites de Moselle (Tab. 2).

TABLEAU 2. – Répartition des pontes en fonction des plantes-hôtes disponibles, par site

Site	Plantes-hôtes disponibles	Nb de pontes	%
Montenach (57)	<i>Knautia arvensis</i>	43	65
	<i>Scabiosa columbaria</i>	23	35
Obergaibach (57)	<i>Succisa pratensis</i>	42	100
	<i>Knautia arvensis</i>	-	-
	<i>Scabiosa columbaria</i>	-	-
Algrange (57)	<i>Knautia arvensis</i>	1	2
	<i>Scabiosa columbaria</i>	60	98
Ritzing (57)	<i>Succisa pratensis</i>	22	100

Le site d’Obergaibach demeure le plus intéressant, cette pelouse marneuse présente les 3 plantes-hôtes de la famille des Dipsacacées : *Succisa pratensis*, *Scabiosa columbaria* et *Knautia arvensis*. Elles sont toutes les trois abondantes, on peut donc écarter le facteur de la disponibilité dans le choix des plantes par le papillon. Par ailleurs, on peut préciser que la Succise n’est présente qu’en «taches» sur les pelouses, correspondant à des loupes marneuses hygromorphes, où elle est alors très abondante. Au total, 64 pontes ont été trouvées, exclusivement sur la Succise (Tab. 2).

Sur les pelouses typiques, la Succise est absente, en conséquence les femelles d’*E. aurinia* ont à leur disposition la Knautie et la Scabieuse. Pour étayer

l’hypothèse d’un choix de la plante-hôte par le papillon, nous avons confronté la disponibilité des plantes-hôtes avec la distribution des pontes.

Pour mesurer la disponibilité des plantes, nous avons lancé un quadrat d’1 mètre × 1 mètre, 30 fois, et de manière aléatoire, sur les trois pelouses échantillonnées de la Réserve Naturelle de Montenach (57).

Enfin, nous avons systématiquement mesuré la densité de la Knautie et de la Scabieuse par m², pour chaque ponte repérée (Tab. 3 et Fig. 5).

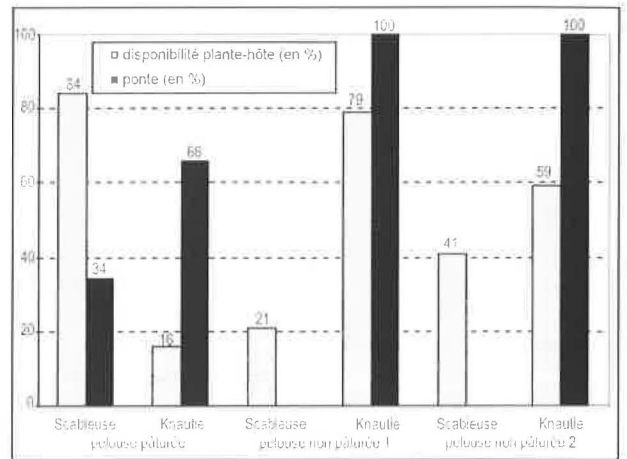


Fig. 5 : – Choix de la plante-hôte par les femelles d’*Euphydryas aurinia*, sur 3 sites de la Réserve Naturelle de Montenach.

Premièrement, on constate que la densité des plantes-hôtes semble jouer un rôle assez prépondérant, tout au moins pour *Knautia arvensis*. Pour cette dernière, on note en moyenne et respectivement sur les trois pelouses étudiées, 55,4%, 5% et 40,5% de pieds en plus (/m²) sur les zones de pontes par rapport à l’échantillonnage aléatoire (Tab. 3). Cette tendance est nettement moins marquée pour *Scabiosa columbaria*.

D’autre part, on note une nette préférence des femelles du Damier pour la Knautie, choix radical sur les pelouses non pâturées (100% des pontes sur

TABLEAU 3. – Disponibilité des plantes-hôtes (par m²) de la Scabieuse et de la Knautie sur la Réserve Naturelle de Montenach, au niveau des zones de pontes et par tirage aléatoire

pente/exposition	Pelouse pâturée		Pelouse non pâturée 1		Pelouse non pâturée 2	
	30° / SW		10° / SW		20° / SE	
plante hôte	<i>Scabiosa columbaria</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>	<i>Knautia arvensis</i>
Répartition des pontes (en nb et en %)	12 34%	23 66%	0 0	12 100%	0 0	19 100%
(1) densités des plantes sur zones de ponte (en nb/m ² et en %)	4,15 /m ² 78%	1,15 /m ² 22%	1,00 /m ² 22%	3,60 /m ² 78%	4,18 /m ² 34%	8,29 /m ² 66%
(2) disponibilité (tirages aléatoires) (en nb/m ² et en %)	3,90 /m ² 84%	0,74 /m ² 16%	0,93 /m ² 21%	3,43 /m ² 79%	4,13 /m ² 41%	5,90 /m ² 59%
Différence entre (1) - (2) (en %)	+ 6,4%	+ 55,4%	+ 7,5%	+ 5%	+ 1,2%	+ 40,5%

Knautia arvensis). Sur la pelouse pâturée, la préférence pour *Knautia arvensis* est également très explicite, avec 66% des pontes pour 1,15 Knauties/m² contre 34% des pontes pour 4,15 Scabieuses/m².

D'après ces résultats, on peut avancer l'hypothèse que les femelles d'*E. aurinia* procèdent à un choix de l'espèce de plante-hôte. Ainsi, quand les trois plantes-hôtes de la famille des Dipsacacées sont disponibles, les œufs sont exclusivement déposés sur *Succisa pratensis*. Sur les pelouses avec seulement *Knautia arvensis* et *Scabiosa columbaria*, on constate une nette préférence pour la Knautie.

Choix préférentiel de la plante-hôte : *Succisa pratensis* > *Knautia arvensis* > *Scabiosa columbaria*

Par ailleurs, nous avons trouvé une quatrième plante-hôte (nouvelle pour la France) : la Gentiane croisettes (*Gentiana cruciata*, Gentianacées). Cette découverte a été réalisée au cours d'une étude sur l'Azuré de la croisettes (*Maculinea rebeli*) en 2003. Nous avons constaté une «concurrency» possible du Damier de la succise avec *Maculinea rebeli* sur 3 sites distincts (PERRU, 2003 ; PERRU & SARDET, 2005) (Planchie 2, Fig. 1-6). En effet, les nids du Damier de la succise forment rapidement une gaine autour des sommités florales de la Gentiane, compromettant la survie des chenilles du *Maculinea* (qui ne peuvent se laisser tomber au sol pour poursuivre leur cycle biologique dans une fourmière hôte). L'utilisation de la Gentiane croisettes par le Damier n'était connue que de l'Allemagne, dans le Baden-Württemberg (HAFNER, 2001 com. pers., in ANTHES, 2002 et ANTHES *et al.*, 2003).

Il est fort probable que l'utilisation de *Gentiana cruciata* comme plante-hôte par le Damier de la succise soit généralisée en France, au moins où les deux espèces cohabitent. Nous avons d'ailleurs fait une observation similaire de plusieurs Gentianes croisettes «parasitées» par *E. aurinia* sur la commune de Cervières (département des Hautes-Alpes), à 1780 m d'altitude, le 16/08/2004 (Eric SARDET & Séverine PERRU, obs. pers.).

Toutefois, l'utilisation de la Gentiane croisettes en Lorraine reste très marginale, dans la mesure où cette plante est excessivement rare : 9 stations sont actuellement connues (PERRU, 2003 ; PERRU & SARDET, 2005).

Description des pontes : la taille des pontes est très variable, de quelques œufs à plus de 350 œufs. Ainsi, on ne peut pas réellement comparer la taille moyenne en fonction de la plante-hôte (variabilité trop élevée). Néanmoins, on observe le maximum des pontes sur la Scabieuse et la Succise dans la

tranche [100-150] œufs (respectivement 32% des pontes sur la Scabieuse, avec n = 79 pontes et 27% sur la Succise, avec n = 64). Pour la Knautie, le maximum se situe dans la tranche [50-100] œufs (26% des pontes, avec n = 46).

La hauteur de la ponte [2] est étroitement corrélée à la taille de la feuille de la plante-hôte. Dans le cas de la Scabieuse et de la Knautie (Fig. 6-7), la hauteur des pontes est expliquée à 70% par la hauteur de la feuille. En outre, il est important de noter la variabilité entre les deux sites étudiés : sur le site de Montenach, 50% des œufs sont pondus à moins de 5 cm de la base de la feuille, tandis que sur le site d'Algrange, 52% des pontes se situent entre 5 et 9 cm (et aucune ponte n'a été trouvée à moins de 3 cm).

Dans le cas de la Knautie (Fig. 7), la majorité des pontes se situe entre 0 et 7 cm (75%), pour le site d'étude de Montenach.

Enfin, nous constatons une plus grande variabilité de la hauteur de ponte sur les pieds de Succise (R² = 36% pour le site de Ritzing et 38% pour le site d'Obergailbach) (Fig. 8). Sur le site d'Obergailbach, 79% des pontes se trouvent entre 0 et 9 cm, contre seulement 19% à Ritzing dans le même intervalle de hauteurs.

Ces premiers résultats nous amènent à constater :

- (1) la hauteur de ponte varie en fonction de la hauteur de la feuille, puisque dans plus de 60% des observations, la ponte se situe au 2/3 supérieur de la feuille ;
- (2) En conséquence, la hauteur de la ponte varie en fonction des plantes-hôtes, les feuilles de Succise sont plus grandes que les feuilles de Knautie, elles-mêmes plus grandes que les feuilles de Scabieuse ;

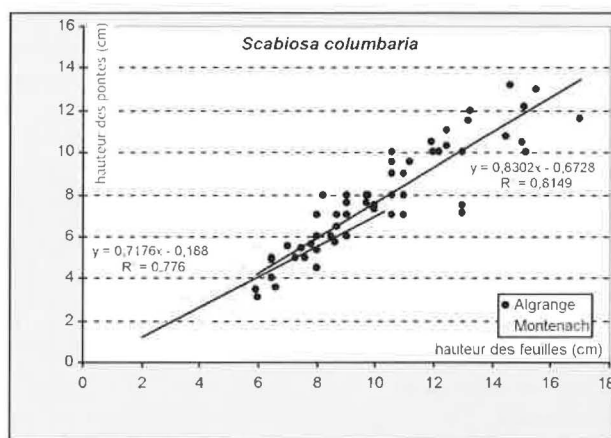


Fig. 6 : Hauteur des pontes sur *Scabiosa columbaria*, en fonction de la hauteur de la feuille et du site d'étude (Montenach [n = 20] et Algrange [n = 59]).

[2] La hauteur de ponte est la distance (en cm) entre la base de la feuille et le centre de la ponte.

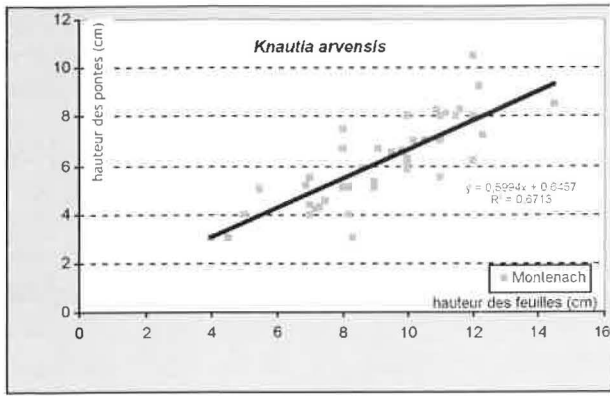


Fig. 7 : Hauteur des pontes sur *Knautia arvensis*, en fonction de la hauteur de la feuille (site de Montenach, avec $n = 46$).

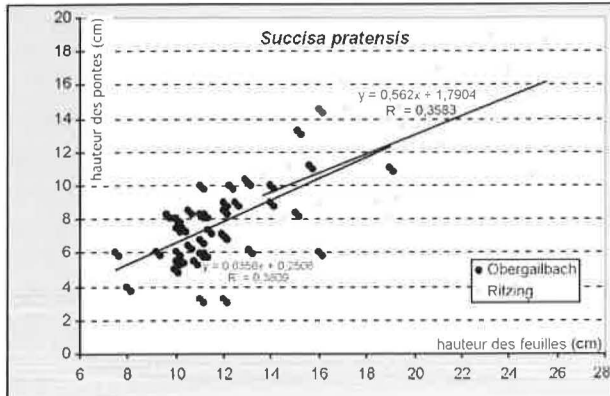


Fig. 8 : Hauteur des pontes sur *Succisa pratensis*, en fonction de la hauteur de la feuille et du site d'étude (Obergailbach [$n = 43$] et Ritzing [$n = 21$]).

- (3) Néanmoins, il est très important de noter une grande variabilité inter-sites pour une même plante-hôte.

Déplacement des chenilles à la recherche d'une nouvelle plante nourricière : nous avons suivis les déplacements des chenilles de 52 nids sur *Succisa pratensis* (33 sur le site d'Obergailbach et 19 sur le site de Ritzing) et 53 nids sur les pelouses de Montenach (sur Scabieuse et Knauties), dans l'objectif de mesurer l'influence sur le comportement des chenilles (1) du milieu et de la nature de la plante-hôte et (2) de la taille et de la densité des plantes-hôtes.

En toute logique, nous avons constaté que la fréquence des déplacements est étroitement liée à la taille des plantes-hôtes. Les chenilles sur Scabieuse et Knautie doivent changer plus souvent de plante nourricière que les chenilles sur Succise. En effet, 58% des chenilles sur Succise se sont développées sur la plante d'origine de la ponte, tandis que tous les nids sur Scabieuses et Knauties se sont déplacés au moins une fois (35% des chenilles changent au moins une fois de plante-hôte, 34% au moins deux fois et 25% au moins 3 fois, nous avons observé un même nid de chenilles changer 5 fois de plante

nourricière). Nous avons également noté une tendance à la division du nid initial plus élevée sur *Scabiosa columbaria* (un peu plus de 30% des nids se sont dissociés au cours du premier déplacement, contre 23% sur *Knautia arvensis* et 9,6% sur *Succisa pratensis*).

Ces déplacements ont pour conséquence directe une mortalité des chenilles plus élevée, et d'autant plus si les distances à parcourir entre deux plantes-hôtes dépassent 40 cm. De ce point de vue, il est clair que le choix de la plante-hôte (espèce et taille) et de sa localisation (abondance ou non de pieds à proximité de la plante nourricière d'origine) va fortement influencer le taux de survie des chenilles.

Nous avons noté une certaine plasticité du régime alimentaire des chenilles, un nid situé sur *Knautia arvensis*, ne colonise pas exclusivement un nouveau pied de *Knautia arvensis*. Les chenilles peuvent aussi bien se déplacer sur un pied de *Scabiosa columbaria* et nous avons également observé des nids de chenilles sur *Sanguisorba minor*, *Cirsium acaule* ou encore de jeunes *Prunus spinosa*.

Enfin, nous avons suivi le comportement des chenilles lors des déplacements vers une nouvelle plante-hôte. On observe alors des petits groupes de chenilles, empruntant des chemins divergents en «éclaireurs». Elles s'éloignent de quelques cm à plusieurs dizaines de cm du nid communautaire, avant de revenir, en empruntant exactement les mêmes chemins. Après ce repérage, on observe un départ massif des chenilles en petites colonnes (Planche 2, fig. 7). C'est précisément à cette étape où des groupes se forment en empruntant des directions différentes ; ils aboutiront à la formation de plusieurs nids secondaires (2 ou 3).

Impacts des pratiques de gestion

Impact de la fauche : nous distinguons deux types de fauches : (1) la fauche agricole, avec un objectif productiviste, la fréquence est de une à deux coupes par an (entre juin et août) ; (2) la fauche conservatoire, mode de gestion visant à satisfaire des objectifs de conservation biologique.

Les modalités de gestion par site sont rappelées dans le Tab. 1.

Les suivis réalisés sur les 19 nids du site de Ritzing, montrent ou confirment, que la fauche conservatoire hivernale et en rotation permet le maintien optimal du Damier de la succise (fig. 9). Sans intervention de gestion au cours du développement estival des chenilles, on note seulement la perte de 3 nids.

En revanche, **la fauche agricole des deux prairies d'Obergailbach aboutie à une mortalité de**

100% des 33 nids suivis. Plusieurs facteurs sont impliqués : (1) tout d'abord la fauche mécanique réalisée par un agriculteur, est, de loin, le principal facteur de destruction des nids. On estime la destruction des nids à 90% après le passage de l'agriculteur, avec une barre de coupe réglée à environ 4 cm du sol. De plus, on constate que les 10% de chenilles rescapées sont mortes quelques jours après la fauche. Cette mortalité post-fauche s'explique en partie par la dessiccation des chenilles (suppression du couvert végétal) mais également par la diminution brutale des ressources trophiques. Les feuilles de *Succise* partiellement coupées sèchent très rapidement et ne sont plus consommables par les chenilles. (2) Par ailleurs, il est nécessaire de rappeler les conditions climatiques très particulières en 2003, comprenant une longue période de sécheresse d'avril à septembre. Ce facteur peut expliquer la mortalité prématurée de nids dès le mois de juin sur le site d'Obergailbach. Effectivement, le couvert végétal sur les prairies de fauche est moins dense que sur le site de Ritzing, pouvant être à l'origine d'une mortalité plus élevée à Obergailbach. Ces différences de conditions édaphiques sont indirectement liées aux modes de gestion. Ainsi, la probabilité de survie des nids de chenilles sur les prairies agricoles est plus faible, et même si les prairies n'avaient pas été fauchées en 2003.

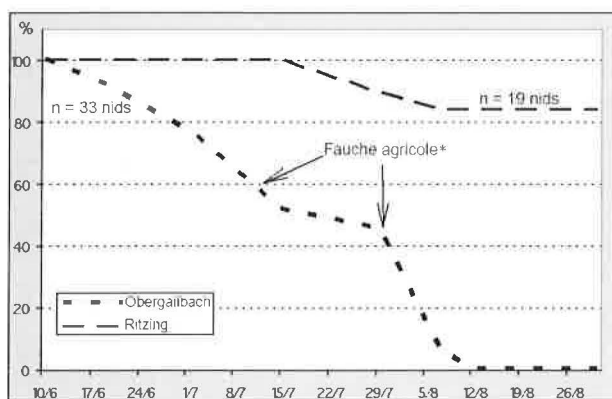


Fig. 9 : Evolution de la mortalité des nids de chenilles sur les prairies de Ritzing et d'Obergailbach (année 2003).

(*) La prairie n'a été fauchée qu'une seule fois, mais en deux passages successifs partiels.

Impact du pâturage ovin : nous avons suivi 27 nids sur une pelouse pâturée et 30 nids en pelouses non pâturées (15 nids sur la pelouse adjacente à la pelouse pâturée [pelouse 1] et 15 nids sur la pelouse du «sentier de découverte» [pelouse 2]).

Tout d'abord, rappelons les modalités du pâturage. La pelouse pâturée est divisée en 3 parcelles de 0,75 ha, pâturées en été et en rotation par une vingtaine de moutons, 12 jours par parcelle.

Le pâturage a débuté seulement en 2002 et n'a été réalisé que partiellement en 2003. En effet, une

seule parcelle a été pâturée quelques jours avant de retirer définitivement les moutons, pour limiter les risques sanitaires induits par la sécheresse printanière (et estivale) très marquée en 2003.

Ainsi, il n'a pas été possible d'évaluer l'impact direct du pâturage, soit l'action mécanique du piétinement et de l'abrouissement sur les nids de chenilles, ou encore la concurrence trophique... En revanche, il a été possible de mesurer les effets indirects, soit les conséquences de la modification de la structure végétale. Effectivement, le pâturage estival en 2002, suivi d'un printemps très sec, a généré des pelouses rases, exposant les chenilles à une insolation plus importante. En conséquence, la totalité des chenilles suivies dans les 27 nids est morte avant la fin du mois d'août (fig. 10). Cette mortalité s'explique, d'une part, par la sensibilité des chenilles à la dessiccation, nous avons observé les premières chenilles desséchées dès la fin du mois de juin. Par ailleurs, les conditions édaphiques plus sèches, à la suite du pâturage (suppression partielle du couvert végétal et de la litière), se traduisent par des plantes-hôtes plus petites, contraignant les nids de chenilles à se déplacer plus pour se nourrir, ce qui multiplie les risques de mortalité.

Ces résultats sont confirmés par les suivis sur les deux pelouses non pâturées, sur lesquelles 40% des chenilles étaient encore vivantes à la fin du mois d'août.

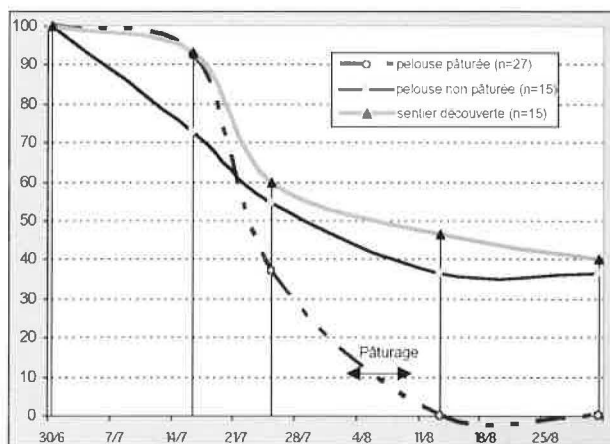


Fig. 10 : Taux de survie des nids de chenilles sur les pelouses pâturées et non pâturées de la réserve Naturelle de Monténach (année 2003).

Encore une fois, ces résultats ne peuvent être considérés comme définitifs, au regard de la longue période de sécheresse, inhabituelle en Lorraine. De plus, l'exposition de la pelouse pâturée est légèrement plus défavorable (pente plus importante) que les pelouses non pâturées. Il sera nécessaire de reproduire cette expérience lors d'une année «normale».

Le pâturage n'est pas le seul facteur de mortalité des chenilles, dans la mesure où 50% des chenilles situées hors zone pâturée sont mortes avant la fin du mois d'août. Néanmoins, c'est un facteur aggravant indéniable, et plus particulièrement dans le cas d'une année sèche et très chaude.

Discussion

Distribution du Damier de la succise en Lorraine française

Ces premiers résultats sont encourageants dans un sens : en seulement deux années de recherches ciblées, nous avons trouvé une trentaine de nouvelles stations – laissant supposer que de nombreuses stations d'*Euphydryas aurinia* restent à découvrir. Avec une centaine de stations où le Damier est bien présent (sur 139 stations recensées), on peut considérer que son statut actuel n'est pas alarmant. Si nous avons constaté des extinctions avérées (19 stations), il n'est pas possible de conclure à un déclin «statistique» du Damier de la succise, nous manquons de recul. Cette étude constitue la première étape d'un monitoring qui devrait permettre de conclure sur sa dynamique dans les années à venir.

Cependant, les témoignages des lépidoptéristes lorrains laissent entendre que cette espèce est bien moins commune qu'autrefois. À cela s'ajoutent les situations plutôt préoccupantes des pays limitrophes (Belgique, Luxembourg et Allemagne), où le Damier connaît un déclin très inquiétant. Enfin, nos observations de terrain ont clairement démontré l'incompatibilité des pratiques agricoles avec la biologie de cette espèce. Le Damier régresse de manière certaine en paysage agricole et même si les effectifs en «pelouses» sont élevés et a priori stables, une stratégie de conservation nous paraît nécessaire et urgente pour la «forme des prairies».

Cette actualisation sur la répartition du Damier de la succise en Lorraine constitue un outil indispensable pour la mise en place d'un monitoring. Sur cette base, un bilan dans 10 ans (par exemple) permettrait, cette fois-ci, de mesurer précisément la dynamique de ce papillon.

Enfin, 2 nouvelles stations ont été découvertes en 2004, 4 autres en 2005 et des recherches historiques (témoignages et collections) ont permis de trouver 7 stations.

Écologie et biologie

Premièrement, l'ensemble de nos observations permet une hiérarchisation entre les plantes-hôtes utilisées par les femelles d'*E. aurinia*. En présence

de *Succisa pratensis*, *Knautia arvensis* et *Scabiosa columbaria* en densités élevées sur un même site, les femelles pondent exclusivement sur *Succisa pratensis*. D'autre part, en présence de *Knautia arvensis* et *Scabiosa columbaria*, nous avons constaté une préférence pour *Knautia arvensis*. Quant à *Gentiana cruciata*, une étude spécifique devra être menée pour déterminer son attractivité par rapport à la Scabieuse et la Knautie (deux sites d'étude en Lorraine).

La majorité des auteurs estime que la densité et la taille des plantes-hôtes (*Succisa pratensis*) sont des facteurs déterminants pour la ponte des œufs (GOFFART *et al.*, 1996 ; PORTER, 1982 ; ANTHES *et al.*, 2003). Ainsi, ils concluent que les femelles de Damier choisissent au préalable les plantes-hôtes les plus robustes dans les zones présentant de fortes densités. D'après ANTHES *et al.* (2003), la densité des plantes-hôtes explique 44% de la variabilité des densités de nids de chenilles sur 24 sites étudiés dans les pré-Alpes allemandes (à partir d'une régression linéaire). En revanche, DE BOISSIEU (2000), qui a mené une étude en Bretagne (Succise uniquement), estime que ces deux critères ne sont pas déterminants, il précise cependant que l'échantillonnage n'est peut-être pas assez représentatif. Par ailleurs, WARREN (1986) a également observé des pontes sur des pieds de Succise particulièrement petits, dans le sud de l'Angleterre.

Nous n'avons pas mis en place un protocole systématique pour confronter la disponibilité de la plante-hôte avec les stations, sauf sur les pelouses de la Réserve Naturelle de Montenach. Sur ce site, il semble effectivement que les femelles pondent leurs œufs sur les zones où les plantes-hôtes présentent des densités élevées. En revanche, nous sommes réservés sur le fait que les femelles choisissent la plante-hôte ou encore la feuille où sont déposés les œufs, en fonction de leur taille. En effet, les sites étudiés avec *Succisa pratensis* présentent tous des densités élevées de plantes. Cependant, de nombreuses pontes ont été trouvées sur des petites plantes, présentant moins de 15 feuilles, alors que la majorité des pieds de Succise alentours, tout à fait accessibles par les femelles, présentaient plus de 30 feuilles. Ce constat est également valable pour *Scabiosa columbaria* et *Knautia arvensis*. Si les femelles choisissent réellement la plante-hôte pour assurer la survie des chenilles, il paraît étrange de trouver jusqu'à 3 pontes sur une même feuille (Planche 1, fig. 7-10), quand la plante-hôte est largement répandue. Un dernier exemple nous laisse penser que le choix de la feuille et de la plante semble avant tout opportuniste : le site de Montenach. Pour un effort de prospection semblable et des surfaces comparables,

TABLEAU 4. – Évolution de la fréquence (en %) de *Scabiosa columbaria* en fonction du mode de gestion, sur les pelouses de Jezainville (54)

Mode de gestion	N° de dispositif de suivi	Fréquence (%) de <i>S. columbaria</i> / années			
		1999	2000	2001	2004
témoins (sans gestion)	1	64	78	32	27
	2	36	56	46	8
gestion par pâturage ovin	3	24	60	58	23
	4	14	44	36	35

nous avons trouvé plus de pontes (35) sur les pelouses pâturées, où les plantes-hôtes sont plus petites et moins denses que sur les deux autres pelouses non pâturées (12 et 19 pontes). De plus, la partie pâturée est directement en contact avec des pelouses non pâturées, où les plantes sont plus robustes et donc à priori plus favorables pour le Damier. L'analyse des déplacements des chenilles montre clairement que la nature et la densité des plantes-hôtes conditionnent directement la survie des chenilles. Les chenilles sur *Succisa pratensis* changent une à deux fois de plantes-hôtes, tandis que les chenilles sur *Knautia arvensis* et *Scabiosa columbaria* renouvellent entre 3 et 5 fois leur plante pour satisfaire leurs besoins trophiques. Sur les sites étudiés, 42% des nids sur *Succisa pratensis* se sont déplacés au moins une fois (en juin/juillet) et 100% des nids sur les pelouses sèches (Knautie et Scabieuse) ont effectué au moins un déplacement au mois de juin. En comparaison, ANTHES *et al.* (2003) ont noté seulement 5 déplacements sur 182 nids suivis (soit 2,7%), sur *Succisa pratensis*.

L'ensemble de ces données éco-éthologiques nous amène à relativiser le choix par les femelles, de la plante sur laquelle les œufs sont pondus. Si les femelles devaient choisir la plante pour assurer une survie optimale des chenilles, elles délaisseraient les Scabieuses au profit des Knauties sur le site de Montenach, limitant ainsi les recherches de nouvelles plantes-hôtes, à l'origine d'un risque de mortalité plus élevé des chenilles.

Enfin, il est important de souligner qu'il est tout à fait normal d'observer une mortalité élevée des chenilles. En effet, 100 pontes (ce qui peut se trouver sur seulement un hectare de pelouse) avec en moyenne 150 œufs, donneraient l'année suivante 15.000 papillons, qui eux même donneraient 2.250.000 papillons l'année suivante (sans le facteur limitant de la plante-hôte)...

Cette dernière réflexion, nous amène également à évoquer la prédation exercée par les chenilles sur les plantes-hôtes et plus particulièrement sur les pelouses où nous avons constaté la nécessité pour elles, de changer fréquemment de plante-hôte. La défoliation complète par les chenilles, ne permet pas aux plantes-hôtes d'accomplir leur cycle de

reproduction, ce qui peut finir par amener une diminution progressive de la densité des plantes-hôtes d'une année sur l'autre. Cette hypothèse pourrait d'ailleurs expliquer les fluctuations d'effectifs du Damier de la succise, fortement tributaire de la disponibilité trophique (indépendamment du parasitisme que nous n'avons pas mesuré). De plus, cette régulation pourrait être à l'origine de déplacements du Damier de la succise vers d'autres sites, en réponse à une densité de papillons trop élevée en rapport avec la disponibilité en plantes-hôtes. Ce dernier point a été récemment étudié avec *Melitaea cinxia* (ENFJALL *et al.*, 2005), les auteurs démontrent qu'il y a un effet positif de la densité des papillons sur le taux de dispersion.

Par ailleurs, un suivi botanique sur la pelouse sèche de Delme (57), gérée par le CSL par pâturage ovin extensif, montre une régression importante de *Scabiosa columbaria*, sur une zone témoin non pâturée (où des nids d'*E. aurinia* sont observés régulièrement). Entre 2002 et 2004, la fréquence de cette plante est passée de 72% à 15% (CSL, 2005). Un autre exemple (Tab. 4) présente les résultats des suivis botaniques entre 1999 et 2004 (CSL, 2005) des pelouses du site de Jezainville (54), deux tendances se dégagent sur l'évolution de la fréquence de *Scabiosa columbaria* :

- (1) sur les 2 dispositifs non pâturés (sans gestion), on note des fluctuations importantes de la fréquence, avec une tendance à la baisse, sauf pour l'année 2000 ;
- (2) sur les deux dispositifs pâturés, on note plutôt une tendance inverse, soit l'augmentation de la fréquence de *Scabiosa columbaria*.

En premier lieu, ces résultats indiquent que la fréquence (ou densité par extrapolation) de *Scabiosa columbaria* dans les suivis de terrain varient nettement d'une année sur l'autre. Ces fluctuations de la plante-hôte pourraient assez logiquement être à l'origine des fluctuations d'effectifs du papillon.

Ainsi, le parasitisme n'est peut-être pas le facteur principal de fluctuation des effectifs du Damier de la succise comme on l'évoque généralement dans la littérature, et plus particulièrement en Grande-Bretagne (FORD *et al.*, 1930 ; PORTER, 1981,

Planche 2 – (Fig.1-3) Pontes sur *Gentiana cruciata*, (Fig. 4) Ecllosion des chenilles sur *G. cruciata*, (Fig. 5-6) Nids de chenilles grégaires sur *G. cruciata*, (Fig. 7) déplacement de chenilles vers une nouvelle plante nourricière, (Fig. 8) Chenille dernier stade (printemps suivant) avant nymphose.



1983). Ces deux facteurs de régulation peuvent également se combiner.

En conséquence, il s'agira alors d'identifier les facteurs déterminants de ces variations interannuelles de la densité des plantes-hôtes. Au moins deux hypothèses sont possibles, les variations sont d'origine édaphique (pluviométrie, insolation, etc.) ou bien, résultent de la forte prédation des chenilles d'*E. aurinia*. Une fois de plus, il est possible que les deux hypothèses s'additionnent certaines années.

Les suivis de *Scabiosa columbaria* semblent tout de même indiquer que sa fréquence augmente sur les pelouses pâturées, sur lesquelles précisément, le papillon régresse (voire disparaît) à cause de la dessiccation des œufs et des chenilles. Ce modèle oscillatoire de régulation «prédateur-proie» ou «parasite-hôte» est bien connu et a été largement illustré, des bactéries aux mammifères «superprédateurs» (nombreux exemples dans BLONDEL, 1995).

Pour le moment, l'échantillonnage est encore trop limité pour affirmer catégoriquement l'effet de la prédation des chenilles sur la plante-hôte et sur le système de régulation «parasite-hôte».

Impacts des pratiques de gestion

Il convient d'être prudent sur l'extrapolation de ces résultats obtenus sur un faible échantillonnage. Par exemple : une fauche préconisée à une hauteur de 10 cm sur le site d'Obergailbach permet d'épargner 80% des pontes de la destruction directe de la fauche, contre 20% seulement sur le site de Ritzing.

La notion de «traits de vie» des plantes semble donc essentielle puisque les conditions édaphiques (pente, exposition, profondeur du sol, nature pédologique et géologique, recouvrement végétal, etc.) vont directement conditionner la morphologie des plantes et la hauteur des pontes. De plus, la taille des plantes joue un rôle important sur la survie des chenilles (disponibilité trophique). Ce constat confirme la nécessité d'une approche par site et le fait d'éviter absolument d'appliquer des règles générales.

Par ailleurs, il nous semble important d'aborder les notions de déplacements et capacités de colonisation d'*E. aurinia*. Nous n'avons pas mis en place un protocole de capture-marquage-recapture qui permet de mesurer les déplacements des papillons pour deux raisons. D'une part, nous avons préféré nous concentrer sur les aspects de la biologie (stratégie de ponte), particulièrement chronophage et d'autre part, nous n'avons pas la possibilité d'obtenir des autorisations de capture (espèce protégée), dans le temps imparti pour cette étude. En

revanche, une étude complète (la seule à notre connaissance) sur la mobilité d'*Euphydryas aurinia* (et *Melitaea phoebe*) a été menée en Chine (WANG *et al.*, 2004). L'aire d'étude (Yanjiaping) comprend 38 pelouses sèches (plante-hôte d'*E. aurinia* : *Scabiosa tshiliensis*) réparties dans un carré de 9 km². Les surfaces des 38 sites sont très variables, de 250 à 32.000 m², pour une moyenne de 7.000 m². La distance séparant le site voisin le plus proche est comprise entre 70 et 360 m (moyenne 150 m). Les auteurs de cette étude démontrent un fonctionnement «vrai» en métapopulation (le concept de métapopulation étant souvent employé abusivement) pour *E. aurinia* (mais pas pour *M. phoebe*), avec des fluctuations annuelles d'effectifs asynchroniques entre les différents sites. Par ailleurs, ils notent une faible mobilité du Damier de la succise et un faible pouvoir de colonisation, les papillons ont tendance à rester sur leur site de naissance (malgré les distances relativement limitées avec les sites voisins). La distance moyenne parcourue par jour est estimée à 130 m (90-194 m) pour les femelles et à 124 m (97-156 m) pour les mâles (respectivement pour *M. phoebe* : 248 m [112-1788 m] et 561 m [307-2146 m]). De plus, ces résultats sur la mobilité sont confirmés par des analyses génétiques, qui démontrent des différences significatives de la structure génétique entre les différentes populations locales de *E. aurinia* mais pas chez *M. phoebe* (WANG *et al.*, 2003).

Ces résultats sont très importants en terme de conservation, puisqu'il apparaît que le Damier de la succise possède un faible pouvoir de colonisation et qu'en conséquence, des extinctions locales peuvent être irréversibles (tout au moins à moyen terme) s'il n'existe pas des réservoirs de populations à proximité. Toutefois, il faut rester prudent sur la capacité de dispersion étudiée par la méthode de capture-marquage-recapture. En effet, les résultats sont souvent sous-estimés, et d'autre part, il existe d'autres facteurs susceptibles d'influencer la dispersion, comme la structure du paysage (les corridors de circulation) (PAILLISSON *et al.*, 1999) mais aussi la notion de densité-dépendance. Ce dernier point a été récemment étudié avec *Melitaea cinxia* (ENFJALL *et al.*, 2005), les auteurs démontrent qu'il y a un effet positif de la densité des papillons sur le taux de dispersion.

Par ailleurs, sur la mobilité d'*E. aurinia*, certains auteurs indiquent des distances plus élevées : 2 km pour REY *et al.* (2004) et 3 km pour Axel DIDION (com. pers.).

Proposition d'une stratégie conservatoire

Nous avons constaté que les pratiques agricoles ne sont plus compatibles avec la biologie de cette

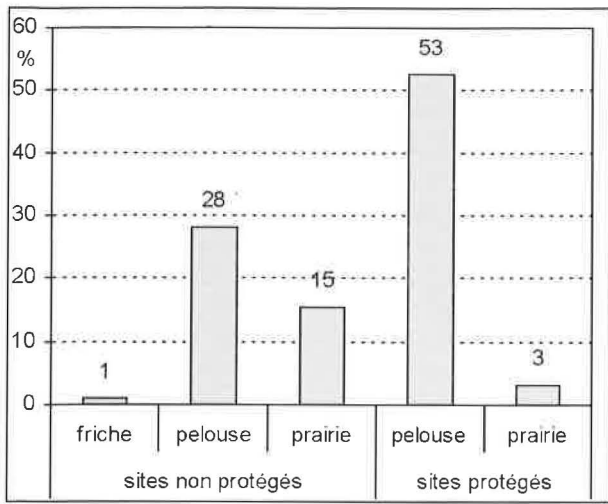


Fig. 11 : Répartition des effectifs du Damier de la succise par milieu en fonction du statut de protection des 139 sites.

espèce, qui ne se maintient durablement que sur les petites zones non exploitées (en bordure des parcelles).

A contrario, la majorité des pelouses ne fait plus l'objet d'une exploitation agricole ou pastorale, ce qui permet le maintien optimal de grandes populations d'*E. aurinia* (quelques pelouses accueillent des populations de plusieurs milliers d'individus).

Sur les 139 stations connues actuellement, 40 sont protégées par le Conservatoire des Sites Lorrains, soit 29%. L'ensemble des sites protégés abrite 56% de la population lorraine connue actuellement du Damier de la succise (fig. 11). Ainsi, la majorité (53%) des populations de Damier sur pelouses bénéficie d'une protection. En revanche, seulement 3% du total des populations en contexte prairial est protégé (contre 15% en sites non protégés)...

Cette analyse permet d'affirmer le rôle prépondérant du Conservatoire des Sites Lorrains dans la conservation du Damier de la succise en Lorraine, dans l'état actuel de nos connaissances sur la distribution de cette espèce.

Pour une stratégie de conservation optimale, l'effort à venir devra avant tout porter sur les prairies agricoles permanentes et sur les zones humides d'une manière générale.

Les populations de Damier sont souvent de faible taille en contexte prairial et nous avons constaté que les sites protégés par le CSL concernent seulement 3% des effectifs totaux.

Conclusion

Tout d'abord, ces recherches sur la chorologie du Damier de la succise en Lorraine nous amènent à relativiser sa rareté. Avec 139 stations, dont un peu plus de 30 découvertes lors de ces deux der-

nières années, le Damier de la succise est une espèce encore assez commune (de nouvelles stations restent à découvrir). Ainsi, le Damier de la succise n'est certainement pas le papillon le plus menacé en région Lorraine (et encore moins en France), mais il constitue une espèce « emblématique », très intéressante pour la **préservation des prairies humides**. En outre, il est plus pertinent d'étudier les espèces en danger (ou potentiellement) avant qu'elles ne soient au bord de l'extinction.

En terme de stratégie de conservation, il apparaît que le CSL joue un rôle essentiel pour les populations du Damier en contexte de pelouses. Les pratiques de gestion (fauche hivernale et en rotation) semblent tout à fait favorables à son maintien en effectifs élevés. Mais cette responsabilité ne doit pas se transformer en obsession, ce qui était précisément l'un des objectifs de cette étude : identifier les réservoirs principaux, où le Damier doit demeurer une espèce prioritaire, permettant de placer cette espèce au second plan (en connaissance de cause), dans les stations possédant d'autres enjeux biologiques forts. Ainsi, il faut encourager les initiatives de mise en place du pâturage ovin, qui devraient permettre de favoriser les papillons plus xéro thermophiles (mais aussi l'ensemble des invertébrés et de la flore), en s'assurant toutefois de conserver des zones réservoirs pour le maintien du Damier de la succise (non pâturées). La Réserve Naturelle de Montenach en est l'illustration idéale, la mise en place d'un pâturage ovin de 6 ha risque de faire disparaître le Damier sur ces pelouses à court terme, mais l'espèce restera néanmoins très abondante sur le reste des pelouses (soit environ 40 ha). Dans le cas des sites avec des surfaces inférieures à 10 ha, la pertinence d'une mise en pâturage partielle (sur les 2/3 au maximum) doit être posée.

En contexte prairial, il est urgent d'intervenir pour préserver *E. aurinia*. Il apparaît que seules les pratiques de gestion conservatoire permettent son maintien. En d'autres termes, la conservation de ce papillon n'est absolument pas compatible avec des objectifs et des pratiques agricoles actuels. Il est indispensable de prévoir des bandes refuges, où la Succise est présente (et de préférence abondante). Ces parcelles seront fauchées en automne/hiver, 1 année sur 2 (ou sur 3) et si possible en rotation.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement les personnes suivantes pour leur participation à cette étude : Evelyne CARRIÈRES-KAM, André CLAUDE (conseiller scientifique du CSL), Christophe COURTE, Laurent GODÉ, Pierre KIEFFER, Virginie KREMER, Martin

LACROIX (CSL), RONNY LEESTMANS, PHILIPPE MILLARAKIS (conseiller scientifique du CSL), MARC MEYER (conseiller scientifique du CSL), NICOLAS PAX, LOUIS PERRETTE (conseiller scientifique du CSL), SÉVERINE PERRU, JEAN-CHRISTOPHE RAGUÉ (CSL), PASCALE RICHARD (CSL), RACHEL SELINGER-LOOTEN (CSL) et JEAN-CLAUDE WEISS.

Bibliographie

- ANTHES, N., 2002. *Lebenszyklus, Habitatbindung und Populationsstruktur des Goldenen Scheckenfalters Euphydryas aurinia* ROTT. im Alpenvorland. Diplomarbeit Westfälische Wilhelms-Universität Münster, 54 p.
- ANTHES, N., FARTMANN T., & HERMANN, G., 2003. Wie lässt der Rückgang des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in Mitteleuropa stoppen. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **35**, (9) 279-287.
- ANTHES, N., FARTMANN, T., HERMANN, G. & KAULE, G., 2003b. Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. *Journal of Insect Conservation* (7) : 175-185.
- BETREMIEUX, P. A., 2003. Étude écologique et conservation du Damier de la succise. Mémoire de Maîtrise de Génie Sanitaire et Environnement. Université Paris Val de Marne (France). 31 p.
- BINK, F. A., 1992. *Eurodryas aurinia*. In : Ecologische Atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa, Schuyt *et al.*, (eds), 366-367.
- BLONDEL, J., 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Collection Ecologie, éditions Masson, Paris (France), 297 p.
- Conservatoire des sites lorrains, 2005. Impact du pâturage sur la flore et la végétation des pelouses calcaires. Suivis écologiques 2004. Rapport interne du CSL, Fénétrange (France), 26 p. + annexes.
- DE BOISSIEU, D., 2000. Modes de gestion adaptés au maintien du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) en Centre-Bretagne : qualité de l'habitat, mobilité du papillon et impact de la fauche sur ses populations. Mémoire de DESS «Gestion des Ressources Naturelles Renouvelables, génie écologique», Université des Sciences et Techniques de Lille. 100 p.
- DELACRE, J., 2004. Les Lépidoptères rhopalocères et hespéridés du Bois des Fagnes (prov. Namur) (*Lepidoptera Rhopalocera & Hesperiiidae*). Le Bois des Fagnes (2ème partie). *Linneana Belgica*, Pars **XIX**, n° 9 : 375-386.
- DELACRE, F. & DELACRE, J., 2004. Les Lépidoptères rhopalocères et hespéridés du Bois des Fagnes (prov. Namur) (*Lepidoptera Rhopalocera & Hesperiiidae*). Le Bois des Fagnes (1^{re} partie). *Linneana Belgica*, Pars **XIX**, n° 7 : 317-330.
- DUPONT, P., 2001. Programme national de restauration pour la conservation des Lépidoptères diurnes (*Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae* et *Nymphalidae*). Première phase : 2001-2004. OPIE, 188 p.
- EBERT, G., 1991. *Eurodryas aurinia* ROTTEMBURG, 1775. In : Die Schmetterlinge Baden-Württemberg. Band 1 : Tagfalter I, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (eds), 542-549.
- ENFJALL, K. & LEIMAR, O., 2005. Density-dépendent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos* **108** : 465-472.
- FONTAINE, M. & LEESTMANS, R., 1983. Les Lépidoptères de la partie méridionale de l'Entre-Sambre-et-Meuse et de la pointe de Givet. *Linneana Belgica*, Pars **IX** (1) : 3-63.
- FOUILLET, P., 1996. Les insectes de la Directive Habitats en Bretagne. Bilan des connaissances sur les espèces dans la région, écologie, répartition et niveau de vulnérabilité. Rapport DIREN Bretagne, Préfecture de Bretagne, Rennes, 34 pp.
- FORD, H. D., & FORD, E. B., 1930. Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia*. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, **78** : 345-351.
- GOFFART, P., NÈVE, G., MOUSSON, L., WEISBERG, A., BAGUETTE, M., & LEBRUN, P., 1996. Situation actuelle, exigences écologiques et premiers résultats de deux tentatives de reproduction du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*), un papillon en danger d'extinction en Wallonie. Les cahiers des Réserves Naturelles – RNOB, **9** : 41-54.
- GOFFART, P., BAGUETTE, M., DUFRÈNE, M., MOUSSON, L., NÈVE, G., SAWCHIK, J., WEISBERG, A., & LEBRUN, P., 2001. Gestion des milieux semi-naturels et restauration de populations menacées de papillons de jour. Travaux n° 25, Division de la nature et des forêts, Région wallonne, Direction générale des ressources naturelles et de l'environnement.
- HEATH, J., 1981. Threatened Rhopalocera (Butterflies) in Europe. Nature and Environment Series, 23, council of Europe, Strasbourg, 457 p.
- LAFRANCHIS, T., 2000. Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France), 448 p.
- LAFRANCHIS, J., 2003. Fiche Insectes protégés : le Damier de la Succise. *Insectes*, **130** (3ème trimestre) : 13-14.
- LAVERY, T.A., 1993 A review of the distribution, ecology and status of the marsh fritillary *E. aurinia* ROTTEMBURG 1775 (*Lepidoptera Nymphalidae*) in Ireland. *Ireland Naturalists' Journal* **24** : 192-199.
- LEESTMANS, R., 1985a. Première contribution à la connaissance de la faune entomologique de la «Ramonette» à Velosnes (département de la Meuse, France) (première partie). *Linneana Belgica*, Pars **X** (1) : 19-34.
- LEESTMANS, R., 1985b. Première contribution à la connaissance de la faune entomologique de la «Ramonette» à Velosnes (département de la Meuse, France) (suite et fin). *Linneana Belgica*, Pars **X** (1) : 73-88.

- LEWIS O. T. & HURFORD, C., 1997. Assessing the status of the marsh fritillary (*Eurodryas aurinia*) : an example from Glamorgan, UK. *Journal of Insect Conservation*, **1** : 159-166.
- MAES, D. & VAN DYCK, H., 2001. Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium) : Europe's worst case scenario ? *Biological Conservation* **99** : 263-276.
- MAZEL, R., 1982a. Intérêt biogéographique et phylétique de deux sous-espèces nouvelles d'*Eurodryas aurinia* ROTT. (*Lep. Nymphalidae*). *Alexanor*, **12** (7) : 303-316.
- MAZEL, R., 1982b. Exigences trophiques et évolution dans les Genres *Euphydryas* et *Melitaea sensu lato* (*Lep. Nymphalidae*). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **18** (2) : 211-227.
- MAZEL, R., 1984. Trophisme, hybridation et spéciation chez *Eurodryas aurinia* Rottemburg (*Lepidoptera*) dans le sud-ouest européen. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Perpignan, 321 p.
- MAZEL, R., 1986. Structure et évolution du peuplement d'*Euphydryas aurinia* ROTTEMBURG (*Lepidoptera*) dans le sud-ouest européen. *Vie Milieu*, **36** (3) : 205-225.
- OLIGER, G., 1997. Les Lépidoptères récoltés dans la région de Nancy. *Bull. de la Soc. d'entomologie de Lorraine*, n° **4** : 5-13.
- PAILLISSON, J.-M. & BUREL, F., 1999. Influence de la structure de l'habitat sur les mouvements quotidiens de *Maniola jurtina* (*Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae*). *Alexanor*, **20** (7), 1998 : 425-434.
- PERRETTE, L., 1986. – Le peuplement en Lépidoptères des sites du Stromberg, Hammelsberg et de Montenach (Moselle) avec une attention particulière aux *Noctuidae* (2^e partie). *Linneana Belgica*, Pars **X** (5) : 209-236.
- PIERRAT, V., 1995. – À propos de quelques rhopalocères du Massif Vosgien (*Lepidoptera Hesperidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae*). *Bulletin de la Société entomologique de Mulhouse*, Tome **51** : 51-54.
- PERRU, S., 2003. Plan de conservation de *Maculinea rebeli* (Azuré de la croisette) en Lorraine. Mémoire de Maîtrise Aménagement-Environnement. Université de Metz (France). 33 p.
- PERRU, S. & SARDET, E., 2005. Biologie de la conservation de *Maculinea rebeli* HIRSCHKE (*Lepidoptera, Lycaenidae*) et de sa plante-hôte *Gentiana cruciata* L. en région Lorraine (Nord-Est de la France). *Linneana Belgica* **XX** (4) : 123-134.
- PORTER, K., 1981. The population dynamics of small populations of the butterfly *Euphydryas aurinia*. DPhil thesis, University of Oxford, 286 p.
- PORTER, K., 1982. Basking behaviour in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. *Oikos*, **38** : 308-312.
- PORTER, K., 1983. Multivoltinism in *Apanteles bignellii* and the influence of weather on synchronisation with its host *Euphydryas aurinia*. *Ent. exp. & appl.*, **34** : 155-162.
- RAINER, U., 2004. Die FFH-Art Goldener Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia* ROTTEMBURG, 1775) im Saarland. Aktuelle Verbreitung, Bedeutung für die deutsche Gesamtpopulation und Schutz. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **36**(6) : 179-183.
- REY, A., & WIEDEMEIER, P., 2004. Les papillons diurnes comme espèces cibles et espèces caractéristiques. Guide pour la conception et la réalisation de projets de mise en réseau et d'aménagement du paysage en milieu agricole. Contributions à la protection de la nature en Suisse n°28/2004, édité par Pro Natura (CH-4018 Bâle). 64 p.
- SARDET, E. & BETREMIEUX, P.-A., 2004. Distribution et gestion conservatoire du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia* ROTTEMBURG) en Lorraine. Rapport du Conservatoire des Sites Lorrains, Fénétrange (F-57930). 20 p.
- SAUSSUS, A., 1982. – La faune entomologique de la Côte Saint-Germain (dpt. de la Meuse, France). *Linneana Belgica*, Pars **VIII** (11) : 497-515.
- SAUSSUS, A. & LEESTMANS, R., 1983. La faune entomologique des buttes-témoins de Romagne-sous-les-Côtes (Meuse, France) (1^{ère} partie). *Linneana Belgica*, Pars **IX** (4) : 217-226.
- VAN SWAAY, C., WARREN, M., & GRILL, A., 1998. Threatened Butterflies in Europe : provisional report. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 95 p.
- WANG, R. J., WANG, Y. F., CHEN, J., LEI, G. C. XU, R. M., & PAINTER, J., 2003. Genetic differentiation within metapopulation of *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe* in China. *Biochemical Genetics*, **41** : 107-118.
- WANG, R. J., WANG, Y. F., CHEN, J., LEI, G. C. & XU, R. M., 2004. Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies, *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*, in the same patch work. *Ecological Entomology*, **29** : 367-374.
- WARREN, M. S., 1986. Notes on habitat selection and the larval host-plants of the Brown Argus, *Aricia agestis* (D. & S.), Marsh Fririllary *Eurodryas aurinia* (Rottemburg), and Plainted Lady, *Vanessa cardui* (L.), in 1995. *Entomologist's Gazette* **37** : 65-67.
- WARREN, M. S., 1994. The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European species, *Eurodryas aurinia* (the marsh fritillary). *Biol. Conserv.* **67** : 239-249.
- WARREN, M. S., 1996. *Euphydryas aurinia* ROTTEMBURG. In : Background information on Invertebrates of the Habitat Directive and the Berne Convention. Part I : Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. Nature and Environment, vol. 79, Council of Europe, Strasbourg : 121-126.
- WARREN, M. S., MUNGUIRA, M. L. & FERRIN, J., 1994. Notes on the distribution, habitats and conservation of *Eurodryas aurinia* (ROTTEMBURG) (*Lepidoptera : Nymphalidae*) in Spain. *Entomologist's Gazette* **45** : 5-12.
- WEISS J.-C., 1979. Liste commentée des Lépidoptères de Lorraine-Alsace et des régions limitrophes Part. 1 : *Rhopalocera* et *Zygaenidae*. *Linneana Belgica*, Pars **VII** (11) : 411-434.
- WEISS J.-C., 1985. Liste commentée des Lépidoptères d'Alsace-Lorraine (2^e note). *Linneana Belgica*, Pars **X** (3) : 125-140.