

L'Azuré des mouillères

Maculinea alcon (Denis & Schiffermüller, 1775)

Écotypes *alcon* et *rebeli*

Insectes, Lépidoptères (Rhopalocères), Lycaenidés



© David DERMERGES




Cette fiche propose une synthèse de la connaissance disponible concernant les déplacements et les besoins de continuités de l'Azuré des mouillères, issue de différentes sources (liste des références *in fine*).

Ce travail bibliographique constitue une base d'information pour l'ensemble des intervenants impliqués dans la mise en œuvre de la Trame verte et bleue. Elle peut s'avérer, notamment, particulièrement utile aux personnes chargées d'élaborer les Schémas régionaux de cohérence écologique (SRCE). L'Azuré des mouillères appartient en effet à la liste des espèces proposées pour la cohérence nationale des SRCE¹.

Pour mémoire, la sélection des espèces pour la cohérence nationale de la Trame verte et bleue repose sur deux conditions : la responsabilité nationale des régions en termes de représentativité des populations hébergées ainsi que la pertinence des continuités écologiques pour les besoins de l'espèce. Cet enjeu de cohérence ne vise donc pas l'ensemble de la faune mais couvre à la fois des espèces menacées et non menacées. Cet enjeu de cohérence n'impose pas l'utilisation de ces espèces pour l'identification des trames régionales mais implique la prise en compte de leurs besoins de continuités par les SRCE.

Régions où l'espèce est proposée comme espèce pour la cohérence nationale de la TVB



-  Région où l'espèce est absente ou très marginale
-  Région où l'espèce est présente mais **n'est pas proposée pour être retenue** comme espèce pour la cohérence nationale de la TVB
-  Région où l'espèce est présente et **est proposée pour être retenue** comme espèce pour la cohérence nationale de la TVB

¹ Liste établie dans le cadre des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques qui ont vocation à être adoptées par décret en Conseil d'État en 2012.

POPULATIONS NATIONALES

Aire de répartition

<p>Situation actuelle</p> <p>D'après : Dupont, 2010 Dupont & Bachelard, 2010 Lafranchis, 2000 Site internet PNA <i>Maculinea</i></p>	<p>L'espèce <i>Maculinea alcon</i> regroupe deux écotypes qui étaient jusque récemment considérés comme des espèces différentes : l'Azuré des mouillères (<i>alcon</i>) et l'Azuré de la Croisette (<i>rebeli</i>) (Dupont, 2010). Ces deux écotypes ne sont pas différenciables à vue l'un de l'autre. Par contre, leurs habitats sont très différents : le premier se développe dans des milieux humides, et le second dans des milieux secs. Les deux écotypes sont présents de l'Ouest de l'Europe au Sud-est de la Sibérie (Dupont, 2010).</p> <p>On trouve l'écotype « <i>rebeli</i> » surtout dans les zones de montagne (Pyrénées, Alpes, Balkans, Carpates et montagne du Sud de la Sibérie). Les populations sont plus dispersées en dehors de ces massifs (Lafranchis, 2000 ; Dupont, 2010). En France, il est surtout présent dans le Jura, les Alpes et les Pyrénées, mais des populations localisées existent également dans le Massif Central et dans le Nord du pays (Dupont, 2010 ; Site internet PNA <i>Maculinea</i>).</p> <p>L'écotype « <i>alcon</i> » a une répartition très localisée, sauf en Auvergne où l'on observe les plus fortes populations françaises. Néanmoins, il est potentiellement présent dans tous les départements, à l'exception du domaine méditerranéen (Dupont & Bachelard, 2010). La carte des observations montre bien une distribution très dispersée mais répartie sur une bonne partie de la France (Site internet PNA <i>Maculinea</i>).</p>
<p>Evolution récente</p> <p>D'après : Dupont, 2010 Lafranchis, 2000 Maurin & Keith, 1994 UICN France <i>et al.</i>, 2012 Van Swaay & Warren, 1999 Van Swaay <i>et al.</i>, 2010</p>	<p>Les deux écotypes sont en régression à cause de la réduction de leurs habitats et de l'isolement des populations (Van Swaay & Warren, 1999). Ils ont ainsi disparu de plusieurs départements, en particulier dans la moitié Nord de la France (Lafranchis, 2000 ; Dupont, 2010).</p> <p>L'espèce était auparavant classée « Vulnérable » sur la liste rouge européenne (Van Swaay & Warren, 1999), mais depuis la mise à jour de 2010 elle est maintenant considérée comme « Quasi-menacée », voire même « Préoccupation mineure » si on considère l'ensemble de l'Europe géographique et pas seulement les 27 États membres (Van Swaay <i>et al.</i>, 2010). En France, elle était classée « En danger » dans la liste rouge publiée en 1994 (Maurin & Keith, 1994). La liste rouge actuelle la classe maintenant « Quasi-menacée » (UICN France <i>et al.</i>, 2012).</p> <p>Par ailleurs, elle est protégée en France par l'article 3 de l'arrêté de 2007.</p>
<p>Phylogénie et phylogéographie</p> <p>D'après : Dupont, 2010</p>	<p>Élément nécessitant une recherche bibliographique approfondie. Partie à développer lors d'une prochaine mise à jour de cette fiche.</p> <p>Des informations à ce sujet pourront notamment être trouvées dans le document de Dupont (2010) et dans les sources qu'il cite.</p>

Sédentarité/Migration

Statut de l'espèce L'Azuré des mouillères n'est pas une espèce migratrice. Il n'est donc pas concerné par cette partie.

ÉCHELLE INDIVIDUELLE

Habitat et structuration de l'espace

<p>Habitat</p> <p>D'après : Arnyas <i>et al.</i>, 2006 Chylova & Münzbergova, 2008 Clarke <i>et al.</i>, 2005 Dupont, 2010 Dupont & Bachelard, 2010 Elmes <i>et al.</i>, 1998 Forgeot, 2007 Habel <i>et al.</i>, 2007 Korösi, 2005 Lafranchis, 2000 LSPN, 1987 Maes <i>et al.</i>, 2004 Meyer-Hozak, 2000 Mouquet <i>et al.</i>, 2005 Nowicki <i>et al.</i>, 2007 Oosermeijer <i>et al.</i>, 1994 Opie/Proserpine, 2009 Thomas & Elmes, 2001 Van Dyck <i>et al.</i>, 2000 WallisDeVries, 2004</p>	<p>Les deux écotypes ont des habitats très différents et sont donc traités séparément dans cette partie. Dans les deux cas, le milieu de vie dépend de la présence de deux espèces hôtes : une Gentiane et une fourmi du genre <i>Myrmica</i>, nécessaires au développement de la chenille. L'habitat doit donc répondre aux exigences de ces deux espèces.</p> <p>L'Azuré de la Croisette (écotype « <i>rebeli</i> ») est lié à des milieux herbacés mésoxérophiles à xérophiles, jusqu'à 2 000 mètres d'altitude (LSPN, 1987 ; Opie/Proserpine, 2009). Les adultes sont floricoles et se nourrissent essentiellement sur divers fabacées. En France, les chenilles se développent le plus souvent sur la Gentiane croisette (<i>Gentiana cruciata</i>), mais d'autres plantes hôtes sont possibles. Dans les Cévennes et localement dans le Jura, le développement larvaire se fait sur la Gentiane jaune (<i>Gentiana lutea</i>). En Ariège et en Ardèche, des observations ont été faites sur la Gentiane des champs (<i>Gentiana campestris</i>) et la Gentiane de Burser (<i>Gentiana burseri</i>). Des œufs ont également été vu sur la Gentiane d'Allemagne (<i>Gentianella germanica</i>) en Alsace et dans la Marne (LSPN, 1987 ; Lafranchis, 2000 ; Dupont, 2010, Lecompte R. & Antoine A., com. pers.).</p> <p>La Gentiane croisette se retrouve dans diverses pelouses et prairies souvent calcicoles : clairières forestières, ourlets des lisières, pelouses montagnardes (Dupont, 2010). Elle est principalement liée au pâturage et la gestion passée est un facteur important pour expliquer la présence de l'espèce : elle est absente des pelouses calcicoles issues d'un abandon récent de parcelles cultivées, mais est plutôt abondante sur les pelouses anciennes, non cultivées depuis longtemps (Chylova & Münzbergova, 2008 ; Dupont, 2010). La Gentiane jaune est une espèce de montagne qui se retrouve dans des milieux similaires et la Gentiane des champs se développe principalement sur des pelouses acidiphiles pâturées des étages montagnards à alpins (Dupont, 2010).</p> <p>La fourmi hôte de l'écotype « <i>rebeli</i> » semble être principalement <i>Myrmica schencki</i> en Europe. D'autres espèces sont observées, dont cinq en France : <i>M. rugulosa</i>, <i>M. sabuleti</i>, <i>M. scabrinodis</i>, <i>M. speciosoides</i> et <i>M. sulcinodis</i>. Néanmoins, le comportement de soin prodigué par les fourmis pourrait n'avoir lieu qu'avec <i>M. schencki</i>. Si la chenille est recueillie par <i>M. sabuleti</i>, elle sera bientôt négligée et périra (LSPN, 1987). <i>M. schencki</i> est une espèce thermophile qui recherche les milieux ouverts bien ensoleillés avec une faible couverture végétale (Elmes <i>et al.</i>, 1998 ; Dupont, 2010).</p>
---	--

	<p>D'une manière générale, l'environnement optimal pour l'Azuré de la Croisette (écotype « <i>rebeli</i> ») est un complexe d'habitats sur substrat calcaire renfermant un réseau de milieux ouverts herbacés liés à du pâturage et présentant au même endroit des pieds de plante hôte et des nids de fourmi hôte (Dupont, 2010) dans des quantités suffisantes pour garantir leur pérennité.</p> <p>L'Azuré des mouillères (écotype « <i>alcon</i> ») se retrouve principalement dans les prairies humides jusqu'à 1 400 mètres d'altitude (Lafranchis, 2000 ; Dupont, 2010). Les milieux bien abrités par la proximité de roselières, d'arbres et de buissons lui sont particulièrement favorables (LSPN, 1987).</p> <p>La principale plante hôte est la Gentiane pneumonanthe (<i>Gentiana pneumonanthe</i>), mais en Allemagne, des observations ont été faites sur <i>Gentiana asclepiadea</i> (Dupont, 2010). La Gentiane pneumonanthe est caractéristique de formations herbacées sur sols humides plus ou moins acides, pouvant être tourbeux (prairies et landes humides, tourbières...). Lors de la fermeture d'une prairie par les ligneux, une forme végétative de la Gentiane peut perdurer 50 ans, mais ne permet pas le développement de l'Azuré à cause de l'absence de fleurs sur lesquelles la femelle pond (Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Mouquet <i>et al.</i>, 2005 ; Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Dupont, 2010). Ainsi, la seule présence de Gentianes ne garantit pas que le milieu soit favorable à l'Azuré.</p> <p>En France, l'espèce de fourmi hôte semble être principalement <i>Myrmica scabrinodis</i>. Cependant, en Europe, d'autres espèces ont pu être observées : <i>M. rubra</i>, <i>M. ruginodis</i>, <i>M. vandellii</i> (Van Dyck <i>et al.</i>, 2000 ; Dupont, 2010). Une étude en Belgique et en Hollande a montré que la chenille peut être adoptée par n'importe quelle fourmi du genre <i>Myrmica</i>, mais que sa survie n'est possible que dans les nids de l'espèce hôte, <i>Myrmica ruginodis</i> dans le cas de cette étude (Van Dyck <i>et al.</i>, 2000). <i>Myrmica scabrinodis</i> est thermophile et tolérante à l'humidité du sol. On la rencontre aussi bien dans des prairies humides que dans des pelouses mésoxérophiles. Elle évite cependant les milieux xériques. Dans les milieux très humides, subissant régulièrement des inondations hivernales, les nids sont observés au niveau des touradons de molinie (Dupont, 2010).</p> <p>D'une manière générale, l'environnement optimal pour l'Azuré des mouillères (écotype « <i>alcon</i> ») est un ensemble de zone humides de plaines ou de moyennes montagnes, contenant des formations anthropogènes (prairies ou landes) liées à une gestion passée (notamment par fauche ou pâturage) et présentant au même endroit des pieds de plante hôte dans leur forme non végétative et des nids de fourmi hôte (Dupont, 2010) dans des quantités suffisantes pour garantir leur pérennité.</p> <p>Pour les deux écotypes, la végétation ne doit pas être trop haute ni trop dense pour que les femelles puissent avoir accès aux pieds de gentianes : ceux-ci doivent dépasser de leur environnement (Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007). Les œufs sont pondus séparément ou en petits groupes sur les boutons floraux, mais aussi sur les tiges et feuilles proches de l'inflorescence (LSPN, 1987 ; Arnyas <i>et al.</i>, 2006). Les pieds de Gentiane utilisés pour la ponte sont de grande taille, dépassant la végétation ambiante et présentant de nombreux boutons floraux (LSPN, 1987 ; Meyer-Hozak, 2000 ; Thomas & Elmes, 2001). Le nombre d'œufs sur un même bouton floral peut dépasser la dizaine (Dupont, 2010). Les grandes plantes peuvent ainsi abriter 50 à 100 chenilles, avec un maximum de 4 à 6 par fleur (LSPN, 1987).</p> <p>Van Dyck <i>et al.</i> (2000) ont montré par une étude sur l'écotype « <i>alcon</i> » que les femelles pondent préférentiellement sur des plantes hôtes proches des nids de fourmis hôtes, au moins au début de la saison de ponte. Cependant, les auteurs précisent ne pas savoir si les femelles détectent les fourmis hôtes ou si le choix de certains pieds de Gentiane (selon leur état phénologique) favoriserait de manière indirecte des micro-habitats favorables à la fourmi. Thomas & Elmes (2001) ont montré par une étude sur l'écotype « <i>rebeli</i> » que la deuxième hypothèse semble la plus probable et ils considèrent que les deux écotypes ont très probablement le même comportement. Quelle que soit l'hypothèse, ce phénomène pourrait être en partie contrebalancé par une compétition intra-spécifique ou par un effet dissuasif pour la femelle quand plusieurs œufs sont déjà présents sur la plante hôte (Van Dyck <i>et al.</i>, 2000).</p> <p>Afin d'éviter un développement trop important de la végétation et une fermeture du milieu, une gestion des stations peut être nécessaire.</p> <p>Le pâturage semble être la meilleure gestion pour permettre à la fois le développement des gentianes et des fourmis. En effet, la fauche pourrait être défavorable aux populations de fourmis (LSPN, 1987). De plus, si elle est efficace pour maintenir un nombre important de gentianes à un stade favorable à l'azuré, elle ne permet pas un renouvellement des populations de gentianes. Au contraire, le pâturage amène, grâce au piétinement, la présence de sol nu nécessaire à la germination, notamment au niveau des sentes créées par le passage répété des animaux (Forgeot, 2007). Néanmoins, il peut être utile de retirer le bétail des zones de gentianes pendant la période de développement des pieds, car la gentiane semble très appétante, notamment pour les bovins et les ovins (WallisDeVries, 2004 ; Clarke <i>et al.</i>, 2005 ; Korösi, 2005 ; Dupont & Bachelard, 2010).</p> <p>WallisDeVries (2004) précise que le pâturage et l'étrépage localisé peuvent être tous les deux favorables, mais que la combinaison des deux peut par contre se révéler préjudiciable pour la survie de la population. L'auteur insiste sur l'importance d'une hétérogénéité spatiale des micro-habitats : les fourmis ont besoin de végétation bien établie, notamment en milieu humide pour l'écotype « <i>alcon</i> », alors que les pieds de gentianes doivent dépasser de la végétation environnante pour être accessible à la ponte. Le pâturage (notamment grâce au piétinement et aux refus) permet cette hétérogénéité. En cas d'étrépage, il faut également la respecter en agissant à micro-échelle : créer des zones de sol nu favorable à la germination de la Gentiane, tout en préservant de la végétation bien établie où s'installent les nids de fourmi hôte. Ce micro-étrépage doit se faire à proximité immédiate des nids de fourmi hôte étant donné le faible rayon d'action des fourmis (Mouquet <i>et al.</i>, 2005 ; Habel <i>et al.</i>, 2007), et également à proximité des pieds de Gentiane existants car ces espèces n'ont pas de banque de graines (Oosermeijer <i>et al.</i>, 1994).</p>
Taille du domaine vital	Aucune information n'a été trouvée à ce sujet.

Déplacements	
Modes de déplacement et milieux empruntés D'après : Clarke <i>et al.</i> , 2005 Dupont, 2010 Hovestadt, 2005 LSPN, 1987 Schönrogge <i>et al.</i> , 2010 WallisDeVries, 2004	<p>Les adultes se déplacent en volant. Ils restent majoritairement dans leur zone d'habitat favorable (Hovestadt, 2005). Le milieu de déplacement est donc la prairie ou pelouse sur laquelle se développe la population. A l'intérieur de cette population, les adultes se déplacent à la recherche des femelles ou de zones riches en plantes hôtes. Des observations précisent qu'ils longent souvent les lisières de boisements ou de roselières bordant leur habitat (LSPN, 1987). Ces éléments du paysage structurent donc les déplacements en orientant leurs directions.</p> <p>La chenille ne se déplace pas. Après l'éclosion, les trois premiers stades larvaires restent dans les inflorescences de la plante hôte (Dupont, 2010), dont les chenilles consomment les parties florales et l'ovaire (LSPN, 1987). Elles passent ainsi deux à trois semaines dans la plante-hôte (WallisDeVries, 2004).</p> <p>Après la dernière mue larvaire, la chenille se laisse tomber au sol et est recueillie par une fourmi hôte qui la transporte dans sa fourmière. Les chenilles sont nourries par les ouvrières au détriment de leurs propres larves (comportement de « coucou »), et peuvent aussi consommer le couvain (LSPN, 1987 ; WallisDeVries, 2004 ; Clarke <i>et al.</i>, 2005 ; Dupont, 2010). Une partie des chenilles reste environ 10 mois dans la fourmière où elles se nymphosent l'année suivante et le reste des chenilles se maintient une année supplémentaire dans la fourmière (Schönrogge <i>et al.</i>, 2010).</p>
Les différents types de déplacement au cours du cycle de vie D'après : Arnyas <i>et al.</i> , 2005 Bachelard, 2008 Dupont, 2010 Habel <i>et al.</i> , 2007 Hovestadt, 2005 LSPN, 1987 Maes <i>et al.</i> , 2004 Meyer-Hozak, 2000 Nowicki <i>et al.</i> , 2005b Nowicki <i>et al.</i> , 2009 Van Dyck <i>et al.</i> , 2000	<p>Les chenilles se déplacent très peu et ne participent donc pas aux déplacements (Van Dyck <i>et al.</i>, 2000). C'est donc l'adulte volant qui participe exclusivement aux déplacements de l'espèce.</p> <p>La période de vol de l'Azuré de la Croisette (écotype « <i>rebeli</i> ») dure entre 20 et 31 jours (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b) et s'étale entre mi-mai et fin juillet. Elle varie selon l'altitude et la latitude, mais aussi localement en fonction de la période de floraison de la plante hôte. Par exemple dans le Jura, des périodes de vol sur <i>Gentiana cruciata</i> et <i>Gentiana lutea</i> diffèrent d'une quinzaine de jours (Dupont, 2010). L'espérance de vie maximale d'un adulte est estimée à 13 jours (Meyer-Hozak, 2000). Cependant, sur le terrain, la durée de vie moyenne varie de 3,5 à 6,5 jours (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b).</p> <p>L'Azuré des mouillères (écotype « <i>alcon</i> ») a une période de vol qui varie de 15 à 36 jours et qui s'étale entre mi-juin et fin août. La durée de vie moyenne des individus se situe entre 2 et 2,7 jours (Nowicki <i>et al.</i>, 2009).</p> <p>Pour les deux écotypes, on observe donc une grande différence entre la période de vol et la durée de vie. Ainsi, à un moment donné, seule une petite partie des adultes sont en vol : les émergences sont très étalées. Pendant le pic d'abondance, seuls 11 à 46 % des adultes de la population sont en vol (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b). Les autres sont déjà morts ou pas encore émergés.</p> <p>De plus, les périodes de vol peuvent varier (en date et en durée) en fonction des conditions météorologiques, et notamment de la pluviosité (Arnyas <i>et al.</i>, 2005). Les femelles peuvent s'accoupler très rapidement après l'émergence et commencent à rechercher des sites de ponte dès le premier jour (Bachelard, 2008).</p> <p>L'Azuré des mouillères, de même que l'ensemble des espèces de <i>Maculinea</i>, se caractérise par une très faible mobilité (Maes <i>et al.</i>, 2004). Des études de capture-marquage-recapture en Hollande a montré que la plupart des individus parcourent moins de 50 mètres et que seule une petite proportion dépassent les 150 mètres (Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). Les déplacements plus importants sont rares et ils concernent plus la dispersion que les déplacements intra-sites (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b).</p> <p>Les mâles et les femelles n'ont pas le même comportement de vol. Alors que les premiers volent souvent et parfois assez haut à la recherche des femelles, celles-ci sont moins mobiles et se déplacent au ras de la végétation pour rechercher les plantes hôtes (Arnyas <i>et al.</i>, 2005). Les déplacements des femelles peuvent donc être plus ou moins longs selon la densité des pieds de gentianes (Maes <i>et al.</i>, 2004).</p>
ÉCHELLE POPULATIONNELLE	
Territorialité	Aucune information n'a pu être trouvée à ce sujet pour cette espèce.
Densité de population D'après : Clarke <i>et al.</i> , 1998 Elmes <i>et al.</i> , 1998 Habel <i>et al.</i> , 2007 Jensen, 1981 Kéry <i>et al.</i> , 2001 Nowicki <i>et al.</i> , 2007 Seifert, 1988 Stankiewicz <i>et al.</i> , 2005 Thomas <i>et al.</i> , 1998 Thomas & Elmes, 2001 WallisDeVries, 2004	<p>Les espèces du genre <i>Maculinea</i>, dont l'Azuré des mouillères, quel que soit l'écotype, forment généralement des petites populations de quelques centaines d'individus (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007). En Europe, les populations comptent souvent moins de cent individus car les surfaces d'habitats favorables encore disponibles ne permettent que rarement d'héberger des populations importantes (LSPN, 1987 ; New, 1993).</p> <p>Dans un milieu favorable, la capacité d'une station est estimée à environ 300 adultes par hectare pour l'écotype « <i>alcon</i> » et entre 450 et 650 adultes par hectare pour l'écotype « <i>rebeli</i> » (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b). Cependant, des variations très fortes de densité sont observées entre les sites. Ainsi, une synthèse de différentes études donne une fourchette de 10 à 1 000 individus par hectare (Mouquet <i>et al.</i>, 2005).</p> <p>Les effectifs peuvent varier de manière importante entre les années, même si ces variations semblent légèrement moins importantes chez <i>Maculinea alcon</i> que chez les autres espèces du même genre (WallisDeVries, 2004 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007). Cependant, un étude comparative entre l'écotype « <i>alcon</i> » et <i>Maculinea teleius</i> réalisée en Italie a montré que cette différence entre espèces pouvait être peu importante et dépendait beaucoup des paramètres locaux (Nowicki <i>et al.</i>, 2005a).</p> <p>En effet, des conditions climatiques défavorables peuvent avoir des conséquences importantes sur la dynamique des populations et peuvent ainsi entraîner des variations d'effectifs. De plus, ces variations ne sont généralement pas synchrones entre des stations proches (Habel <i>et al.</i>, 2007). Les variations peuvent également être liées à des</p>

	interactions densité-dépendantes entre l'Azuré et la fourmi hôte. Ce pourrait d'ailleurs être la principale explication des variations interannuelles observées au sein d'un même site (Nowicki <i>et al.</i> , 2009 ; Dupont, 2010).
Minimum pour une population viable	
<p>Surface minimale pour un noyau de population</p> <p>D'après : Clarke <i>et al.</i>, 1998 Elmes <i>et al.</i>, 1998 Habel <i>et al.</i>, 2007 Jensen, 1981 Kéry <i>et al.</i>, 2001 Nowicki <i>et al.</i>, 2007 Seifert, 1988 Stankiewicz <i>et al.</i>, 2005 Thomas <i>et al.</i>, 1998 Thomas & Elmes, 2001 WallisDeVries, 2004</p>	<p>La surface minimale n'est pas connue, mais des populations peuvent être trouvées sur des petites surfaces. Par exemple, en Pologne, la plupart des stations de l'écotype « <i>alcon</i> » font entre 0,5 et 2 hectares (Stankiewicz <i>et al.</i>, 2005). Cependant, les auteurs précisent que l'espèce est vulnérable dans ce pays : les populations peuvent ne pas être viables à long terme. Il semble que les densités de fourmis hôtes et de plantes hôtes soient également importantes, en plus de la surface de la station en elle-même (WallisDeVries, 2004 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007).</p> <p>Ainsi, une densité importante de fourmières est un paramètre favorisant la stabilité des populations car il faut que les pieds de gentianes où se trouvent les chenilles se situent dans le périmètre d'exploration des ouvrières autour de la fourmière. Par exemple, au Danemark pour la fourmi hôte de l'écotype « <i>rebelli</i> », Jensen (1981 <i>in</i> Dupont, 2010) a montré que cette surface était de 11 m², soit un rayon d'environ 2 mètres. Les résultats sont similaires pour la fourmi hôte de l'écotype « <i>alcon</i> » (Elmes <i>et al.</i>, 1998). A partir de ces résultats, on estime que le nid doit être situé, de manière optimale, dans un rayon de 1 à 2 mètres autour du pied de gentianes (Clarke <i>et al.</i>, 1998 ; Dupont, 2010). En Allemagne, Seifert (1988 <i>in</i> Dupont, 2010) signale que la densité des fourmières de <i>Myrmica schencki</i> varie selon les stations entre 3,35 nids/100 m² et 13,0 nids/100 m² et que celle des fourmières de <i>Myrmica scabrinodis</i> présente une densité moyenne de 19 nids/100 m² mais peut atteindre 109 nids/100 m².</p> <p>L'abondance de la Gentiane est également un facteur important. Clarke <i>et al.</i> (1998) ont montré que la densité optimale de pieds de Gentiane croisettes sur un site est de 1 500 par hectare. Au minimum, une vingtaine de pieds sur la station semble être nécessaire pour permettre à une population d'Azuré de se développer et de perdurer (Kéry <i>et al.</i>, 2001 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). Cependant, il faut que ces pieds soient présents dans le périmètre d'action des fourmis pour être favorables. C'est la combinaison des deux espèces hôtes qui est importante. Ainsi, pour qu'un site puisse accueillir une population viable, il faut que la coexistence plante-fourmi représente au moins 10 % de sa surface (Thomas <i>et al.</i>, 1998 ; Thomas & Elmes, 2001).</p> <p>De plus, il vaut mieux que les pieds de gentianes soient répartis régulièrement sur l'ensemble de la station plutôt que concentré sur certaines zones. En effet, les chenilles sont ainsi mieux réparties et cela limite la compétition intra-spécifique dans les nids de fourmis hôtes. En effet, un même nid ne peut pas héberger plus de 20 chenilles (Habel <i>et al.</i>, 2007).</p>
<p>Effectif minimum pour un noyau de population</p> <p>D'après : Habel <i>et al.</i>, 2007</p>	<p>Des études ont montré que de très petites populations (quelques dizaines d'individus) peuvent se maintenir parfois longtemps, mais elles ne sont pas à l'abri d'extinctions qui peuvent être définitives si d'autres populations ne sont pas présentes à proximité pour recoloniser la station (Habel <i>et al.</i>, 2007).</p>
ÉCHELLE INTER ET SUPRA POPULATIONNELLE	
<p>Structure interpopulationnelle</p> <p>D'après : Arnyas <i>et al.</i>, 2005 Clarke <i>et al.</i>, 1998 Dupont, 2010 Habel <i>et al.</i>, 2007 Louveaux <i>et al.</i>, 2004 Mouquet <i>et al.</i>, 2005 Nowicki <i>et al.</i>, 2007 Thomas <i>et al.</i>, 1998 WallisDeVries, 2004</p>	<p>L'espèce s'organise en métapopulations, avec des ensembles de sous-populations dont la structure spatiale dépend de la distribution des taches d'habitats favorables à l'échelle du paysage (Clarke <i>et al.</i>, 1998 ; Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007). Une métapopulation nécessite des échanges d'individus entre stations. Sa viabilité est donc tributaire de l'agencement spatial des sites renfermant des conditions optimales (Clarke <i>et al.</i>, 1998 ; Dupont, 2010) : elle dépend de la qualité et de la taille des différentes zones d'habitat favorable, ainsi que de leur isolement respectif (WallisDeVries, 2004).</p> <p>Ces paramètres clés se retrouvent également à l'échelle d'une station : l'occupation d'une surface d'habitat favorable dépend de la taille de cette surface, de l'abondance des plantes hôtes et des fourmis hôtes et de la connectivité par rapport aux stations voisines (WallisDeVries, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007).</p> <p>Au sein d'une métapopulation, il peut y avoir des variations d'effectif importantes entre les années et ces variations ne sont généralement pas synchrones entre les stations proches (Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Dupont, 2010). Elles peuvent être liées aux conditions météorologiques, à des inondations temporaires, mais également aux ressources trophiques (inflorescences de la plante hôte et fourmières de la fourmi hôte) et à l'impact du parasitisme. Des modélisations ont montré que ces deux derniers paramètres sont densité-dépendants, ce qui peut provoquer des phénomènes oscillatoires sur l'évolution temporelle des effectifs (Mouquet <i>et al.</i>, 2005 ; Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Dupont, 2010).</p> <p>De plus, les populations (essentiellement les petites) peuvent être soumises à des extinctions locales, avant d'être recolonisées par des individus venant de populations voisines (Thomas <i>et al.</i>, 1998). Ce phénomène est un fonctionnement normal pour une métapopulation. Les grosses populations ne sont pas non plus à l'abri de disparitions occasionnelles liées à des phénomènes stochastiques (Habel <i>et al.</i>, 2007). Par exemple, dans le PNR Brenne, une population a disparu, probablement à cause de conditions climatiques défavorables ayant entraîné un milieu trop humide et donc un retard de la floraison de la Gentiane qui n'était plus synchronisée avec la période de vol de l'Azuré (Louveaux <i>et al.</i>, 2004 <i>in</i> Dupont, 2010).</p> <p>WallisDeVries (2004) ont estimé pour leur étude sur l'écotype « <i>alcon</i> » que des patches d'habitat séparés de plus de 500 mètres pouvaient être considérés comme des populations distinctes. Sur le même écotype, Habel <i>et al.</i> (2007) ont eux choisi de considérer comme populations différentes des surfaces favorables séparées par au moins 250 mètres. Enfin, en Pologne, une métapopulation présente des patches d'habitat favorable séparés par des distances de 300 à 700 mètres et même avec ces distances, les échanges se sont révélés être faibles (Nowicki <i>et al.</i>, 2007).</p>

	<p>La distance maximale entre les différentes populations est directement liée à la capacité de dispersion de l'espèce. Les différentes populations d'une métapopulation doivent donc être espacées d'une distance inférieure au déplacement maximal observé (2 km pour l'écotype « <i>alcon</i> » et 3 km pour l'écotype « <i>rebeli</i> »). Pour que les échanges soient possibles, on estime qu'il faut entre les sites moins de 1 000 mètres pour l'écotype « <i>alcon</i> » et moins de 1 500 mètres pour l'écotype « <i>rebeli</i> » (Dupont, 2010). Par exemple, lors d'une étude en Hongrie sur l'écotype « <i>rebeli</i> », aucun échange d'individus n'a pu être observé entre deux stations séparées de 1,5 kilomètres (Arnyas <i>et al.</i>, 2005). Ces valeurs semblent donc être des maximales. D'une manière générale, au-delà de 2,5 kilomètres environ, les populations peuvent être considérées comme très isolées (WallisDeVries, 2004).</p>
Dispersion et philopatrie des larves/juvéniles	
Age et déroulement de la dispersion	Les déplacements de la chenille sont extrêmement faibles : elles ne participent pas à la dispersion.
Distance de dispersion D'après : Van Dyck <i>et al.</i> , 2000	Les déplacements larvaires n'ont pas été étudiés mais sont faibles (Van Dyck <i>et al.</i> , 2000).
Milieux empruntés et facteurs influents	Les larves se déplacent uniquement sur la plante-hôte où était l'œuf. Elles sont ensuite transportées par une fourmi.
Fidélité au lieu de naissance	Etant donné les faibles déplacements de la larve, elle reste durant tout son développement sur son lieu de naissance.
Mouvements et fidélité des adultes	
Dispersion/émigration D'après : Habel <i>et al.</i> , 2007 Hovestadt, 2005 Nowicki <i>et al.</i> , 2005b WallisDeVries, 2004	<p>Les déplacements entre populations sont dus à des phénomènes d'émigration des adultes à la recherche d'un habitat favorable (nectar ou plante hôte). Il est donc difficile de séparer les déplacements liés à la dispersion des déplacements quotidiens. Néanmoins, il semble que ces déplacements de dispersion soient rares (Hovestadt, 2005). Ainsi, pour l'écotype « <i>rebeli</i> », Nowicki <i>et al.</i> (2005b) estiment entre 2 et 5 % la proportion d'individus effectuant au moins un mouvement inter-sites. Cette proportion n'a pas été estimée pour l'écotype « <i>alcon</i> », mais elle est probablement du même ordre.</p> <p>Chez l'Azuré de la Croisette (écotype « <i>rebeli</i> ») la moyenne des déplacements entre les sites se situe entre 100 et 300 mètres et le maximum de déplacement observé est de 3 kilomètres (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b).</p> <p>L'Azuré des mouillères (écotype « <i>alcon</i> ») a quant à lui une moyenne de déplacements entre les sites située entre 50 et 300 mètres, avec un maximum de déplacement observé de 2 kilomètres (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b). Cependant, une colonisation à une distance de presque 7 kilomètres et une autre à 14 kilomètres ont pu être constatées, sans être observées directement (WallisDeVries, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). Des déplacements longs semblent donc possibles même s'ils restent très rares.</p>
Fidélité au site D'après : Nowicki <i>et al.</i> , 2005b	<p>Compte tenu du caractère annuel de l'espèce, la fidélité au site d'une année sur l'autre ne peut pas être abordée.</p> <p>La fidélité de l'adulte à son site de développement larvaire peut cependant être traitée. Elle peut être considérée comme assez importante, car seuls 2 à 5 % des individus sont considérés comme se déplaçant entre les sites (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b). Les autres restent dans le patch d'habitat d'où ils ont émergés.</p>
Fidélité au partenaire	Compte tenu du caractère annuel de l'espèce, la fidélité au partenaire ne peut pas être abordée.
Milieux empruntés et facteurs influents D'après : Arnyas <i>et al.</i> , 2005 Dover & Settele, 2008 Habel <i>et al.</i> , 2007 Maes <i>et al.</i> , 2004 Nowicki <i>et al.</i> , 2005b Nowicki & Vrabec, 2011	<p>Les zones de lisières et les zones abritées des vents dominants (boisements, haies...) structurent les déplacements des adultes au sein du paysage : ils pourront être enclins à les longer (Arnyas <i>et al.</i>, 2005 ; Dover & Settele, 2008). Mais ils jouent également le rôle de barrières contre la dispersion : des observations montrent que les adultes retournent vers leur habitat favorable quand ils rencontrent une lisière forestière (Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). Selon qu'ils sont parallèles ou en travers de la direction de vol de l'adulte, ces éléments du paysages peuvent donc influencer différemment la dispersion en la favorisant ou en la réduisant.</p> <p>Une étude a également pu montrer un effet de la densité d'adultes sur la dispersion chez deux autres espèces du genre <i>Maculinea</i>. Ainsi, quand la densité devient trop importante, les adultes (et particulièrement les femelles avant la ponte) ont plus tendance à se disperser en dehors du patch afin d'éviter une trop grande concurrence (Nowicki & Vrabec, 2011). Il est probable que ce soit également le cas chez l'Azuré des mouillères, car les paramètres de dispersion sont assez similaires entre les différentes espèces de <i>Maculinea</i> (Nowicki <i>et al.</i>, 2005b).</p>
ÉLÉMENTS FRAGMENTANTS ET STRUCTURE DU PAYSAGE	
Sensibilité à la fragmentation	
La fragmentation des habitats dans la conservation de l'espèce D'après :	<p>Les deux écotypes subissent des menaces différentes du fait de leurs milieux de vie différents.</p> <p>L'Azuré des mouillères (écotype « <i>alcon</i> ») est principalement menacé par la dégradation ou la disparition des zones humides au profit de l'agriculture ou de l'urbanisation, mais surtout par une gestion intensive des prairies qui sont régulièrement amendées alors qu'elles étaient auparavant pâturées de manière extensive (LSPN, 1987 ; Habel</p>

<p>Bachelard, 2008 Dupont & Bachelard, 2010 Habel <i>et al.</i>, 2007 LSPN, 1987 Opie/Proserpine, 2009 Sielezniew & Rutkowski, 2011 WallisDeVries, 2004</p>	<p><i>et al.</i>, 2007).</p> <p>La fermeture des milieux par déprise agricole a également un effet très négatif (WallisDeVries, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). En Auvergne par exemple, où se trouvent les principales populations françaises, il s'agit de la principale menace, suite à l'abandon du pâturage. Par contre, une trop grande pression de pâturage se montre également négative, car les jeunes pieds de Gentiane sont consommés par les bovins (Bachelard, 2008 ; Dupont & Bachelard, 2010). Une gestion hydraulique des marais par drainage est aussi défavorable, car les conditions ne permettent plus le développement de la plante hôte (WallisDeVries, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007).</p> <p>L'Azuré de la Croisette (écotype « <i>rebeli</i> ») est menacé par la modification des pelouses due aux changements des pratiques agricoles et notamment à une évolution des méthodes de fauche (LSPN, 1987). Dans la région Provence-Alpes-Côte-D'azur, les constructions d'infrastructures touristiques, particulièrement les stations de ski, font disparaître des milieux favorables. L'abandon du pâturage extensif peut aussi entraîner la fermeture des milieux et la disparition de sa plante hôte (Opie/Proserpine, 2009).</p> <p>A cause de ces différentes menaces, les surfaces favorables sont fortement réduites, entraînant la disparition de populations et l'isolement des populations restantes à cause de la fragmentation des milieux. La fragmentation est donc un des facteurs les plus importants à prendre en compte pour la conservation de l'espèce, d'autant plus qu'elle a des capacités de dispersion limitées (Habel <i>et al.</i>, 2007).</p> <p>L'isolement des populations entraîne une réduction des échanges d'individus, et donc des flux de gènes. Chez une espèce très proche (<i>Maculinea arion</i>), Sielezniew & Rutkowski (2011) ont montré que l'isolement dû à la fragmentation est le principal facteur expliquant la structure génétique entre les populations. Ainsi, pour les populations les plus isolées, la perte de diversité peut être une cause d'extinction. L'Azuré des mouillères semble être particulièrement bien adapté à survivre en petites populations et pourrait donc être moins sensible à une faible diversité génétique. Mais malgré cela, les petites populations restent plus sensibles que les plus grandes (Habel <i>et al.</i>, 2007). Des événements stochastiques (météorologie, inondations temporaires...) peuvent également contribuer à la disparition d'une population. Ce phénomène d'extinction (stochastique ou par consanguinité) est également valable à long terme pour une population importante (WallisDeVries, 2004).</p> <p>Dans un contexte de métapopulation, il est normal que les populations (souvent les plus petites) subissent des extinctions temporaires suivies de recolonisations (Habel <i>et al.</i>, 2007). Mais si une petite population est trop isolée, le phénomène de recolonisation ne fonctionne plus et l'extinction devient définitive.</p>
<p>Importance de la structure paysagère</p> <p>D'après : Arnyas <i>et al.</i>, 2005 Dupont, 2010 Habel <i>et al.</i>, 2007 Maes <i>et al.</i>, 2004 Nowicki <i>et al.</i>, 2007 Nowicki <i>et al.</i>, 2012 Thomas <i>et al.</i>, 1998 Thomas <i>et al.</i>, 2009 WallisDeVries, 2004</p>	<p>Le paysage optimal pour l'écotype « <i>rebeli</i> » est un complexe d'habitats sur substrat calcaire présentant un réseau de milieux ouverts herbacés. Pour l'écotype « <i>alcon</i> », ce sont des zones humides de plaine ou de moyenne montagne contenant des formations anthropogènes (prairies ou landes) liées à une gestion passée (Dupont, 2010). C'est donc au sein de ces types de paysage que doit se faire la réflexion pour la conservation de cette espèce, en préservant des habitats favorables intégrés dans une matrice permettant la dispersion des adultes.</p> <p>Pour une espèce avec une capacité de dispersion limitée, la préservation de chaque population est très importante et doit être faite en réduisant les menaces locales et en mettant en place une gestion adaptée. La qualité et la taille des zones d'habitat favorable ainsi que leur positionnement par rapport aux autres populations (au centre ou en marge, isolées ou connectées...) sont des paramètres essentiels à prendre en compte (WallisDeVries, 2004). De plus, étant donné le fonctionnement de la métapopulation par extinctions-recolonisations, il est indispensable pour une survie à long terme de l'espèce d'avoir un nombre suffisant de stations favorables afin de maintenir plusieurs populations dans le rayon de dispersion de l'espèce (Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007).</p> <p>La connexion entre les sites à l'échelle du paysage est une nécessité pour permettre une dynamique de type métapopulation durable. Le plus efficace est de maintenir ou recréer une densité importante de stations favorables, même de petites dimensions, qui pourront servir d'étapes entre des populations éloignées (Thomas <i>et al.</i>, 1998 ; Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Thomas <i>et al.</i>, 2009). Ainsi, pour permettre un bon fonctionnement de la métapopulation, les différentes stations devraient être séparées au maximum par des distances allant de 250 à 700 mètres (WallisDeVries, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007 ; Nowicki <i>et al.</i>, 2007). Au-delà de 2 à 3 kilomètres par contre, les stations seraient trop isolées pour que des échanges réguliers soient possibles.</p> <p>Les adultes préfèrent longer les haies et lisières boisées plutôt que de les traverser, et s'en servent également pour se protéger contre le vent (Arnyas <i>et al.</i>, 2005). Ces éléments du paysage ont donc une grande influence sur les déplacements d'individus et doivent être pris en compte : dans le sens longitudinal, ils peuvent favoriser les échanges entre deux stations. Dans le sens transversal, il pourrait être efficace d'aménager des trouées afin de favoriser le passage de l'espèce.</p> <p>Une étude récente chez des espèces proches (<i>Maculinea nausithous</i> et <i>Maculinea teleius</i>) insiste sur l'importance des bordures de la station de la plante-hôte ainsi que de l'environnement présent à proximité immédiate. En effet, celui-ci jouerait un rôle de refuge pour la fourmi hôte qui pourrait ainsi se développer sans être affaiblie par la présence des chenilles. L'environnement extérieur aux stations de Gentiane permettrait donc le maintien de la population de fourmi hôte nécessaire à la population d'Azuré, et ceci quel que soit le type de milieu naturel tant qu'il est favorable à l'espèce de fourmi hôte (Nowicki <i>et al.</i>, 2012). Les environs des stations doivent donc être pris en compte pour une bonne préservation des Azurés.</p>
<p>Actions connues de préservation/restauration de continuité écologique dédiées à l'espèce</p>	
<p>Éléments du paysage</p>	<p>Élément nécessitant une recherche bibliographique approfondie. Partie à développer lors d'une prochaine mise à jour de cette fiche.</p>

Franchissement d'ouvrages	Élément nécessitant une recherche bibliographique approfondie. Partie à développer lors d'une prochaine mise à jour de cette fiche.
INFLUENCE DE LA MÉTÉOROLOGIE ET DU CLIMAT	
<p>Les conditions météorologiques influencent la durée de vie des adultes ainsi que leurs déplacements (Dupont, 2010). Ainsi, lorsqu'elles ne sont pas favorables au vol (couverture nuageuse ou vent), les adultes s'abritent dans les broussailles et restent immobiles en attendant des conditions plus clémentes (Arnyas <i>et al.</i>, 2005).</p> <p>Aucune information n'a pu être trouvée sur un éventuel impact du changement climatique sur l'Azuré des mouillères et l'Azuré de la Croisette.</p>	
POSSIBILITÉS DE SUIVIS DES FLUX ET DÉPLACEMENTS	
<p>Des études de capture-marquage-recapture ont déjà été effectuées sur cette espèce (Maes <i>et al.</i>, 2004 ; Habel <i>et al.</i>, 2007). Des études génétiques ont également été menées (Sielezniew & Rutkowski, 2011). Ces deux types d'études ont donné des résultats intéressants et pourraient donc être reproduites.</p>	
ESPÈCES AUX TRAITS DE VIE SIMILAIRES OU FRÉQUENTANT LES MÊMES MILIEUX	
<p>Il y a en France trois autres espèces du genre <i>Maculinea</i> : l'Azuré du Serpolet (<i>M. arion</i> (Linné, 1758)), l'Azuré de la Sanguisorbe (<i>M. teleius</i> (Bergsträsser, 1779)) et l'Azuré des paluds (<i>M. nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)) qui ont toutes été retenues comme espèces de cohérence nationale TVB, respectivement dans 14, 4 et 3 régions. Ces espèces ont une écologie et des paramètres de mobilité assez similaires à ceux de l'Azuré des mouillères. Cependant, les habitats sont différents. Le document du Plan national d'actions (PNA) en faveur des <i>Maculinea</i> (Dupont, 2010) ainsi que la publication de Nowicki <i>et al.</i> (2005b) donnent de bonnes indications sur les traits de vie de ces espèces. De plus, <i>M. arion</i> bénéficie d'une fiche de synthèse bibliographique dédiée.</p> <p>De nombreux autres Rhopalocères sont également oligophages et donc spécialisées dans leur habitat. Notamment, plusieurs espèces de la famille des Lycaenidae laissent supposer une faible capacité de dispersion à cause de leur petite taille. Certaines d'entre elles vivent dans des milieux proches de ceux de l'Azuré des mouillères (pelouses sèches ou prairies humides selon l'écotype) et ont également été désignées espèces de cohérence nationale pour la TVB. Elles peuvent être considérées selon la même approche que l'Azuré des mouillères. Néanmoins, une recherche bibliographique spécifique demeure nécessaire pour connaître précisément les facteurs ayant un impact sur la dynamique des populations de ces espèces.</p>	

> Rédacteurs :

Florence MERLET, Office pour les insectes et leur environnement (Opie)
Pascal DUPONT, Muséum national d'Histoire naturelle - Service du patrimoine naturel

> Relecteurs :

Xavier HOUARD, Office pour les insectes et leur environnement (Opie)
Raphaëlle ITRAC-BRUNEAU, Office pour les insectes et leur environnement (Opie)

> Bibliographie consultée :

ARNYAS E., BEREZKI J., TOTH A., & VARGA Z. (2005). Results of the mark-release-recapture studies of a *Maculinea rebeli* population in the Aggtelek karst (N Hungary) between 2002-2004. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Pages 111-114.

ARNYAS E., BEREZKI J., TOTH A., PECSENYE K. & VARGA Z. (2006). Egg-laying preference of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. *European Journal of Entomology*. Volume 103. Pages 587-595.

BACHELARD P. (2008). *Les espèces du genre Maculinea en région Auvergne*. Société d'histoire naturelle Alcide-d'Orbigny. 27 pages.

CHYLOVA T. & MÜNZZBERGOVA Z. (2008). Past land use co-determines the present distribution of dry grassland species. *Preslia*. Volume 80. Pages 183-198.

CLARKE R.T., THOMAS J.A., ELMES G.W., WARDLAW J.C., MUNGUIRA M.L. & HOCHBERG M.E. (1998). Population modeling of the spatial interactions between *Maculinea rebeli* their initial foodplant *Gentiana cruciata* and *Myrmica* ants within a site. *Journal of Insect Conservation*. Volume 2, numéro 1. Pages 29-37.

CLARKE R.T., MOUQUET N., THOMAS J.A., HOCHBERG M.E., ELMES G.W., TESAR D., SINGER A. & HALE J. (2005). Modelling the local population dynamics of *Maculinea* and their spatial interactions with their larval foodplant and *Myrmica* ant species. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Pages 115-119.

DOVER J. & SETTELE, J. (2008). The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation*. Numéro 13. Pages 3-27.

- DUPONT P. (2010). *Plan national d'actions en faveur des Maculinea*. Office pour les insectes et leur environnement – Ministère de l'Ecologie, du Développement durable, des Transports et du Logement. 138 pages.
- DUPONT P. & BACHELARD P. (2010). Pâturage ou fauche ? Le cas de la gestion conservatoire de l'Azuré des mouillères dans les zones humides. In : LUMARET J.-P., dir. (2010). *Pastoralismes et entomofaune*. Pastum hors-série. AFP, CEFE et Cardère éditeur. 128 pages.
- ELMES G. W., THOMAS J. A., WARDLAW J. C., HOCHBERG M. E., CLARKE R. T. & SIMCOX D. J. (1998). The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*. Volume 2, numéro 1. Pages 67-78.
- FORGEOT D. (2007). *Densité des nids et activité des fourmis hôtes de Maculinea alcon D.&S., 1775 sur la lande du Camp, influence de l'habitat et du mode de gestion*. Rapport de stage, Master 2 Environnement et Aménagement, Université de Metz. 51 pages.
- HABEL J.-C., SCHMITT T., HÄRDTLE W., LÜTKEPOHL M. & ASSMANN T. (2007). Dynamics in a butterfly-plant-ant system: influence of habitat characteristics on turnover rates of the endangered lycaenid *Maculinea alcon*. *Ecological Entomology*. Volume 32, numéro 5. Pages 536-543.
- HOVESTADT T. (2005). A review of the role of dispersal for population persistence in *Maculinea*. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Page 120.
- JENSEN T.F. (1981). Distribution and density of nests of *Myrmica schencki* Emery in a sandy heath area in Jutland. *Natura Jutlandica*. Volume 19. Pages 67-72.
- KÉRY M., DIETHART M. & FISCHER M. (2001). The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology*. Numéro 89. Pages 418-427.
- KORÖSI A. (2005). Habitat-use of wetland *Maculinea* species – a case study. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Page 132.
- LAFRANCHIS T. (2000). *Les Papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope, Mèze, Collection Parthénope, 448 pages.
- LIGUE SUISSE POUR LA PROTECTION DE LA NATURE (LSPN), collectif. (1987). *Les papillons de jour et leurs biotopes*. Pro Natura, Bâle. 512 pages.
- LOUVEAUX A., DREUILLIAUX J.M., LHONORE J., DUMEIGE B. & MERCIER J.L. (2004). *Bilan de l'écologie et des interactions entre Maculinea alcon, Gentiana pneumonanthe et Myrmica sp. sur le site du marais de l'Ozance/Brenne*. Rapport final du programme de recherche 2001-2003 pour le PNR Brenne, financé par la Diren Centre. 57 pages.
- MAES D., VANREUSEL W. TALLOEN W. & VAN DYCK H. (2004). Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium. *Biological Conservation*. Volume 120. Pages 229-241.
- MAURIN H. & KEITH P. (1994). *Inventaire de la faune menacée en France*. WWF, MNHN, Nathan. 175 pages.
- MEYER-HOZAK C. (2000). Population Biology of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) on the Chalk Grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and Implications for Conservation. *Journal of Insect Conservation*. Volume 4, numéro 2. Pages 63-72.
- MOUQUET N., BELROSE V., THOMAS J.A., ELMES G.W., CLARKE R.T. & HOCHBERG M.E. (2005). Conserving community modules: a case study of the endangered Lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. *Ecology*. Volume 86, numéro 12. Pages 3160-3173.
- NEW T.R., coord. (1993). *Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies)*. UICN, Gland. 173 pages.
- NOWICKI P., BONELLI S., BARBERO F. & BALLETO E. (2005a). Population dynamics in the genus *Maculinea* revisited: comparative study of sympatric *M. alcon* and *M. teleius*. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Pages 136-139.
- NOWICKI P., SETTELE J., THOMAS J.A. & WOYCIECHOWSKI M. (2005b). A review of population structure of *Maculinea* butterflies. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Pages 144-149.
- NOWICKI P., PEPKOWSKA A., KUDLEK J., SKORKA P., WITEK M., SETTELE J. & WOYCIECHOWSKI M. (2007). From metapopulation theory to conservation recommendations: Lessons from spatial occurrence and abundance patterns of *Maculinea* butterflies. *Biological Conservation*. Volume 140. Pages 119-129.
- NOWICKI P., BONELLI S., BARBERO F. & BALLETO E. (2009). Relative importance of density-dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia*. Volume 161, numéro 2. Pages 227-239.
- NOWICKI P. & VRABEC V. (2011). Evidence for positive density-dependent emigration in butterfly metapopulations. *Oecologia*. Vol. 167. Pages 657-665.
- NOWICKI P., HALECKI W. & KALARUS K. (2012). All natural habitat edges matter equally for endangered *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect conservation*. Online first (mai 2012).

OOSTERMEIJER J.G.B., VAN'T VEER R. & DEN NIJS J.C.M. (1994). Population Structure of the Rare, Long-Lived Perennial *Gentiana pneumonanthe* in Relation to Vegetation and Management in the Netherlands. *The Journal of Applied Ecology*. Volume 31, numéro 3. Pages 428-438.

OPIE/PROSERPINE (2009). Atlas des papillons de jour de Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Naturalia Publications, Turriers. 192 pages.

SCHÖNROGGE K., WARDLAW J.C. THOMAS J.A. & ELMES G.W. (2000). Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Volume 1445. Pages 771-777.

SEIFERT B. (1988). A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*. Volume 62, numéro 30. Pages 1-75.

SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. 313 pages.

SIELEZNIEW M. & RUTKOWSKI R. (2011). Population isolation rather than ecological variation explains the genetic structure of endangered myrmecophilous butterfly *Phengaris (=Maculinea) arion*. *Journal of Insect Conservation*. Numéro 16, volume 1. Pages 39-50.

STANKIEWICZ A.M.; SIELEZNIEW M. & BUSZKO J. (2005). *Maculinea alcon* and *M. rebeli* in Poland: distribution, habitats, host ant specificity and parasitoids. In : SETTELE J., KÜHN E. & THOMAS J.A., coord. (2005). *Studies on Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. Pages 90-93.

THOMAS J.A., CLARKE R.T., ELMES J.A. & HOCHBERG M.E. (1998). Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae). In : DEMPSTER J.P. & MCLEAN I.F.G. (1998). *Insect populations*. Chapman & Hall, London. Pages 261-290.

THOMAS J.A. & ELMES G.W. (2001). Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Volume 268. Pages 471-477.

THOMAS J.A., SIMCOX D.J. & CLARKE R.T. (2009). Successful Conservation of a Threatened *Maculinea* Butterfly. *Science*. Volume 325. Pages 80-83.

UICN France, MNHN, Opie & SEF (2012). *La Liste rouge des espèces menacées en France. Chapitre Papillons de jour de France métropolitaine*. Dossier de presse et résultats disponibles sur le site du comité français UICN (<http://www.uicn.fr/Liste-rouge-papillons-de-jour.html>).

VAN DYCK H., OOSTERMEIJER J.G.B., TALLOEN W., FEENSTRA V., VAN DER HIDDE A. & WYNHOFF I. (2000). Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Volume 267. Pages 861-866.

VAN SWAAY C. & WARREN M. (1999). *Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera)*. Nature and Environment. Numéro 99. 260 pages.

VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., LOPEZ MUNGUIRA M., SASIC M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOF I. (2010). *European Red List of Butterflies*. Publication Office of the European Union, Luxembourg. 60 pages.

WALLISDEVRIES M.F. (2004). A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology*. Volume 18, numéro 2. Pages 489-499.

Site internet du Plan National d'Actions (PNA) en faveur des *Maculinea* (<http://maculinea.pnaopie.fr/>), consulté en août 2012.

> Comment citer ce document :

MERLET F. & DUPONT P. (2012). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de l'Azuré des mouillères (Maculinea alcon (Denis & Schiffermüller, 1775), écotypes alcon et rebeli) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Office pour les insectes et leur environnement & Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 10 pages.