

**Master 2 Environnement et Aménagement  
Spécialité Conservation et Restauration des Ecosystèmes**

**Delphine FORGEOT**

**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**



Maître de stage : M. Antony HANNOK  
Garde Littoral (SyMEL), Lessay

Tuteur universitaire : M. Jean-Nicolas BEISEL  
Enseignant Chercheur (L.B.F.E.), Metz

Soutenu à l'Université Paul Verlaine  
le 19/09/2007

## REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont tout d'abord à Antony, mon maître de stage, pour son aide, sa disponibilité et sa gentillesse. J'espère que tout le mal que tu te donnes pour la lande portera longuement ses fruits.

Je tiens à remercier Hervé Moalic qui m'a donné l'opportunité d'effectuer ce stage.

Un grand merci à Serge Muller, sans qui je n'aurais pu suivre cette formation, et à Jean-Nicolas, toujours là pour me conseiller et m'encourager (les gammars ont pu souffler un peu après mon départ !?!).

Merci également aux collègues, permanents ou de passage, Lili, Mathieu, Anthony, et Edouard. Des moments souvent inédits...

Enfin, je remercie ma famille, ainsi que Julien, Sandra et Bob, qui m'ont soutenue et apporté bonheur et joie au cours de ces derniers mois.

Illustration de Couverture : Chenille de *Maculinea sp.* nourrie par une *Myrmica sp.*  
(Crédit photo : D. A. Murawski)

## SOMMAIRE

<b>I. INTRODUCTION.....</b>	<b>6</b>
<b>II. CONTEXTE DU STAGE.....</b>	<b>7</b>
II. 1. La structure d'accueil.....	7
II. 2. Le site d'étude.....	9
II. 2. a. Présentation générale du site.....	9
II. 2. b. Mesures de gestion en rapport avec la conservation de <i>M. alcon</i> .....	9
<b>III. PRESENTATION DES ORGANISMES ETUDIES.....</b>	<b>11</b>
III. 1. L'Azuré des Mouillères ( <i>Maculinea alcon</i> ).....	11
III. 2. Les <i>Myrmica</i> sp.....	13
III. 3. La gentiane pneumonanthe ( <i>Gentiana pneumonanthe</i> ).....	16
<b>IV. PROTOCOLE.....</b>	<b>17</b>
IV. 1. Les <i>Myrmica</i> de la Lande du Camp.....	17
IV. 1. a. Espèces de <i>Myrmica</i> présentes sur le site.....	17
IV. 1. b. Espèces de <i>Myrmica</i> adoptant <i>M. alcon</i> sur le site.....	18
IV. 2. Densité des fourmilières selon l'habitat et le mode de gestion.....	19
IV. 2. a. Description des quadrats.....	19
IV. 2. b. Cartographie des fourmilières épigées et endogées.....	22
IV. 3. Activité selon l'habitat et le mode de gestion.....	23
IV. 3. a. Distance d'affouragement.....	23
IV. 3. b. Intensité de l'affouragement et du recrutement.....	23
<b>V. RESULTATS.....</b>	<b>24</b>
V. 1. Les <i>Myrmica</i> de la Lande du Camp.....	24
V. 1. a. Espèces de <i>Myrmica</i> présentes sur le site.....	24
V. 1. b. Espèces de <i>Myrmica</i> adoptant <i>Maculinea alcon</i> sur le site.....	25
V. 2. Densité des fourmilières selon l'habitat et le mode de gestion.....	26
V. 3. Activité selon l'habitat et le mode de gestion.....	37
V. 3. a. Distance d'affouragement.....	37
V. 3. b. Intensité de l'affouragement et du recrutement.....	39
<b>VI. DISCUSSION.....</b>	<b>43</b>
<b>VII. CONCLUSION.....</b>	<b>46</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>47</b>

## **SYMBOLES ET ABREVIATIONS :**

H : quadrat ou transect positionné dans la lande hygrophile.  
Hp : quadrat ou transect positionné dans la lande hygrophile pâturée.  
Hf : quadrat ou transect positionné dans la lande hygrophile fauchée.  
M : quadrat ou transect positionné dans la lande mésophile.  
Mp : quadrat ou transect positionné dans la lande mésophile pâturée.  
Mf : quadrat ou transect positionné dans la lande mésophile fauchée.

## **FIGURES**

Figure 1 : Organigramme du SyMEL.

Figure 2 : Situation a. de la Manche et b. de la commune de Lessay. c. Landes de Lessay : Tourbière haute active au premier plan et lande hygrophile au second plan. (Crédit photo : A. Chamiot Prieur).

Figure 3 : Evolution du nombre de pieds de gentianes pneumonanthes et du nombre d'œufs de *M. alcon* sur la réserve de la Lande du Camp (34 ha), entre 2001 et 2006. D'après Hannok, 2007.

Figure 4 : Imago de *Maculinea alcon* sur une gentiane pneumonante, Lande du Camp. (Crédit photo : A. Hannok)

Figure 5 : Cycle de vie de *Maculinea alcon* (Rozier, 2000 ; d'après Lhonoré, 1996).

Figure 6 : Répartition de *Maculinea alcon* en Europe et des fourmis hôtes primaires. D'après Wynhoff, 1998.

Figure 7 : *Gentiana pneumonante* parasitée par *Maculinea alcon*.

Figure 8 : a. Construction et b. pose des cages d'émergence à *Maculinea alcon*, sur des nids de *Myrmica scabrinodis* et *Myrmica ruginodis*.

Figure 9 : Orthophotographie IGN 2002 de la Lande du Camp, et localisation des quadrats.

Figure 10 : Quadrats représentatifs des habitats hygrophiles (H, Hp et Hf) et mésophiles (M, Mp et Mf).

Figure 11 : Moyenne et écart type de la hauteur de végétation dans chaque quadrat.

Figure 12 : Recherche des nids endogés : sol étrepé sur 8 m<sup>2</sup>, et débroussailleur.

Figure 13 : Profil (×20) et face (×40) de (a., b.) *Myrmica scabrinodis*, (c., d.) *Myrmica ruginodis* et (e., f.) *Myrmica rubra*.

Figure 14 : Cartographie des fourmilières sur les quadrats.

Figure 15 : Solarium de *M. scabrinodis* dans la lande a. hygrophile (touradon de molinie, très proéminent et entouré d'eau), b. hygrophile pâturée (bouse sèche), c. mésophile fauchée (molinie et *Ulex minor*) ; d. Solarium de *M. ruginodis* dans la lande mésophile pâturée (mousse d'*Hypnum sp.*).

Figure 16 : Type de support où sont fondés les nids épigés, pour les 6 quadrats et selon l'espèce de fourmis.

Figure 17 : Densité des nids de chaque espèce (R = *Myrmica ruginodis*, S = *Myrmica scabrinodis*, A = Autres espèces) selon le quadrat et les caractéristiques de la végétation.

Figure 18 : Moyenne et écart type de la hauteur de végétation où sont installés les nids (épigés et endogés) des *Myrmica* et fourmis noires (= «autres espèces»), pour l'ensemble des quadrats.

Figure 19 : Distances moyennes d'affouragement (n=10) de *M. ruginodis* et de *M. scabrinodis*.

Figure 20 : Proportion moyenne des pièges occupés par chaque espèce de fourmis, sur chaque transect (n=5).

Figure 21 : Nombre moyen d'ouvrières recrutées sur les pièges à appâts au bout de 3h, selon l'habitat, la gestion et l'espèce (n=5).

## **TABLEAUX**

Tableau 1 : Bio-écologie des 3 espèces de *Myrmica* susceptibles d'héberger *M. alcon* dans son aire de répartition.

Tableau 2 : Principales caractéristiques des quadrats.

## I. INTRODUCTION

L'azuré des mouillères (*Maculinea alcon*) est un Lépidoptère de la famille des Lycaenidae, présent dans les landes humides et les prairies tourbeuses.

Comme tous les papillons du genre *Maculinea*, le cycle de vie de *M. alcon* est remarquable, car il doit obligatoirement impliquer une plante et des fourmis du genre *Myrmica*. Le papillon pond en été sur les gentianes pneumonanthes (*Gentiana pneumonanthe* L., 1753). Une fois éclos, la chenille se nourrit de l'appareil reproducteur de la fleur puis tombe au sol. Si elle est trouvée par une *Myrmica*, elle est adoptée et transportée jusqu'à la fourmilière. Elle est nourrie par les ouvrières via trophallaxie, en échange d'une sécrétion sucrée. L'émergence de l'adulte a lieu l'été suivant.

Sa fourmi hôte principale varie selon la zone géographique (Als *et al.*, 2001). Il peut s'agir de *Myrmica scabrinodis* Nyl., 1846, *M. ruginodis* L., 1758, ou *M. rubra* L., 1758. Elles peuvent cohabiter sur le même site et leur distribution dépend des micro-habitats présents.

*Maculinea* fait partie des genres de lépidoptères les plus en danger au monde (Livre Rouge des Invertébrés, 1983), du fait de la spécialisation de son cycle de vie combinée à la disparition de ses habitats. La déprise agricole, l'intensification et le drainage sont parmi les principaux responsables. Ils peuvent détruire un biotope en une ou deux saisons (Elmes & Thomas, 1992).

Toutes les espèces européennes (*M. arion* L., *M. alcon* D. & S., *M. nausithous* B., *M. teleius* B., *M. rebeli* H.) sont concernées et bénéficient d'un statut de protection communautaire (Convention de Berne, Directive Habitat) ou nationale.

Le rôle des fourmis pour la conservation des *Maculinea* fut attesté suite à la disparition en 1979 de *Maculinea arion* en Grande Bretagne malgré la création de 6 réserves naturelles (Elmes & Thomas, 1992). Il est reconnu de nos jours qu'elles constituent le facteur clé dont vont dépendre la taille, la stabilité et la persistance des populations de *Maculinea* (Elmes *et al.*, 1998).

En dépit de cela, les travaux concernant les *Myrmica* sont rares et les efforts de gestion les prennent peu en compte, se focalisant plutôt sur la plante hôte (Munguira & Martin, 1999). En France, l'espèce de fourmi hôte primaire a été identifiée avec certitude sur 3 sites seulement (Sarthe, Brenne et marais de Lavours), ce qui révèle des lacunes même à l'échelle nationale.

Ce travail consiste tout d'abord à déterminer la capacité potentielle des *Myrmica* hôtes à adopter les chenilles, selon les modalités de gestion du site. Pour cela, la densité des nids, ainsi que la distance et l'activité d'affouragement sont étudiés. Les expériences sont menées dans 2 types d'habitats (lande hygrophile et lande mésophile), soumis au pâturage, à la fauche, ou sans gestion.

Puis dans la partie discussion, ces données sont mises en relation avec les exigences bioécologiques de *Maculinea alcon* et des gentianes. Les éventuels secteurs puits du site pour le papillon sont déterminés (adoption nulle ou réduite des chenilles tombant des gentianes) et les préconisations de gestion sont définies pour assurer sa pérennité.

L'étude se fait sur la Lande du Camp, un espace naturel à fort enjeu pour la conservation de *M. alcon* dans l'ouest de la France. Elle est située à Lessay dans le département de la Manche (Basse-Normandie) et fait partie du site Natura 2000 « Havre de Saint Germain sur Ay et Landes de Lessay ». Ses 113 ha sont propriétés du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres (CELRL) depuis 1998, et sont gérés par le Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL).

## **II. CONTEXTE DU STAGE**

### **II. 1. La structure d'accueil**

Le SyMEL est un établissement public basé à Saint-Lô. Il regroupe 8 communautés de communes et le Conseil Général de la Manche. Son rôle principal consiste à gérer les 40 sites du département acquis par le Conservatoire du Littoral, qui totalisent une surface de 4000 ha.

Il est essentiellement financé grâce à la « taxe départementale des espaces naturels sensibles » (TDENS).

Outre le pôle administratif et documentaire, l'équipe se compose de 11 gardes littoraux, assistés par 3 techniciens (figure 1).

p. 5 : Figure 1 : Organigramme du SyMEL.

Comité syndical du SyMEL

PRESIDENTE : **R. BRECY**

VICE-PRESIDENTS : **H-J. DEWITTE** et **B. POTTIER**



DIRECTEUR : **H. MOALIC**



**POLE ADMINISTRATIF ET FINANCIER**

Adjoint administratif  
et financier

**D. JOURDAN**

*Préparation, exécution budgétaire.  
Demandes de subventions.  
Gestion carrières, plan Formation.  
Affaires sociales.*

Secrétariat

**C. DESREE**  
**A. EDOUARD**  
**H. ROSEC**

*Direction.  
Convention agri, secrétariat du personnel.  
Bons de commande, bibliothèque, site Internet.*

**POLE GESTION**

Suivi de la gestion

**T. GALLOO**

*Suivi des plans de gestion.  
Définition de protocoles de gestion. Suivis scientifiques.*

Suivi agricole

**A. LECHEVALIER**

*Elaboration/suivis conventions gestion agricole.  
Cahier des charges d'exploitation.  
Projets de pastoralisme, suivi d'études transversales.  
Relations avec profession agricole.  
Veille politiques agricoles nationales/européennes.*

Programme HEATH

**E. OULHEN**

*Chargé de mission.*



**POLE DOCUMENTAIRE, ACCUEIL DU PUBLIC**

Fonds documentaire

**J. BECAR**

*Constitution, organisation.  
Classement fonds documentaire.*

Coordination technique & sécurité

**E. NEUVILLE**

*Aménagements, signalétique,  
promotion, communication.*



**GARDES LITTORAU**

**T. ABIVEN, W. ARDLEY, R. BION, C. BONNISSANT, M. DAVID, L. GABET, A. GUIGNY, A. HANNOK, S. HOULLER, C. LECONTE, Y. MOUCHEL**

*Surveillance des sites. Entretien courant des aménagements. Relations avec les usagers. Accueil du public - animations. Organisation et suivi de chantiers. Suivis scientifiques.*

## II. 2. Le site d'étude

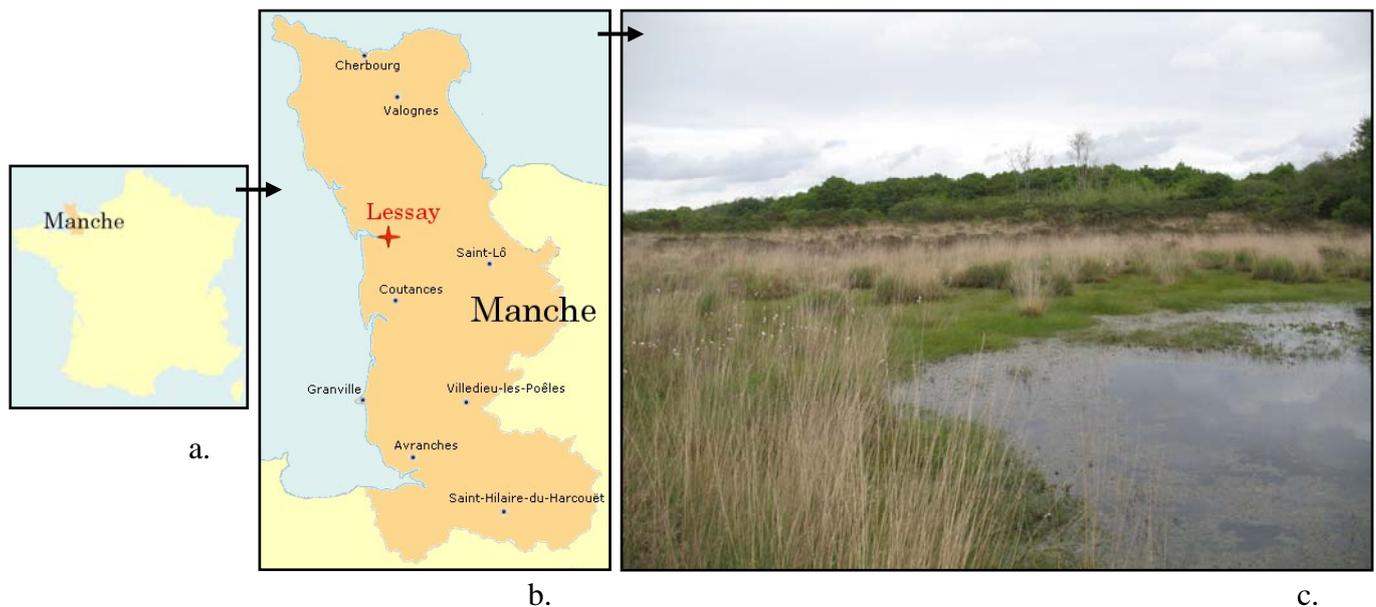
### II. 2. a. Présentation générale du site

La Lande du Camp s'étend sur une surface de 113 ha au niveau de la commune de Lessay (département de la Manche ; figure 2. a. et 2. b.). Elle est propriété du Conservatoire du Littoral et sa gestion a été confiée au SyMEL. Elle fait partie du site Natura 2000 intitulé « Landes de Lessay et havre de Saint Germain-sur-Ay » et constitue une des dernières grandes landes ouvertes des Landes de Lessay.

Elle est constituée d'une mosaïque d'habitats allant de la tourbière à la lande mésoxérophile, à valeur patrimoniale régionale et européenne. Elle compte en outre une tourbière haute active, prioritaire au titre de la Directive Habitat Faune Flore (figure 2. c.).

Comme toutes les landes océaniques, elle est dominée par les fruticées (arbrisseaux héliophiles tels que les bruyères et les ajoncs), qui se développent sur un sol pauvre et acide.

Des mares, des trous de bombes, ainsi que de petits bosquets de feuillus et de pins parsèment sa surface. Ils contribuent à augmenter la biodiversité du site en offrant protection, gîte, et nourriture pour de nombreuses espèces.



**Figure 2 :** Situation a. de la Manche et b. de la commune de Lessay.

c. Landes de Lessay : Tourbière haute active au premier plan et lande hygrophile au second plan (crédit photo : A. Chamiot Prieur).

### II. 2. b. Mesures de gestion en rapport avec la conservation de *M. alcon*

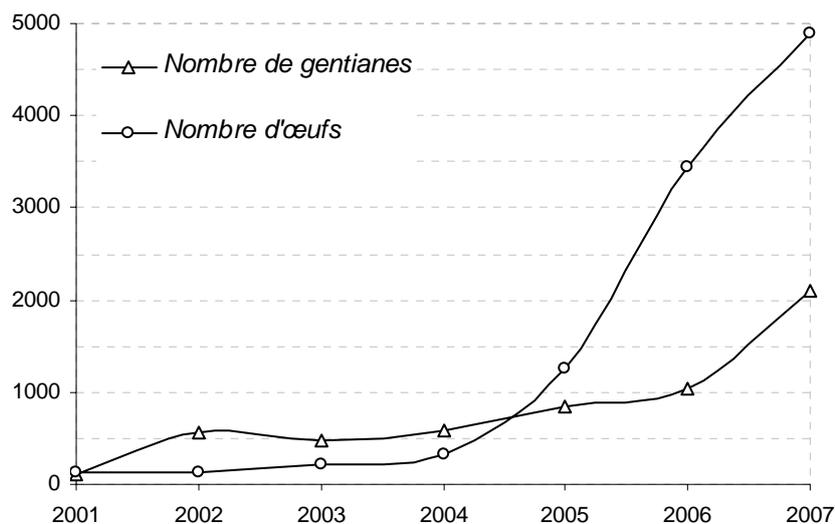
La Lande du Camp est un site à fort enjeu pour la conservation de *M. alcon*. Elle se situe en effet au centre des Landes de Lessay, elles mêmes regroupant les seuls sites qui accueillent cette espèce dans la Manche.

Le Plan de Gestion 2001-2006 a été élaboré par le Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement (CPIE) du Cotentin. Il comporte une partie sur *M. alcon* et *G. pneumonanthe*, mais n'aborde pas concrètement le problème des interactions avec *Myrmica sp.*

Du pâturage extensif a été mis en place depuis 2002 pour stopper le processus naturel de fermeture du milieu qui s'opère depuis la déprise agricole, et pour favoriser les éricacées et les plantes landicoles patrimoniales (Hannok, 2007). En 2006, c'est un troupeau composé de 15 vaches, 60 moutons et 12 chèvres qui a exercé une pression d'environ 0,17 UGB.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> (Unité de Gros Bétail) sur une surface de 34 ha (Z. 1. de la figure 9). Le bétail est retiré vers le 20 juillet afin qu'il ne consomme pas la gentiane (Hannok, 2007) puisqu'il s'avère que cette plante est appétente pour les animaux.

Un suivi annuel du nombre d'œufs sur l'inflorescence des gentianes au niveau de la zone pâturée révèle, en parallèle, une multiplication de l'effectif populationnel par près de 33 en l'espace de 5 ans (figure 3).

Au cours de cette même période, l'effectif des gentianes pneumonanthes a été multiplié par 10 (figure 3). Les individus sont majoritairement observés au niveau des coulées (sente créée par le passage répété des animaux). En effet, elles constituent un micro-habitat favorable à la germination de la plante (Symes & Day, 2003).



**Figure 3:** Evolution du nombre de pieds de gentianes pneumonanthes et du nombre d'œufs de *M. alcon*, sur la réserve de la Lande du Camp (34 ha) entre 2001 et 2006. D'après Hannok, 2007.

Plusieurs secteurs ont également été fauchés, comme préconisé dans le Docob du site du « Havre de Saint-Germain-sur-Ay et Landes de Lessay » (1999). Entre autres, une fauche en plein (grande surface, d'un seul tenant) avec exportation de 1,5 ha en lande mésophile été effectuée en 2004. Une recrudescence de la molinie dès l'année n+1 a été constatée dans ce secteur, ainsi qu'une augmentation des gentianes et des œufs de *M. alcon*. Cependant, rien ne prouve que le cycle reproductif du papillon puisse s'achever dans cet habitat, où l'adoption des chenilles par les *Myrmica* demeure incertaine. Il en va de même pour un secteur en lande hygrophile, fauché en 2003 puis pâturé.

Déterminer si ces gestions engendrent ou non un puits lors pour la population des *Maculinea* constitue un des objectifs de la présente étude, qui sera incluse dans la révision du plan de gestion (Chamiot Prieur, 2007).

### III. PRESENTATION DES ORGANISMES

#### III. 1. L'azuré des mouillères (*Maculineaalcon*)

##### Généralités

*M.alcon* est un Lépidoptère de la famille des Lycaenidae. L'imago a une envergure de 35 à 40 mm. Le recto des ailes des mâles est bleu foncé. Celui des femelles est brun avec des reflets bleus à la base. Le verso des ailes des deux sexes est gris brun avec une série de points noirs, et permet de déterminer l'espèce.



Figure 4 : Imago de *Maculineaalcon* sur une gentiane pneumonanthe, Lande du Camp. (Crédit photo : A. Hannok)

Ce papillon est présent dans les prairies humides et les zones tourbeuses. On l'observe dans 29 pays, de l'Europe de l'ouest jusqu'à la Chine (Lhonoré, 1998). Sa répartition est la seconde plus importante du genre mais est discontinue et en régression (figure 6).

En France, *M.alcon* subsiste en petites populations dispersées, en particulier dans l'Ouest et l'Est du pays. Les plus grandes populations sont recensées dans la Sarthe (Lhonoré, 1992). L'espèce est absente au Sud, ce qui entraîne un isolement complet entre les populations françaises et les populations espagnoles (Munguira & Martin, 1999).

##### Biologie et écologie

Le cycle de *M.alcon* est univoltin et nécessite la présence de deux autres organismes : la gentiane pneumonanthe et des fourmis du genre *Myrmica* (figure 5).

La période de reproduction se situe en juillet-août. Une femelle pond environ 80 œufs sur des boutons de gentianes pneumonanthes, au cours d'une dizaine de jours. Ils mesurent entre 0,7 et 0,8 mm de diamètre et sont groupés en moyenne par 8. Après éclosion, les

chenilles se nourrissent des étamines puis des ovaires de la plante. Aux cours de ce stade, elles réalisent trois mues, et seules quelques individus par corolle survivent jusqu'au dernier stade (un à deux d'après Lhonoré, 1998 ; 6 à 8 d'après Elmes & Thomas, 1987).

Selon la majorité des publications, la femelle *Maculinea* ne serait pas capable de détecter les fourmilières-hôtes et pondrait donc de façon aléatoire sur les gentianes (Elmes & Thomas, 1992 ; Fiedler, 1991 ; Hochberg *et al.*, 1994). Cependant, d'autres sources font état d'une relation entre le lieu de ponte et la présence de nids de *Myrmica* (Scheper *et al.*, 1995, dans Rozier, 1999 ; van Dyck *et al.*, 2000). Les auteurs évoquent l'hypothèse d'une reconnaissance soit de l'hôte, soit de variables environnementales corrélées avec la présence de l'hôte (Fiedler *et al.*, 1996, dans Rozier, 1999).

2 à 3 semaines après la date de ponte, les chenilles tombent au sol, généralement à une heure où l'activité des *Myrmica* est à son maximum (Elmes *et al.*, 1991). Si la *Myrmica* hôte trouve une chenille, elle l'examine tactilement. La chenille émet alors des phéromones qui imitent celles de la fourmi et est prise en charge jusqu'au nid. L'attractivité de la chenille diminue au cours du temps (Als *et al.*, 2001) et elle est condamnée si elle n'est pas trouvée dans les 2 jours (Thomas, 1977 ; Thomas *et al.*, 1989). De plus, si elle est trouvée par une autre espèce, elle sera traitée en tant que proie.

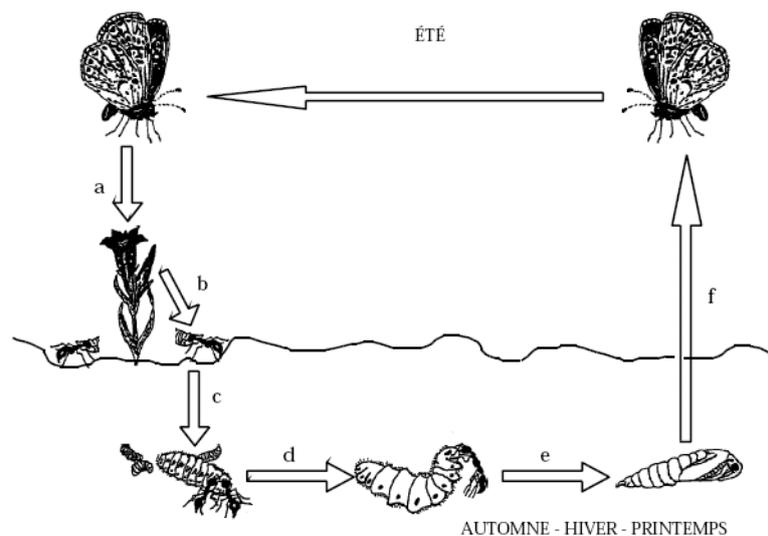


Figure 5 : Cycle de vie de *Maculinea alcon* (Rozier, 2000 d'après Lhonoré, 1996).

a. Ponte des œufs sur les gentianes pneumonanthes ; b. Adoption des chenilles par *Myrmica sp.* ; c. Transport des chenilles dans la fourmilière ; d. Soins et échanges trophallaxiques ; e. Nymphose ; f. Emergence des imagos.

*M. alcon* est une espèce « coucou » : une fois dans le nid, la chenille continue à mimer la larve de fourmi et est donc traitée comme si elle faisait partie du couvain. Elle est directement nourrie par les ouvrières via trophallaxie (régurgitation du contenu du jabot) (Elfferich 1963, Elmes *et al.* 1991a, Elmes & Thomas 1992). En contrepartie, les fourmis lèchent la substance sucrée et protéinée que la chenille secrète par des glandes abdominales.

La stratégie évoluée des espèces coucou (*M. alcon* et *M. rebeli*) permet une bonne coexistence avec les fourmis. Le nombre de chenilles hébergées est six fois plus élevé que chez les espèces prédatrices (*M. arion*, *M. teleius* et *M. nausithous*), soit 6 chenilles en moyenne dans un nid (Thomas & Elmes, 1998).

La nymphose de la chenille se déroule au sommet du nid lors de l'été suivant. L'émergence a lieu 3 à 4 semaines après, dans la matinée et en fin d'après midi. Le papillon sort immédiatement et développe ses ailes en 30 minutes (Lhonoré, 1998).

### **Menaces, statut et mesures de protection**

De récents phénomènes tels que la déprise agricole, l'intensification des pratiques, le drainage, l'urbanisation et le tourisme modifient les milieux et menacent d'extinction les 5 espèces de *Maculinea* en Europe de l'ouest (Munguira & Martin, 1999).

L'établissement de populations viables est d'autant plus difficile qu'il requière la présence simultanée des deux hôtes.

En Bretagne et en Normandie, c'est l'abandon des prairies suivi par la fermeture du milieu par les ligneux qui est principalement à l'origine de la régression de *M. alcon* (Munguira & Martin, 1999).

*M. alcon* est une espèce catégorisée « en danger » sur la Liste Rouge nationale (inventaire de la faune menacée de France). Elle bénéficie d'une protection nationale, d'après les décrets du 3 août 1979 et du 22 juillet 1993.

Elle est également citée dans la Liste Rouge internationale (statut UICN 2003) en tant qu'espèce quasi-menacée (« NT » = near threatened).

On sait désormais que leur conservation passe par une gestion des habitats qui optimise la population des *Myrmica* hôtes (Elmes *et al.*, 1998 ; Elmes & Thomas, 1992). Malgré cela, les mesures de gestion se focalisent principalement sur la gentiane pneumonanthe (Munguira & Martin, 1999 ; cf. chapitre III. 3.).

### **III. 2. Les *Myrmica* sp.**

#### **Généralités**

Les fourmis comptent près de 20000 espèces, dont seulement la moitié est décrite (Hölldobler & Wilson, 1990, dans Brandão, 2000). Nombreuses sont celles qui jouent un rôle important dans l'écosystème : espèces architectes, intervention dans la dissémination des graines, dans la chimie du sol (Lenoir *et al.*, 2001 et Dauber & Wolter 2000, dans Dauber *et al.* 2006), interactions avec des champignons, des plantes, des animaux (Schultz & McGlynn, 2000).

Ces hyménoptères, communes en Europe, font partie de la famille des Myrmicidae. 100 espèces sont dénombrées, dont 12 espèces en Europe de l'ouest qui sont des hôtes potentiels de larves de *Maculinea* (Elmes *et al.* 1998 ; Wardlaw *et al.* 1998).

## Biologie et écologie

Les vols nuptiaux des *Myrmica* s'effectuent en été, généralement localement (à une dizaine de mètres du nid, plus rarement à une centaine de mètres) et au-dessus d'un élément remarquable du paysage (arbre, butée, rochers...) (Elmes *et al.*, 1998).

Le développement des larves dure 8 semaines (biblio) et une structure épigée (le solarium) est parfois construite afin qu'elles se développent à la chaleur.

Un nid compte généralement 200 à 500 ouvrières. La distribution agrégative des colonies indique que des zones sont plus propices que d'autres pour la nidification (Elmes, 1974b). Elle dépend de facteurs biotiques et abiotiques, tel que la température, l'humidité du sol, l'ombrage (éléments liés à la structure végétale), la profondeur du sol disponible, les ressources alimentaires, et la position des nids voisins (Braschler & Baur, 2003).

Le succès des *Myrmica* dans les zones marécageuses serait dû à la petite taille de leur nid par rapport à celui des Formicines (elles peuvent s'installer sur des sites propices même de surface réduite).

La structure peut persister plus ou moins longtemps, selon le site occupé (touradon, dépression...) : un nid construit dans une dépression sera d'avantage sujet aux inondations et aura certainement une courte durée. La colonisation de nouveaux habitats peut être rapide au printemps, et se raréfie à l'automne (Léonard & Herbers, 1986, dans Rozier, 1999).

Malgré cette mobilité et d'après Elmes *et al.* (1998), la colonie reste la meilleure unité pour décrire la population de *Myrmica*, que ce soit pour l'étude de ces fourmis ou pour la conservation des *Maculinea*. Elle intègre en effet les préférences écologiques des ouvrières et de la reine, notamment via le choix du site de nidification (Johnson, 1992, dans Bestelmeyer *et al.*, 2000). De plus, une estimation du nombre de nids permet de connaître le nombre d'individus reproducteurs de la population (Crozier *et al.*, 2005, dans Schlick-Steiner, 2006).

Les ouvrières réalisent la collecte de nourriture en affourageant de façon aléatoire aux alentours du nid. Cette activité dépend du climat, de la date et de l'heure. Elle intervient plus particulièrement entre 8-10h et 16-19h (Elmes & Thomas, 1992 ; Elmes & Wardlaw, 1982a) sous un ciel couvert (Wardlaw *et al.*, 1998). Si une source de nourriture est trouvée, l'ouvrière (appelée guildes fourrageuse) rentre au nid en traçant sur son passage un chemin phéromonal.

La Théorie du Fourrage Optimum (Optimal Foraging Theory ; Pereira da Silva,...) précise que les déplacements menant à la source de nourriture sont coûteux en temps et en énergie. Un codage permet aux individus de maximiser leur fitness : si la source est attractive, proche, et qu'il n'y a pas de concurrentes, la concentration en phéromones déposés est importante et l'ensemble des ouvrières va se diriger sur cette route ; à l'inverse, si la source est éloignée, peu attractive, et qu'elle nécessite des combats avec des concurrentes, la concentration est faible et les ouvrières se partageront entre les différentes routes existantes.

Les données bibliographiques recensent plusieurs impacts de la structure de l'habitat sur l'affouragement :

- elle influence directement le micro-climat (insolation, humidité, température) ; l'activité des *Myrmica* diminue si la température du sol est trop élevée (Elmes *et al.*, 1991b) ;
- le comportement de l'animal (orientation, vitesse du déplacement) peut être modifié (Melbourne, 1999).
- si elle est complexe, elle peut engendrer un effet de dilution (Melbourne, 1999) : un habitat est un espace tridimensionnel où les fourmis évoluent verticalement et horizontalement ; s'il est couvert d'une végétation dense, il y a d'avantage de surface à prospecter.

Pour finir, les *Myrmica* sont des espèces subordonnées, c'est à dire non territoriales. Elles peuvent se trouver à proximité et avoir des territoires de prospection qui se chevauchent (Rozier, 1999), et auraient un comportement de défense uniquement à proximité directe du nid (Elmes *et al.*, 1998).

### Les fourmis hôtes de *M. alcon*

*M. alcon* est le seul du genre à avoir plusieurs espèces de fourmis hôtes potentielles : *M. rubra*, *M. ruginodis*, et *M. scabrinodis*. Cependant, même si plusieurs d'entre elles peuvent coexister sur un même site, une seule en général (l'hôte primaire) héberge le papillon. Quelques uns sont parfois hébergés par l'hôte secondaire, mais la survie des chenilles dans le nid est alors plus faible (Lhonoré, 1998).

Cette spécificité pourrait s'expliquer par le fait que le taxon *M. alcon* regroupe des espèces cryptiques qui ont pour origine un isolement géographique, et qui se croisent très peu de nos jours (Gadeberg & Boosma, 1997 ; Lhonoré, 1998).

En France, l'hôte principal est *M. scabrinodis*. En 1996, une étude d'Elmes *et al.* basée sur l'observation de l'émergence des papillons et l'excavation de nids de *Myrmica* n'a pas signalée d'hôte secondaire. Dans les stations du Nord (Bretagne, Normandie et Sarthe), il fait parfois mention d'un hébergement possible par *M. ruginodis*, mais aucune expérience n'est publiée.

*M. scabrinodis* est également l'hôte principal en Espagne, *M. rubra* en Europe du nord, et *M. ruginodis* remplit ce rôle dans la zone intermédiaire (figure 6).

Des données bibliographiques sur la bio-écologie des trois espèces sont synthétisées dans le tableau 1.

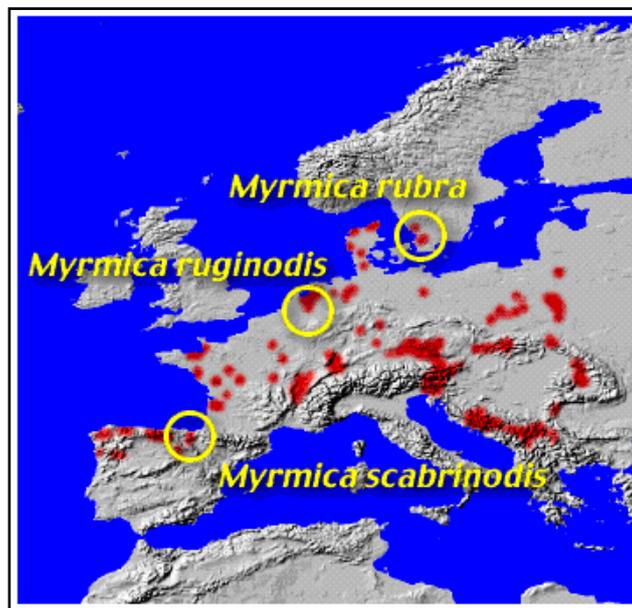


Figure 6 : Répartition de *Maculinea alcon* en Europe et des fourmis hôtes primaires. D'après Wynhoff, 1998a.

**Tableau 1** : Bio-écologie des 3 espèces de *Myrmica* susceptibles d'héberger *M. alcon* dans son aire de répartition.

Tolérance vis-à-vis d'un facteur écologique : + = faible ; ++ = moyen ; +++ = important.

\**M. rubra* and *M. scabrinodis* peuvent tolérer des inondations de 9 à 10 semaines grâce aux bulles d'air encore présentes dans le nid (Boomsma & Isaaks, 1982), mais au prix de la mort de 50 % des ouvrières.

	<i>M. rubra</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>M. scabrinodis</i>
<b>Habitat et niche écologique</b> (Seifert, 1988 ; Vepsalainen & Savolainen, 1990 ; Rozier, 1999)	Ouverture du milieu : + Température au sol : + Humidité : +++  Forte tolérance aux sols humides. * Espèce eurypotente. Possède la plus grande niche écologique des <i>Myrmica</i> d'Europe centrale.	Ouverture du milieu : ++ Température au sol : ++ Humidité : ++  Est remplacée par <i>M. rubra</i> dans les prairies et tourbières au dessus de 1000 m.	Ouverture du milieu : +++ Température au sol : +++ Humidité : +  Forte tolérance aux sols humides. * Peut se développer dans des habitats xérophiles, tout en évitant les parties les plus sèches.
<b>Densité des nids (.m<sup>-2</sup>)</b> (Seifert, 1988 ; Rozier, 2000 ; Thomas, 1984, Wynhoff, 1998b)	0,04 (vallée du Haut-Rhône) 0,25 (vallée du Rhône) Jusqu'à 1,05 (sur sol alluvial, si c'est la seule espèce de fourmi).	0,05 à 0,15 (Europe centrale)	0,34 (vallée du Haut-Rhône) 0,56 (vallée du Rhône) ; 0,2 nids (sud de l'Angleterre) ; 0,8 (Pays Bas)
<b>Distance d'affouragement</b> (Elmes, 1975 ; Stradling, 1968; McGlynn, 1994 ; dans Elmes <i>et al.</i> , 1998)	2 m / admise supérieure à 8 m  Grande vitesse de recrutement	2 m / admise supérieure à 8 m	2 m
<b>Ethologie</b> (Seifert, 1988)	Très agressive et pique.  Compétition interspécifique avec <i>M. ruginodis</i> qui aboutit à des agressions ; compétition intraspécifique avec combats mortels entre colonies voisines.	Morphe macrogyne : colonies monogynes et grandes ouvrières agressives.  Morphe microgyne : colonies polygynes et ouvrières moins agressives.	Simule la mort si elle est attaquée.  Au niveau des prairies, souvent voisines de <i>Lasius flavus</i> , dont elle exploite le couvain comme source de protéines.

### III. 3. La gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*)

*G. pneumonanthe*, ou pulmonaire des marais, est une plante de la famille des Gentianaceae. Son nom (du grec *pneumon* = poumon et *anthos* = fleur) rappelle les vertus médicinales qu'on lui prêtait jadis (guérison des maladies du poumon).

Elle est vivace et fleurit en été. Les fleurs, groupées en général par 3, sont bleu foncé et de forme tubulaire (figure 7). Les bulbes peuvent survivre dans le sol sous forme latente, pendant près d'une vingtaine d'années (Symes & Day, 2003).

Ses habitats, les prairies marécageuses et les landes acides, disparaissent progressivement.

Elle est par conséquent devenue rare à très rare dans le Nord et est protégée ou soumise à la réglementation dans plusieurs départements (Dordogne, Gironde, Isère, Haute-Savoie) et régions (Picardie, Centre, Bourgogne, Lorraine, Alsace, Franche-Comté, Pays-de-la Loire, Limousin). (Source : Inventaire National du Patrimoine Naturel)

Ci-contre :

Figure 7 : *Gentiana pneumonanthe* parasitée par *Maculinea alcon*. Les œufs sont visibles sur l'inflorescence.



Comme c'est le cas pour la plupart des espèces retrouvées dans les landes, cette plante nécessite la reprise de pratiques agricoles traditionnelles. Plus précisément, il s'agit de maintenir ou de créer des secteurs à végétation rase ou à sol nu, car sa germination exige une forte insolation pendant la période printanière (Symes & Day, 2003).

Les interventions sont multiples. La fauche étant à l'origine de la plupart des prairies à molinie, cette pratique reste promue sur la majorité des sites (Guérin & Darinot, 2005). Du pâturage extensif, de l'étrépage, ainsi que du brûlis dirigé peuvent aussi être mis en place, seuls ou en complément de la fauche.

## IV. PROTOCOLE

### IV. 1. Les *Myrmica* de la Lande du Camp

#### IV. 1. a. Espèces de *Myrmica* présentes sur le site

S. Groc (2006) démontre qu'une combinaison de méthodes de piégeage reflète au mieux la richesse spécifique. Il en existe une multitude dans la bibliographie. Elles peuvent être empoisonnantes (récipient enfoncé dans le sol contenant de l'éthylène glycol, du savon...) ou attractives (appâts tels que du sucre, du biscuit, de l'huile de palme, de l'huile de thon en conserve...). Les pièges sont disposés en forme de transect, de quadrillage ou aléatoirement, et le nombre ainsi que le temps de piégeage sont encore plus diversifiés.

En plus du repérage à vue du solarium des fourmilières (partie épigée consistant généralement en un monticule de terre à aspect poreux), plusieurs méthodes de piégeage ont donc été réalisées. Les pièges ont été disposés aléatoirement sur la partie de la lande mise en réserve au niveau de végétation rase, végétation haute, bosquets, et lisières de bois.

Ils ont consisté en :

- Appâts posés directement sur le sol : cookies au chocolat émiettés, jambon ou thon à l'huile.
- Récipients à paroi lisse (godets en plastique ou petits pots en verre avec goulot) enfoncés dans le sol, remplis de miettes de cookies ou de pétales de maïs.

Le temps de pose a été de 2h30 à 3h. Des individus sont prélevés puis tués dans de l'eau savonneuse ou de l'alcool.

L'identification est réalisée à la loupe binoculaire  $\times 20$  et  $\times 40$ , et les clés d'identification utilisées sont celles de Wardlaw *et al.* (1998).

#### IV. 1. b. Espèces de *Myrmica* adoptant *M. alcon* sur le site

La Lande du Camp est comprise dans la zone biogéographique où *M. scabrinodis* a le rôle d'hôte primaire de *M. alcon* (Lhonoré, 1998).

Afin de savoir si *M. ruginodis* est un hôte secondaire sur le site, une expérience de capture est menée à un moment où l'émergence des imagos de *M. alcon* est la plus susceptible de survenir, c'est à dire de mi-juillet à fin-août. Elle a lieu dans une zone où des gentianes ont poussé l'année précédente : lande hygrophile et mésophile, milieu ouvert, présence de coulées (sente créée par le passage répété des hommes ou des animaux).

Des cages à maille de 1 mm sont placées sur 20 nids de *M. scabrinodis* (expérience témoin) et 20 nids de *M. ruginodis* (figure 8). Le volume de la cage est suffisant pour laisser un espace libre au papillon lors de son émergence (diamètre 15 à 20 cm, hauteur 30 cm). Afin d'emprisonner le papillon un minimum de temps et de maximiser les chances d'observation, le contenu des cages est vérifié 1 à 2 fois par jour

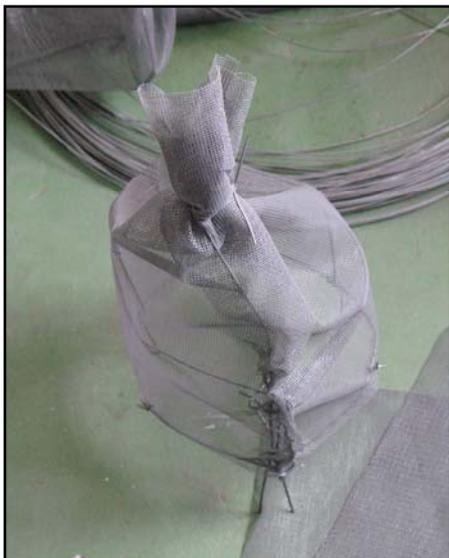


Figure 8 : a. Construction\* et b. pose des cages d'émergence à *Maculinea alcon*, sur des nids de *Myrmica scabrinodis* et *Myrmica ruginodis*.  
(\*Crédit photo : A. Chamiot Prieur)

## IV. 2. Densité des fourmilières selon l'habitat et le mode de gestion

### IV. 2. a. Description des quadrats

2 groupes d'habitats sont considérés (figure 9) :

- lande hygrophile (H), lande hygrophile pâturée (Hp), lande hygrophile fauchée (Hf).

- lande mésophile (M), lande mésophile pâturée (Mp), lande mésophile fauchée (Mf).

Dans chaque cas, un quadrat représentatif (50 m × 4 m) est délimité par 2 piquets (figure 10).

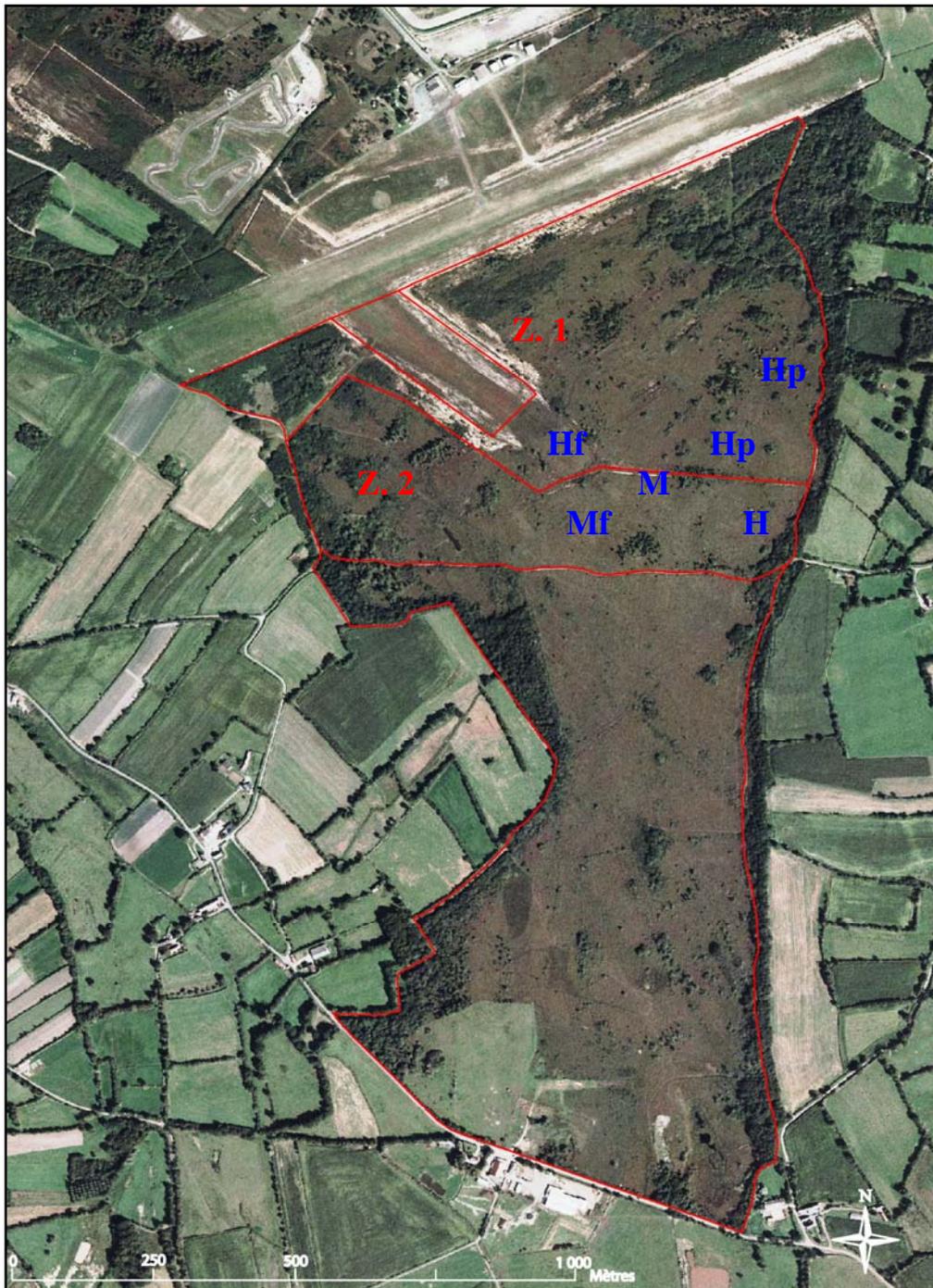


Figure 9 : Orthophotographie IGN 2002 de la Lande du Camp, et localisation des quadrats (H, Hp, Hf, M, Mp, Mf).

Z. 1 : zone pâturée depuis 2004 ; Z. 2 : zone pâturée depuis 2007.

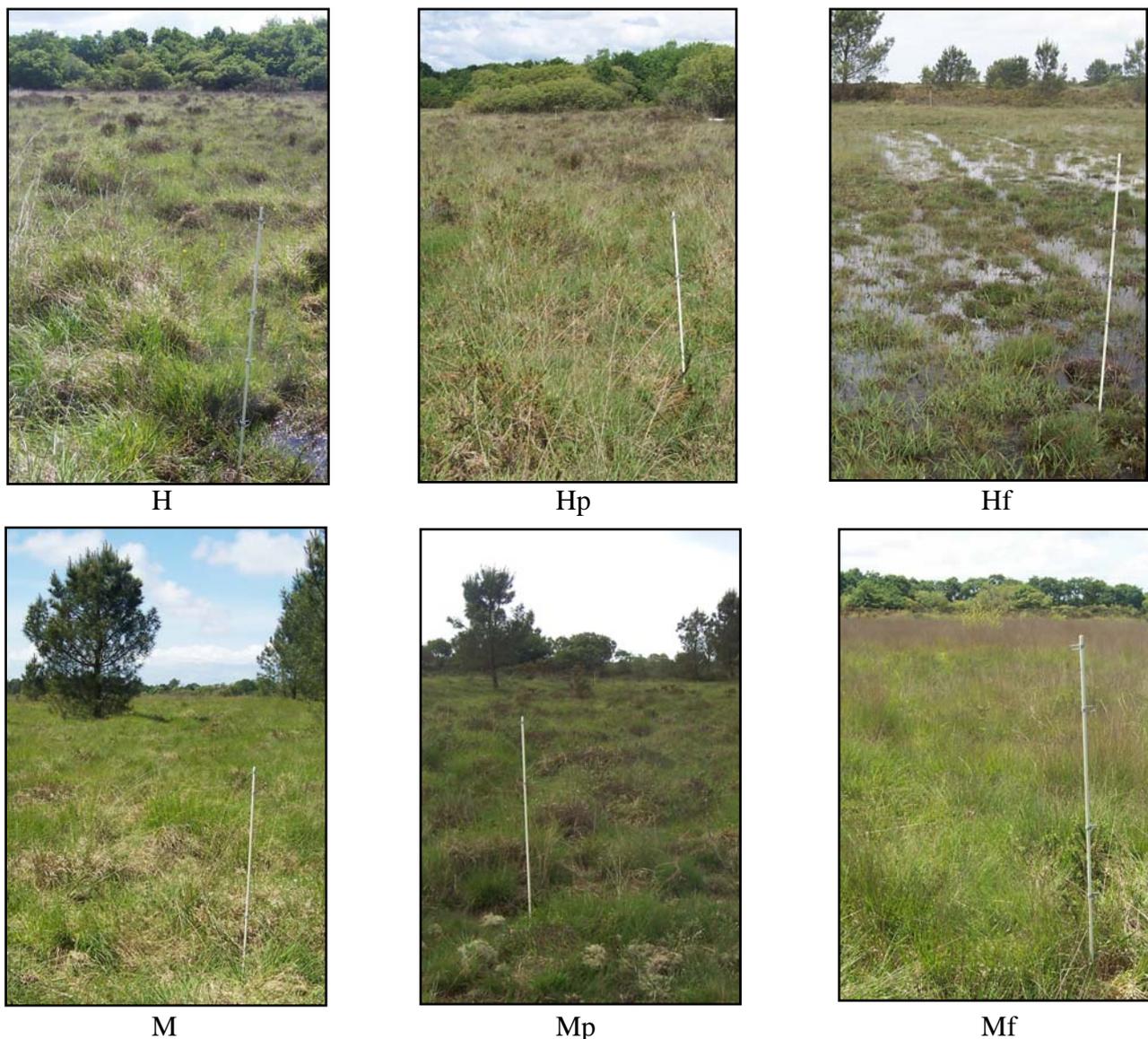


Figure 10 : Quadrats représentatifs des habitats hygrophiles (H, Hp et Hf) et mésophiles (M, Mp et Mf).

Les coordonnées GPS, le type et la hauteur de végétation, la topographie, et les coulées sont relevés (tableau 2, figure 11 et 14).

Les quadrats H et M se trouvent dans une zone où le pâturage n'a eu lieu que cette année (zone 2 de la figure 9); les effets sont à ce jour imperceptibles et donc négligeables.

H a une végétation moyenne de 27 cm. Il est fortement détrempé et certaines placettes à l'Ouest tendent même vers la lande tourbeuse (présence de sphaignes et de *Drosera sp*). Ces caractéristiques impliquent une sensibilité accrue au piétinement et aux perturbations. Par conséquent, il comporte 76 m de coulées (surtout sur la ligne médiane du quadrat) et de la végétation rase, suite au passage des hommes et des animaux sauvages. Il est incliné vers le Nord.

Le quadrat M présente une végétation qui atteint une moyenne de 36 cm. A l'Ouest se trouve majoritairement de la molinie. A l'Est, il y a d'avantage de chamaephytes, quelques coulées et des zones à végétation rase.

Les quadrats Hp et Mp sont situés dans une zone pâturée depuis 2004 (Z. 1 de la figure 9).

Hp a une végétation plus basse que celle de H (25 cm) mais comporte une forte variation de hauteur (écart type = 18 cm) du fait de grands chamaephytes présents sur la partie Nord. 94 m de coulées sont répartis sur l'ensemble du quadrat. Il est moins détrempé que H mais contient bien des plantes caractéristiques d'un milieu hygrophile, telle que *E. tetralix*. Il compte deux dépressions entre 0 et 5 m qui forment des zones plus humides, puis une butte entre 5 et 9 m avec une végétation moyenne à haute.

Mp a une végétation qui oscille surtout entre 20 et 40 cm, et dont la moyenne atteint 10 cm de plus que celle de M. Ses coulées, d'une longueur totale de 176 m, quadrillent considérablement la totalité de la surface du quadrat, et son inclinaison s'oriente vers le Nord.

Les quadrats Hf et Mf sont chacun situés dans un secteur qui a été fauché (en 2005 et 2004 respectivement).

Hf se situe dans la partie mise en réserve (Z. 1 de la figure 9) et a donc pâturé à la suite de sa fauche. Il compte entre autre des espèces patrimoniales, rares, ou protégées : *Eleocharis multicaulis*, *Rhynchosporia fusca*, *Scirpus cespitosus*, *Drosera intermedia*. Il s'incline vers le Sud, et par conséquent, la majorité des touradons exondés au 1<sup>er</sup> juin de cette année se trouvent au Nord du quadrat. Il n'y a pas de coulées, le bétail n'ayant pas de circulation préférentielle sur la végétation rase. Du sol à nu se retrouve tout de même entre les touradons de molinie.

Mf a été fauché en plein en 2004, et pâturé depuis cette année (Z. 2 de la figure 9). Sa végétation est aujourd'hui très homogène par rapport au reste de la réserve : 55 % de sa surface est recouverte de molinie, dont les épillets atteignent environ 1 m de haut. Entre les touradons se trouve essentiellement du sol recouvert d'une couche épaisse de paille de molinie. Le quadrat comporte également des sillons transversaux d'environ 15 cm de profondeur, marques d'un usage agricole antérieur.

**Tableau 2** : Principales caractéristiques des quadrats. *M. c.* = *Molinia caerulea*, *U.* = *Ulex*, *E.* = *Erica*, *S.* = *Salix*, *P.* = *Pedicularia*, *C.* = *Calluna*, *Ci.* = *Cirsium*.  
- : non quantifiable.

Quadrat	Habitat	Coordonnées GPS (début et fin)	Végétation dominante	Coulées (m)
H	Hygrophile	49.19890 ; 1.49858 49.19883 ; 1.49792	- <i>M.c.</i> , <i>C. vulgaris</i> - <i>M. c.</i> , <i>Sphagnum</i> , <i>E. tetralix</i> , <i>Drosera sp.</i>	76
Hp	Hygrophile pâturé	49.20090 ; 1.49727 49.20131 ; 1.49718	- <i>M. c.</i> , <i>E. tetralix</i> , <i>U. minor</i> , <i>C. vulgaris</i> - <i>M.c.</i> , <i>U. minor</i>	94
Hf	Hygrophile fauché	49.20012 ; 1.50269 49.19979 ; 1.50226	- <i>M. c.</i> , <i>E. tetralix</i> , <i>S. repens</i> , <i>P. sylvatica</i> - <i>M. c.</i> , <i>Ci. dissectum</i> , <i>E. tetralix</i>	-
M	Mésophile	49.19939 ; 1.49917 49.19926 ; 1.49985	- <i>M. c.</i> , <i>U. europaeus</i> - <i>M.c.</i> , <i>U. europaeus</i> , <i>S. repens</i> , <i>E. cinerea</i> , lichen	17
Mp	Mésophile pâturé	49.20019 ; 1.49852 49.19976 ; 1.49871	<i>M. c.</i> , <i>U. sp.</i> , <i>S. repens</i> , lichen	176
Mf	Mésophile fauché	49.19856 ; 1.50218 49.19827 ; 1.50272	<i>M. c.</i> , <i>U. europaeus</i> , mousse	-

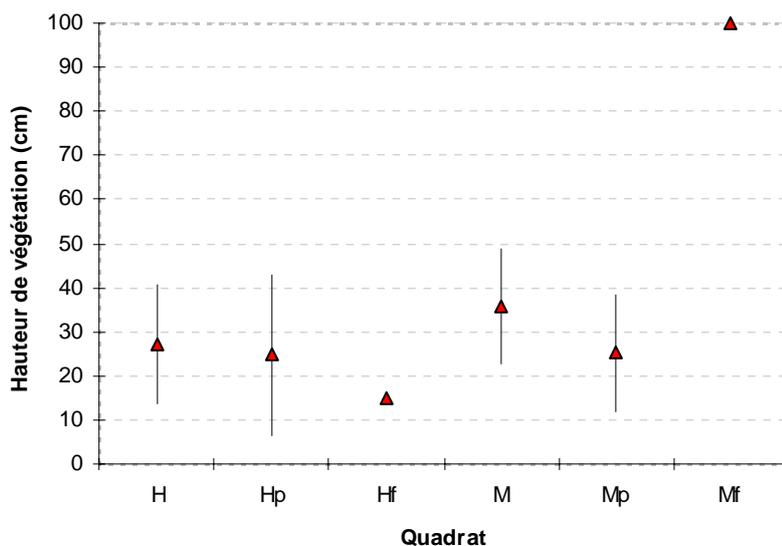


Figure 11 : Moyenne et écart type de la hauteur de végétation dans chaque quadrat.

#### IV.2.b. Cartographie des fourmilières épigées et endogées

Les fourmilières épigées des *Myrmica* et des fourmis noires sont recensées à vue, en fouillant tous les supports susceptibles de les héberger. Leur emplacement au sein des quadrats et le type de support utilisé est noté. Des individus sont prélevés pour la détermination de l'espèce.

Afin de prendre en compte les nids endogés invisibles en surface, 8 m<sup>2</sup> au niveau de chaque quadrat sont étrépis (figure 12). Cette surface paraît à la fois suffisante pour caractériser le quadrat (hauteur de végétation, coulées, zones hébergeant des nids et zones sans nids), et aisée en réalisation.

L'étrépage a été effectué en trois étapes (exportation de la matière à chaque étape) : la végétation est d'abord fauchée grâce à un débroussailleur ; le sol est ensuite scarifié avec une fourche ce qui permet de repérer les éventuels nids endogés ; enfin, pour que l'action soit en même temps bénéfique pour le milieu, la couche superficielle de sol est retirée au débroussailleur, ce qui remet au jour la banque de graines.

Un facteur correctif est appliqué sur les densités des nids épigés de chaque transect, à partir du nombre de nids endogés trouvés et du type de végétation où ils sont cartographiés.



Figure 12 : Recherche des nids endogés : sol étrépié sur 8 m<sup>2</sup>, et débroussailleur (à droite).

### **IV. 3. Activité selon l'habitat et le mode de gestion**

#### **IV. 3. a. Distance d'affouragement**

Afin de confirmer les données bibliographiques (tableau 1), deux méthodes ont été employées.

La première méthode consiste en un suivi à vue des fourmis jusqu'à leur nid. Elle a été effectuée du 25/04 au 3/05/2007 sous un ciel dégagé ou couvert, 18°C à 21°C au sol. Environ un quart de cookies émiettés (soit 4 g) sont posés aléatoirement sur le sol. Au bout de 2h30 à 3h, les *Myrmica* portant une miette sont suivies à travers la végétation grâce à leur charge (Bestelmeyer *et al.*, 2000).

Des individus sont prélevés pour l'identification ultérieure de l'espèce.

La seconde méthode consiste tout d'abord à repérer l'emplacement de fourmilières de *Myrmica* à partir des solariums. Elle a été effectuée le 16/04 et 27/07/2007 (de 20°C à 24°C au sol, ciel dégagé).

Après avoir identifié l'espèce, des appâts sont posés à terre dans des directions si possible différentes (parfois l'eau qui entoure presque entièrement la fourmilière empêche ceci et les appâts sont alignés). Ils sont distants de 1 m, 2 m, 3 m, et 4 m des nids de *M. scabrinodis*. 2 appâts supplémentaires à 6 m et 8 m sont posés devant ceux de *M. ruginodis*, 8 m correspondant à la distance maximale où cette espèce affourage d'après certaines sources bibliographiques (tableau 1).

La distance maximale atteinte par les fourmis d'un nid est consignée et on vérifie qu'elles appartiennent effectivement à ce nid en observant la progression de quelques individus.

#### **IV. 3. b. Intensité de l'affouragement et du recrutement**

La phénologie des fourmis étant très dépendante de la saison (Elmes, 1982), les expériences de piégeage sont réalisées pendant la période d'émergence des imagos et de développement des chenilles (juillet-août) afin que les résultats soient interprétables dans le cadre du cycle du papillon.

Comme expliqué dans le paragraphe III. 2., le recrutement d'ouvrières dépend de la source de nourriture et des coûts engendrés pour l'atteindre. L'appât étant le même en qualité et en quantité au niveau de chaque piège, les résultats dépendent à priori essentiellement de la route entre le nid et l'appât (distance et type de végétation à franchir), ainsi que de la présence d'autres espèces affourageantes. Le nombre de fourmis piégées est alors proportionnel à l'activité d'affouragement totale pendant la période de piégeage (Elmes, 1982) et traduit la probabilité pour la chenille d'être trouvée dans un secteur donné.

La méthode choisie s'inspire de celle utilisée par Rozier (2000). Tous les 2m (distance d'affouragement des *Myrmica*), 1 cuillère à café rase de sucre en poudre est déposée sur le sol au niveau de la ligne médiane du quadrat. Un disque en argile de 11 cm de diamètre le recouvre, afin de le protéger d'autres hyménoptères tels que les guêpes.

Dans le but d'éliminer le biais causé par la date, l'heure de piégeage et les conditions climatiques, l'expérience est répétée à 5 dates différentes ; de plus, la demi-journée (matin ou après midi) et l'ordre de passage sur les différents transects sont aléatoires.

Pour éviter l'accoutumance des fourmis aux appâts, les expériences sont espacées d'au moins 3 jours (Rozier, 1999).

Les relevés sont effectués au bout de 1h 30 et 3h. L'abondance relative est notée symboliquement puis convertie numériquement grâce à l'estimation des correspondances (+ : de 1 à 10 individus ; ++ : de 10 à 60 individus ; +++ : de 60 individus à 160 individus). Des individus sont prélevés pour la détermination.

## V. RESULTATS

### V. 1. Les *Myrmica* de la Lande du Camp

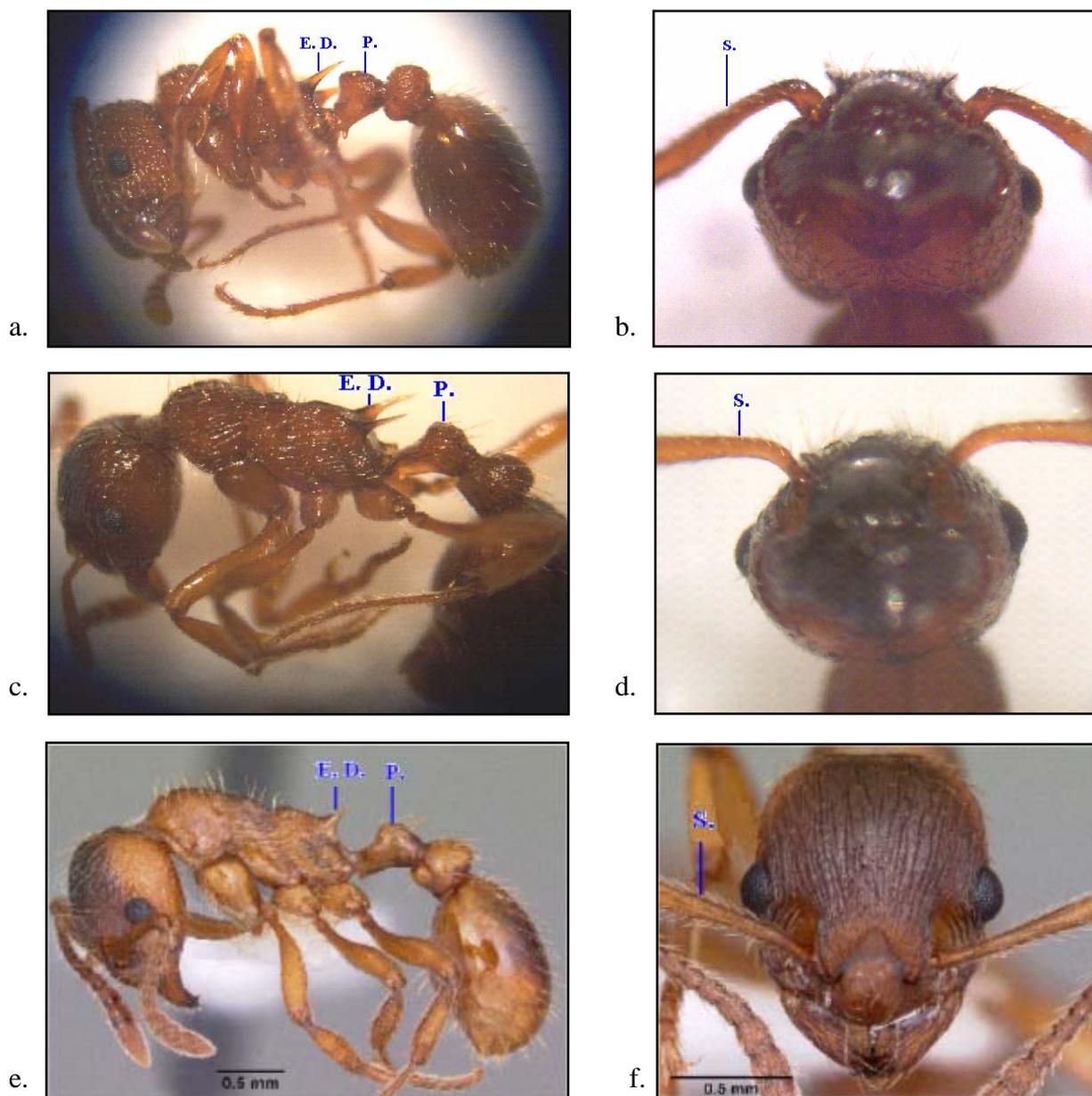
#### V. 1. a. Espèces de *Myrmica* présentes sur le site

Les appâts constitués par du cookie ou du jambon ont donné de bons résultats, alors que le corn flakes et le thon à l'huile se sont révélés très peu attractifs pour les fourmis. Quant aux récipients enfoncés dans le sol, les observations indiquent que les godets en plastique fonctionnent de façon mitigée car les fourmis, très légères, arrivent à s'en échapper ; les petits pots en verre avec goulot se révèlent alors être un matériel plus efficace.

Les espèces identifiées sont les suivantes : *Myrmica scabrinodis* et *Myrmica ruginodis*. Les appâts n'ont pas révélé la présence de *Myrmica rubra*, malgré le piégeage au niveau des lisières de forêt. Elle y était suspectée car cela correspond à ses préférences écologiques (Wardlaw *et al.*, 1998).

*M. scabrinodis* possède un scape (premier fragment de l'antenne) coudé à sa base ; *M. rubra* se distingue de *M. ruginodis* par un pétiole qui a une face dorsale légèrement arrondie et orientée vers l'arrière, en courbe douce, ainsi que par une épine dorsale plus courte (Wardlaw *et al.*, 1998 ; figure 13).

A noter que les « autres espèces » de fourmis citées par le texte ou les figures suivantes sont des fourmis noires. P. Stallegger les a listées en 2007 grâce à des expériences de piégeage. Il s'agit de *Formica cunicularia*, *F. fusca*, *F. pratensis*, *F. polyctena*, *F. rufa*, *Lasius niger*, *L. plathytorax*, *Tapinoma erraticum* et *Tetramorium caesitum*.



**Figure 13** : Profil ( $\times 20$ ) et face ( $\times 40$ ) de (a., b.) *Myrmica scabrinodis*, (c., d.) *Myrmica ruginodis* et (e.\*, f.\*) *Myrmica rubra*.

E. D. = épine dorsale ; P. = pétiole ; S. = scape. \*source : antweb.com

### V. 1. b Détermination des *Myrmica* adoptant *M. alcon* sur le site

Aucun imago de *M. alcon* n'a été retrouvé sous les cages.

L'absence de résultat avec *M. scabrinodis* révèle un défaut expérimental, d'autant plus que le recensement de cette année (28 août 2007) confirme une densité de gentianes et une ponte importante dans les secteurs où les cages ont été installées.

Il n'est pas possible de conclure sur le rôle de *M. ruginodis* dans l'adoption de *M. alcon* sur le site. L'interprétation des résultats vis-à-vis de la conservation du papillon se fera donc selon deux hypothèses : adoption possible ou non par *M. ruginodis* sur le site.

## V. 2. Densité des fourmilières selon l'habitat et le mode de gestion

Les fouilles et les étrépages ont révélé 41 nids de *M. ruginodis* (40 épigés et 1 endogé), 171 nids de *M. scabrinodis* (169 épigés et 2 endogés), et 49 nids de fourmis noires.

La figure 14 correspond à la cartographie des nids sur les transects, eux-mêmes figurés selon la hauteur de végétation (figures 14.a, 14.b, 14.d et 14.e) ou la densité de touradons par m<sup>2</sup> (figures 14.c et 14.f).

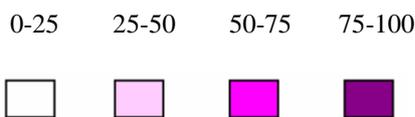
### Légende de la figure 14 :

- Description des quadrats :

Figures 14.a., 14.b., 14.d. et 14.e. : hauteur de végétation par m<sup>2</sup> (cm)



Figures 14.c. et 14.f. : proportion de touradon par m<sup>2</sup> (%)



 Coulée

 Zone détremnée

- Fourmilières épigées :

-  *M. ruginodis*
-  *M. scabrinodis*
-  Autres espèces

- Fourmilières endogées :

 Secteur étrépage

-  *M. ruginodis*
-  *M. scabrinodis*

- ✦ Appâts (le long de la ligne médiane). Ils sont numérotés de « A 1 » à « A 24 »

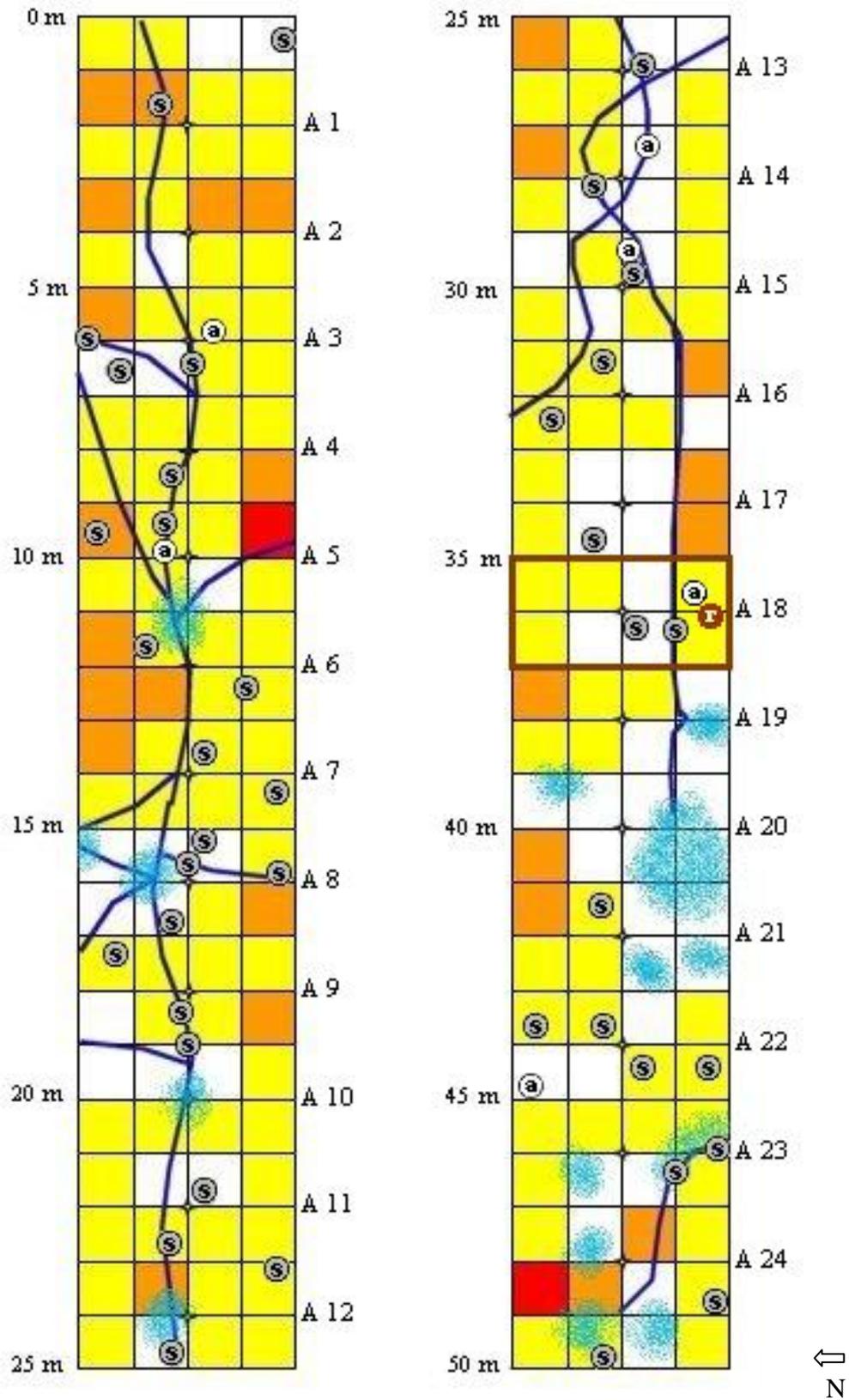


Figure 14. a. : Localisation des fourmilières sur le quadrat de la lande hygrophile (H).

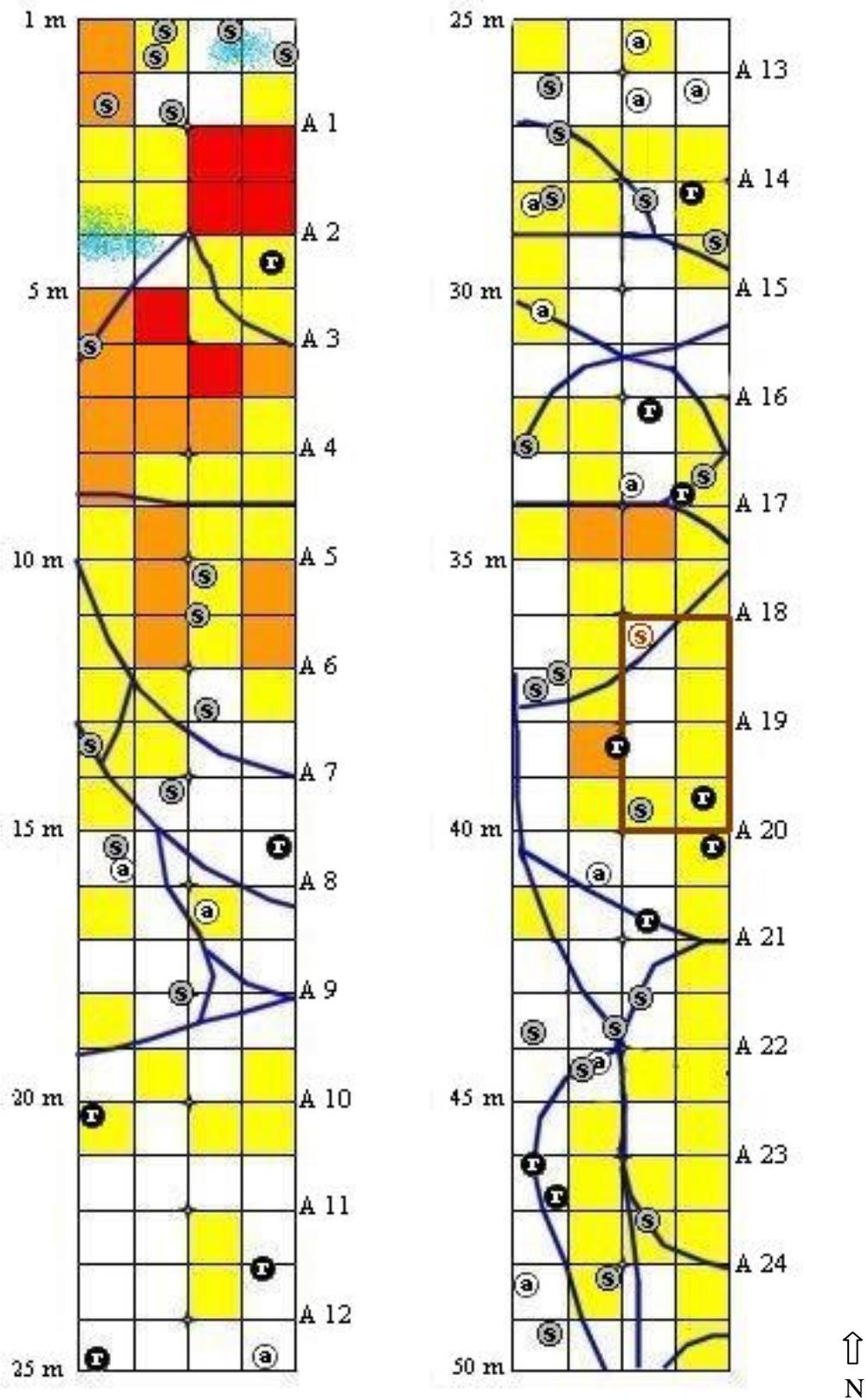


Figure 14. b. : Localisation des fourmilières sur le quadrat de la lande hygrophile pâturée (Hp).

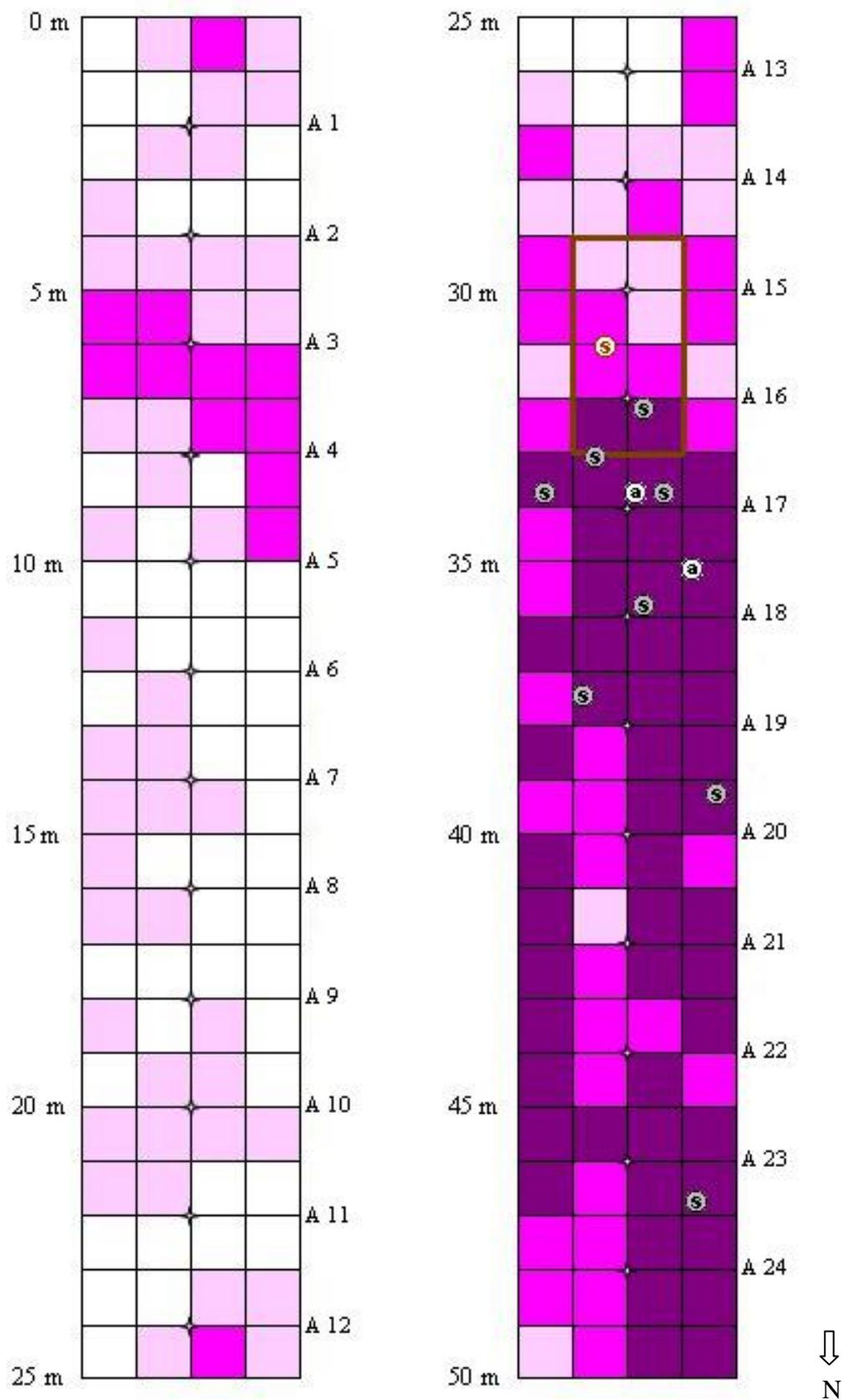


Figure 14. c. : Localisation des fourmilières sur le quadrat de la lande hygrophile fauchée (Hf).

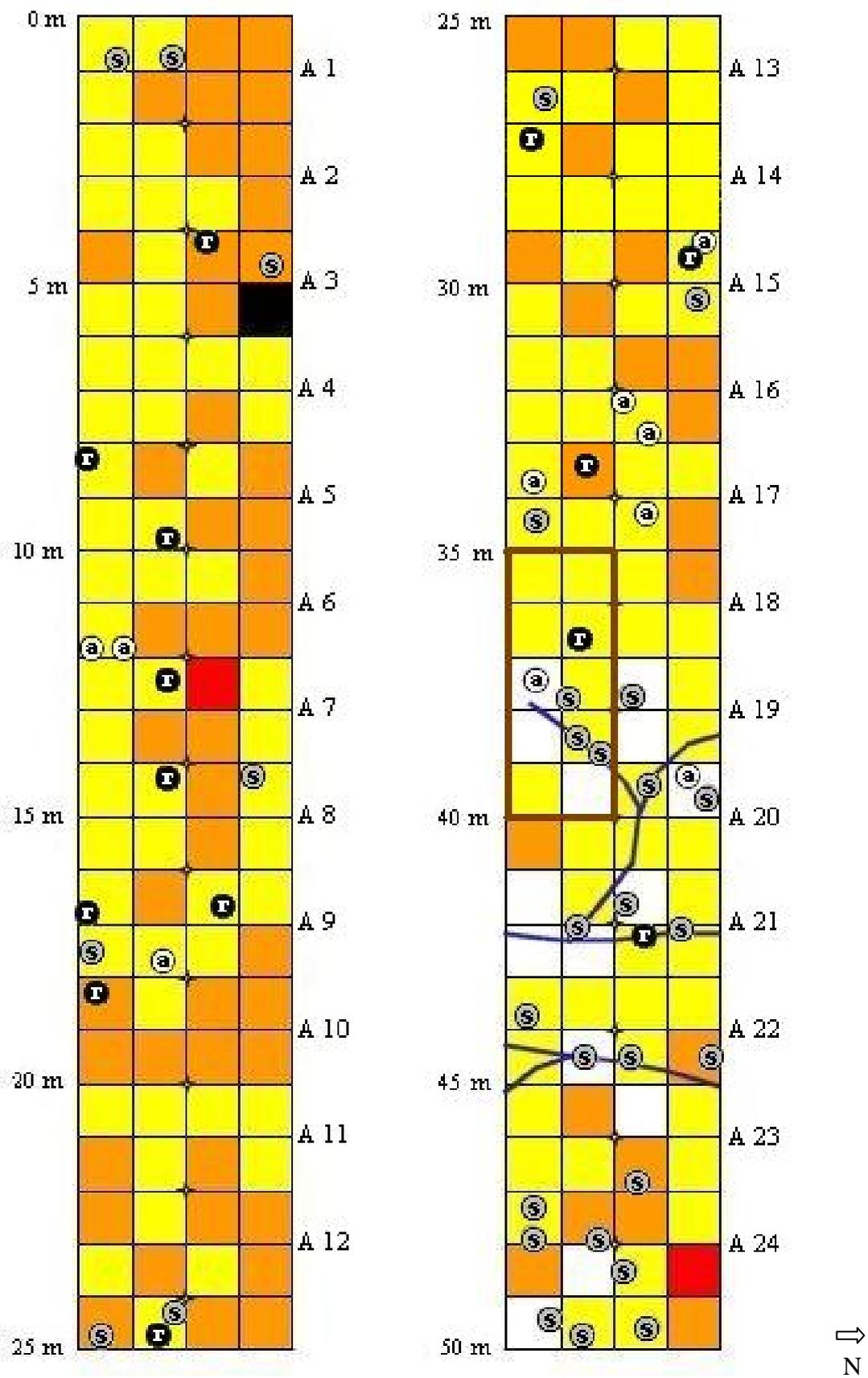


Figure 14. d. : Situation des fourmilières sur le quadrat de la lande mésophile (M).

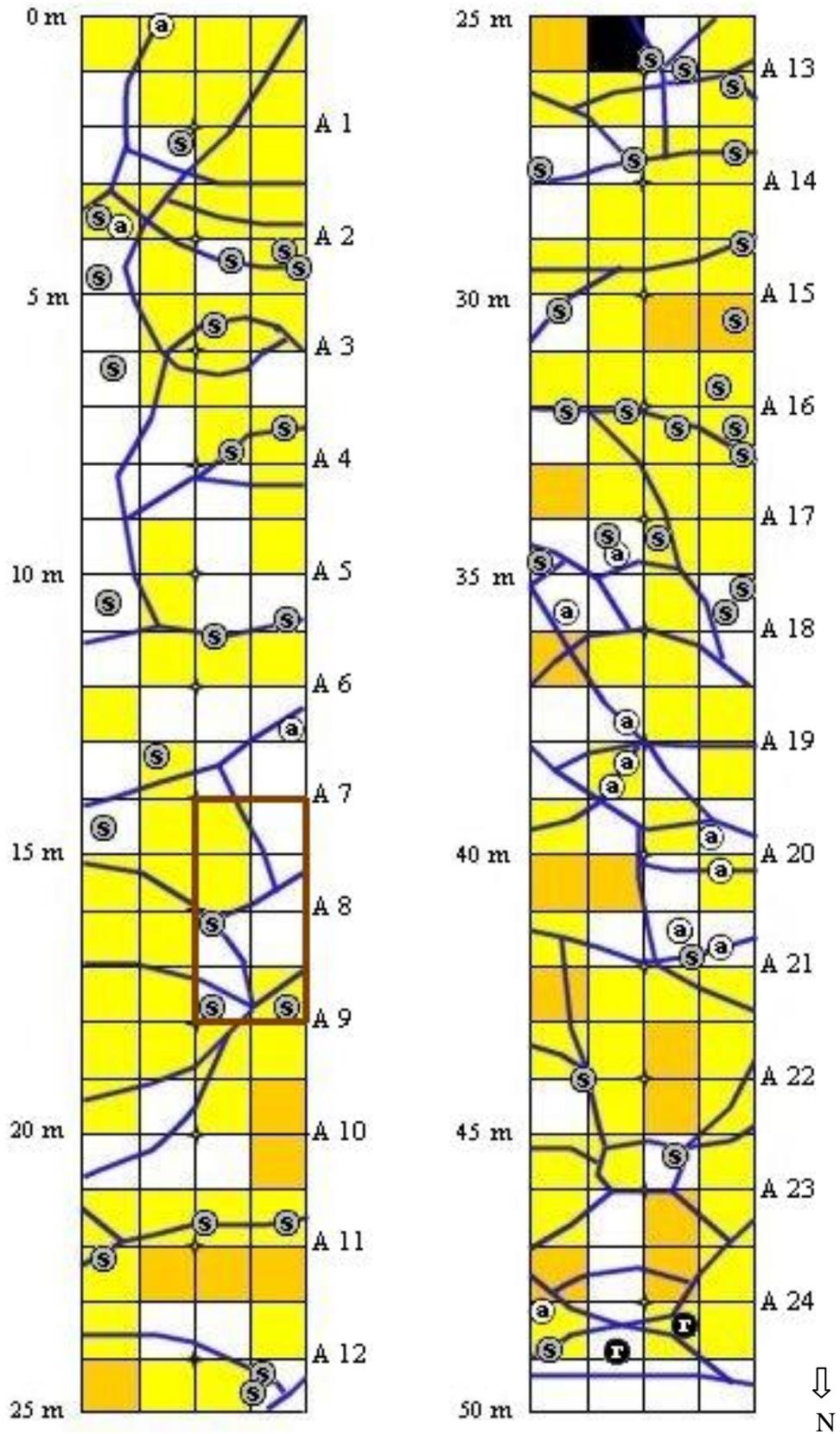


Figure 14. e. : Localisation des fourmilières sur le quadrat de la lande mésophile pâturée (Mp).

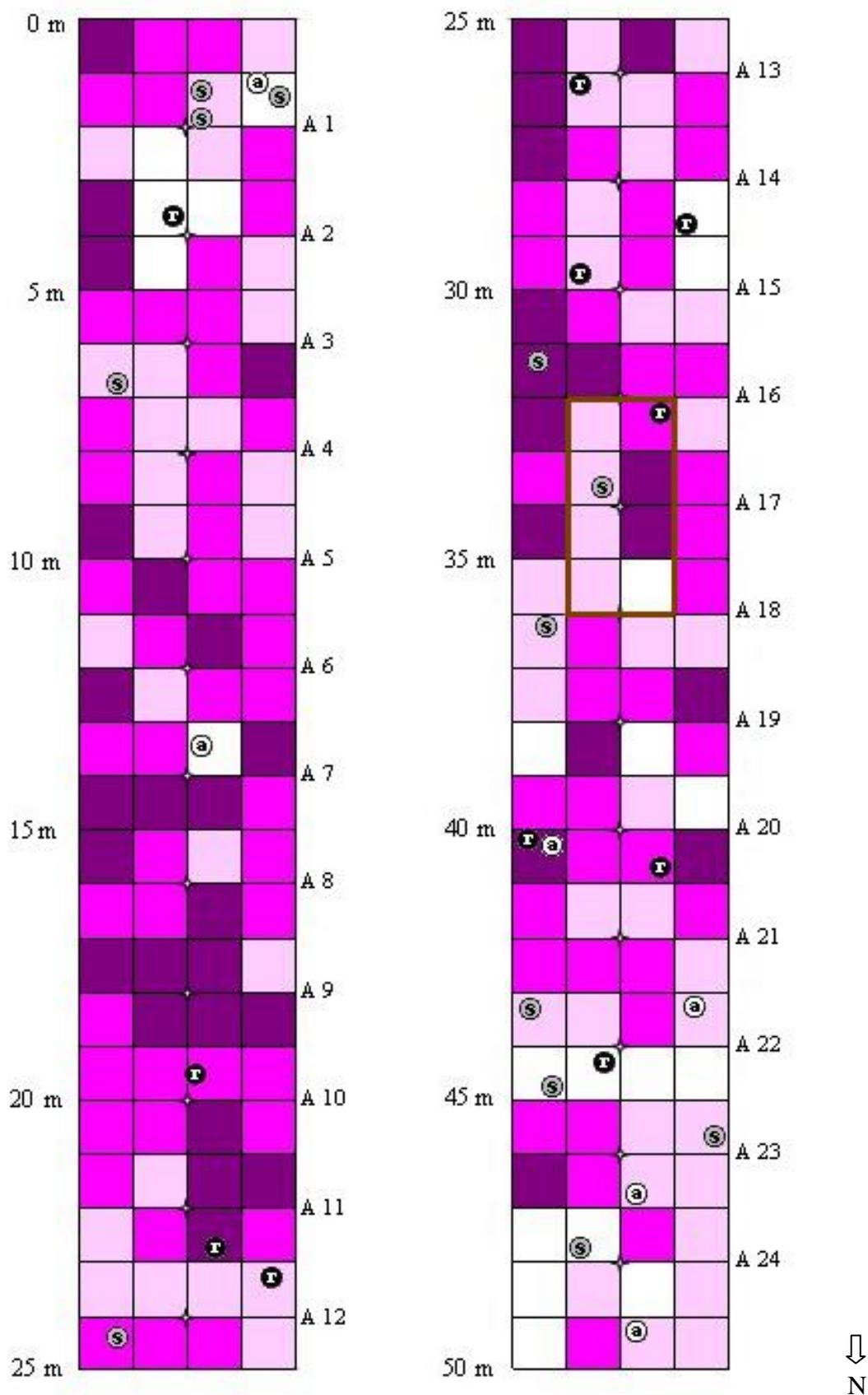


Figure 14. f. : Localisation des fourmilières sur le quadrat de la lande mésophile fauchée (Mf).

D'après les observations, la partie épigée des nids de *Myrmica* est réduite en volume (figure 15). Elle est d'environ 1dm<sup>3</sup> pour *M. scabrinodis*, et souvent un peu plus grande pour *M. ruginodis* (1,5 à 2 dm<sup>2</sup>). Dans les zones hygrophiles, la structure où a été construit le nid est parfois presque entièrement entourée d'eau (figure 15a).

Dans de rares cas, le volume atteint 4 dm<sup>3</sup> ; il s'agit de structures construites par une autre espèce et qui, secondairement, a été occupée par des *Myrmica*. Sur la figure 16, ces dernières apparaissent dans la catégorie « divers », car leurs fondations s'appuient sur de nombreuses espèces végétales.

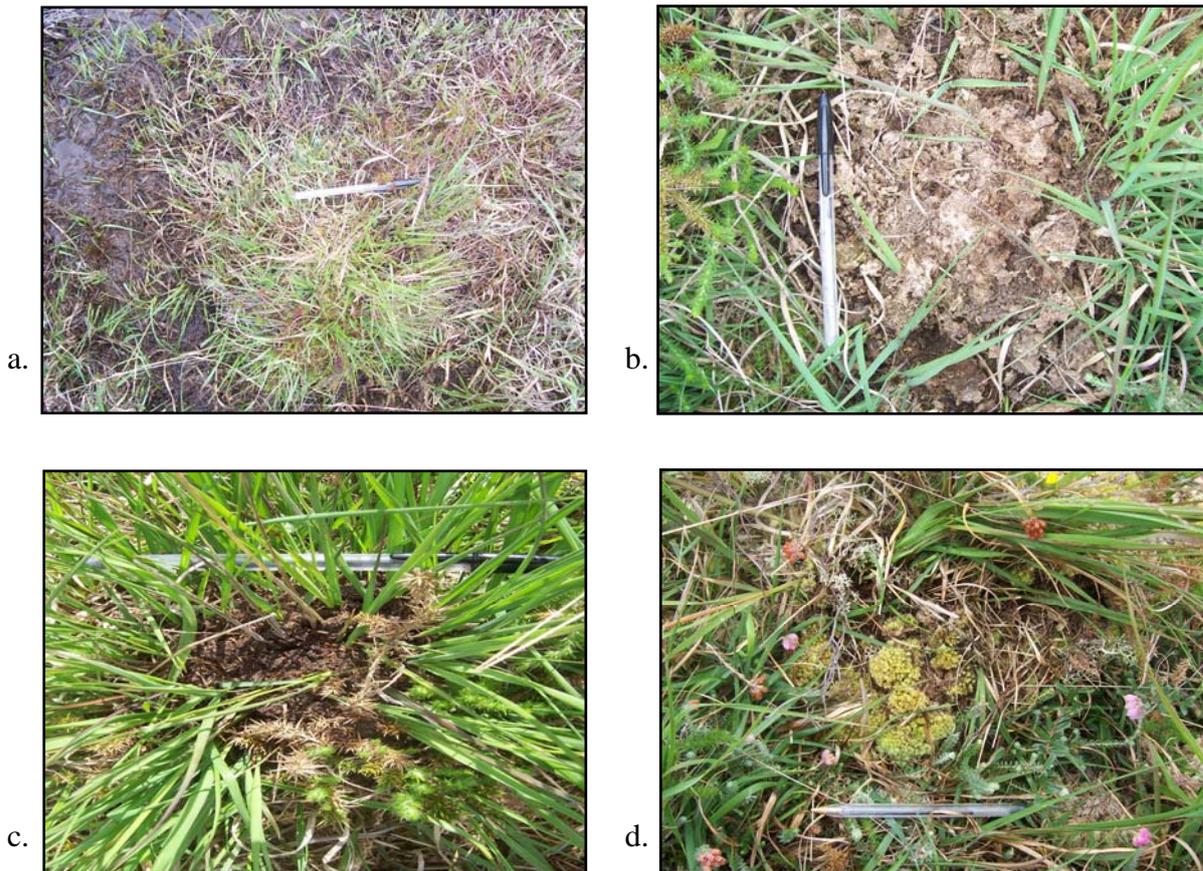


Figure 15 : Solarium de *M. scabrinodis* dans la lande a. hygrophile (touradon de molinie, très proéminent et entouré d'eau), b. hygrophile pâturée (bouse sèche), c. mésophile fauchée (molinie et *Ulex minor*) ; d. Solarium de *M. ruginodis* dans la lande mésophile pâturée (mousse d'*Hypnum sp.*).

Le support des nids est de nature variée, et dans 90 % des cas (toutes espèces de fourmis confondues), il s'agit d'un touradon de molinie, avec ou sans autre espèce de plante (figure 16). Il est difficile d'envisager les résultats suite à la régression de la molinie.

L'interprétation des cartographies de fourmières se fera en rapport avec la structure de végétation et non le type, car elle influe sur le micro-climat, qui est déterminant pour la nidification (Braschler & Baur, 2003).

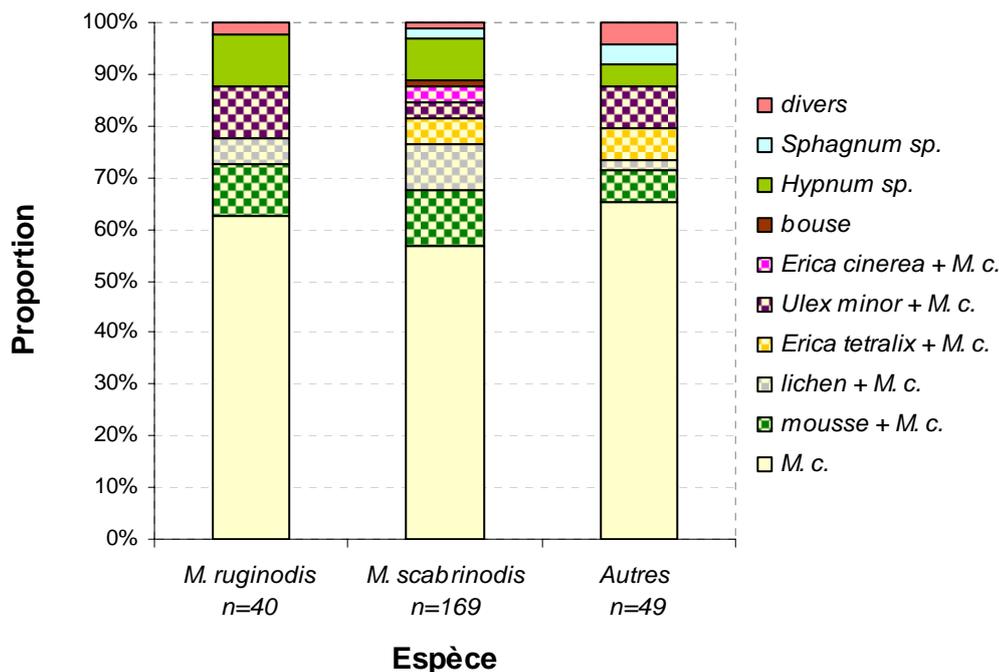


Figure 16 : Type de support où sont fondés les nids épigés, pour les 6 quadrats et selon l'espèce de fourmis. *M. c.* = *Molinia coerulea*.

La somme des nids rapportée aux surfaces échantillonnées permet de comparer les densités de fourmilières sur les différents quadrats (figure 17).

Il apparaît tout d'abord que pour une même gestion, il y a d'avantage de nids de *M. scabrinodis* et moins de fourmis noires sur la lande hygrophile que sur la lande mésophile. Quant à *M. ruginodis*, elle est d'avantage présente sur les quadrats en zone hygrophile, à l'exception de celui qui est fauché.

**Les effets de la gestion sur la densité des nids sont analysés ci-dessous en comparant les quadrats pâturés (Hp, Mp) et fauchés (Hf, Mf) par rapport aux quadrats de référence H et M.**

#### Lande hygrophile :

Hp : Le quadrat enregistre une densité de nids de *M. scabrinodis* 1,5 fois supérieure à H et se rapproche de la valeur trouvée par Rozier égale à 0,34 nids.m<sup>-2</sup> (figure 17). Les nids ne semblent pas distribués de façon homogène sur le quadrat (figure 14. b. et 17) : certaines zones à végétation rase ou riches en coulées paraissent être les micro-habitats les plus propices (1 à 2 m ; 43 à 45 m) ; à l'opposé, la zone entre 2 et 9 m dont la végétation atteint parfois 60 à 100 cm de haut, semble moins pourvue en nids ; le pâturage serait donc à l'origine de l'augmentation constatée.

La densité des nids de *M. ruginodis* est divisée par 1,6 par rapport à H. A peu près 50 % se trouve dans une végétation qui mesure entre 20 à 60 cm de hauteur (contre 30 % pour *M. scabrinodis*) (figure 17. b.).

La densité des autres espèces de fourmis demeure inchangée par rapport à la situation de référence.

Hf : Le quadrat qui a été fauché puis pâturé comporte un net contraste Nord-Sud, en ce qui concerne les caractéristiques de l'habitat et la densité de fourmilières.

A part un nid de fourmis noires, seuls des nids de *M. scabrinodis* ont été cartographiés. Ils se trouvent sur la moitié nord du quadrat (haut de la pente), et dans des zones où la proportion de touradons exondés se monte au moins à 50 % (figures 14. c. et 17). En considérant uniquement cette zone, la densité des nids de *M. scabrinodis* se monte à  $0,22.m^{-2}$ , ce qui se rapproche alors de la situation de référence. La moitié sud du quadrat (bas de la pente) est détrempee et la fauche a engendré des touradons sont trop ras pour permettre leur exondation. Il est évident qu'un tel habitat ne peut accueillir cette espèce, où la durée d'inondation dépasse largement le seuil de tolérance de l'espèce, qui est de 9 à 10 semaines (cf. chapitre III. 2.)

Aucun nid de *M. ruginodis* n'a été trouvé même dans la moitié nord, certainement du fait d'un ensoleillement trop important.

L'habitat n'est pas non plus favorable à l'établissement de fourmis noires. Il ne leur offrirait pas de surfaces propices suffisantes, leurs colonies étant plus importantes.

#### Lande mésophile :

Mp : Le quadrat, sillonné par de nombreuses coulées, a une densité de nids de *M. scabrinodis* qui a augmenté de 30% par rapport à M. Ils sont éparses sur le quadrat, celui ne présentant pas de gradient remarquable à part une faible pente vers le Nord. 80% d'entre eux se trouvent dans une végétation rase ou une coulée (figure 17), contre 40 % sur le quadrat M qui comporte très peu de coulées ; cela laisse envisager que des nids de *M. scabrinodis* peuvent s'établir dans une végétation de 20 à 40 cm lorsqu'il n'y a pas le choix, mais que la densité se trouve alors impactée.

Seulement 2 nids de *M. ruginodis* ont été trouvés, ce qui correspond à une diminution de 85 % par rapport à M. Ils sont situés en bas de la pente, et des prospections supplémentaires dans le secteur révèlent qu'ils sont plus abondants en contrebas du quadrat. Il est possible que le degré d'humidité dans la zone choisie pour le quadrat Mp soit sous le seuil de tolérance de l'espèce, ou bien que la forte connectivité des coulées induise une compétitivité accrue des *M. scabrinodis* à l'égard de *M. ruginodis*.

La densité des nids autres espèces de fourmis augmente de 28 % par rapport à M, mais reste modérée ( $0,07 nids.m^{-2}$ ).

Mf : La fauche non suivie de pâturage a surtout entraîné une baisse de la densité des nids *M. scabrinodis*. Elle est réduite de 50 % par rapport à M, et 75 % des nids se trouvent dans les secteurs dont la proportion de touradons de molinie ne dépasse pas 50%, les rayons du soleil atteignant certainement plus facilement le sol dans ces conditions.

La densité des nids de *M. ruginodis* demeure inchangée et celle des autres espèces est faiblement impactée.

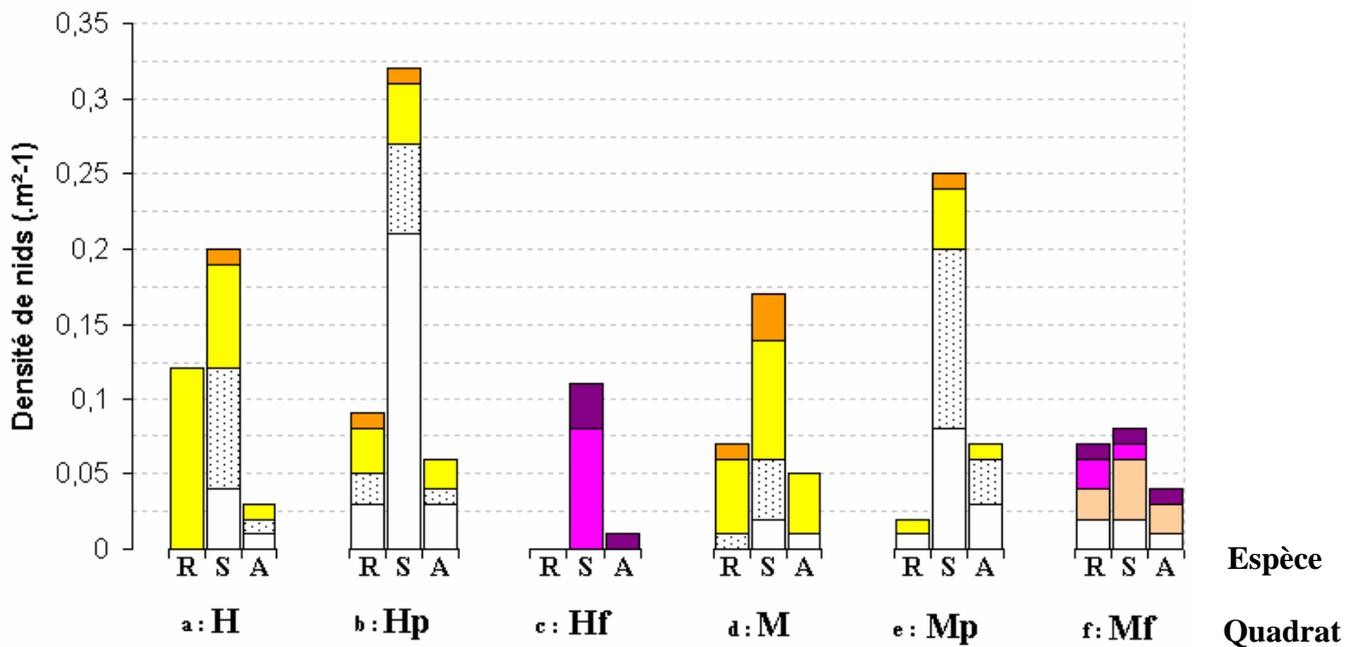


Figure 17, a. à f. : Densité des nids de chaque espèce (R = *Myrmica ruginodis*, S = *Myrmica scabrinodis*, A = Autres espèces) selon le quadrat et les caractéristiques de la végétation :

- Hauteur de végétation par m<sup>2</sup> (cm) ; a., b., d., et e. :
 

0-20	Coulées	20-40	40-60	60-100	>100
- Proportion de touradons par m<sup>2</sup> (%) ; c. et f. :
 

0-25	25-50	50-75	75-100

Dans le but de vérifier la tendance constatée entre la nidification et la hauteur de végétation, un test de Student est effectué grâce au logiciel Statistica 7.0 (figure 18).

Les nids de *M. scabrinodis* se trouvent en moyenne dans une végétation plus basse que ceux de *M. ruginodis* (18 cm contre 31 cm). Cependant le test de Student ne révèle pas de différence significative au risque 5 % ( $p = 0,55$ ).

Plusieurs explications sont possibles. Les grands écarts types (figure 18) sont peut être dus à la méthode expérimentale car la hauteur de végétation des quadrats a été décrite par tranches de 20 à 40 cm. Il est également possible que la tolérance de ces espèces pour le facteur « hauteur de végétation » se chevauche effectivement. Leur habitat dépendant aussi de l'humidité, leur niche écologique serait quand même séparée et limiterait la concurrence interspécifique.

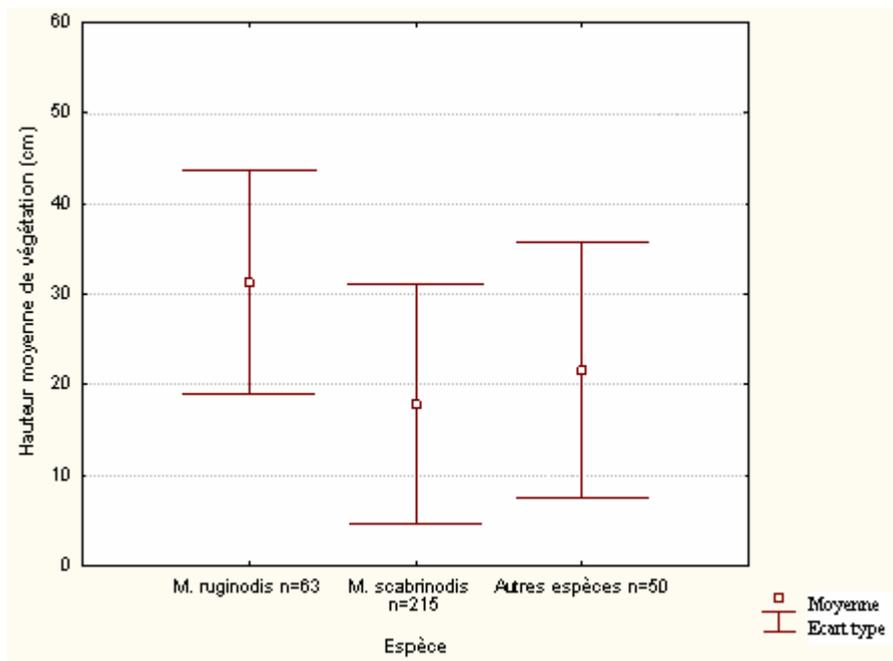


Figure 18 : Moyenne et écart type de la hauteur de végétation où sont installés les nids (épigés et endogés) des *Myrmica* et fourmis noires (= «autres espèces»), pour l'ensemble des quadrats.

→ L'installation de *M. scabrinodis* est privilégiée par le pâturage extensif, que ce soit en lande hygrophile ou en lande mésophile. En effet, les densités des nids combinées aux caractéristiques de la végétation révèlent que cette espèce s'établit préférentiellement dans une végétation basse (placettes à végétation rase, coulées...). Ceci concorde avec les données bibliographiques selon lesquelles *M. scabrinodis* est une espèce qui habite les zones ouvertes et ensoleillées.

Une fauche s'avère néfaste à l'établissement de *M. scabrinodis* si du pâturage n'est pas instauré ultérieurement, et qu'elle élimine les micro-reliefs (tels que les touradons de molinie) si le secteur est sujet à des périodes d'inondation qui dépassent 2 mois.

Au contraire, l'installation de *M. ruginodis*, espèce moins thermophile et qui préfère les zones embroussaillées, n'est privilégiée ni par le pâturage extensif, ni par la fauche. La hauteur de végétation où elle a été trouvée préférentiellement oscille entre 20 et 40 cm. Elle semble également disparaître à des hauteurs supérieures.

### V. 3. Activité selon l'habitat et le mode de gestion

#### V. 3. a. Distance d'affouragement

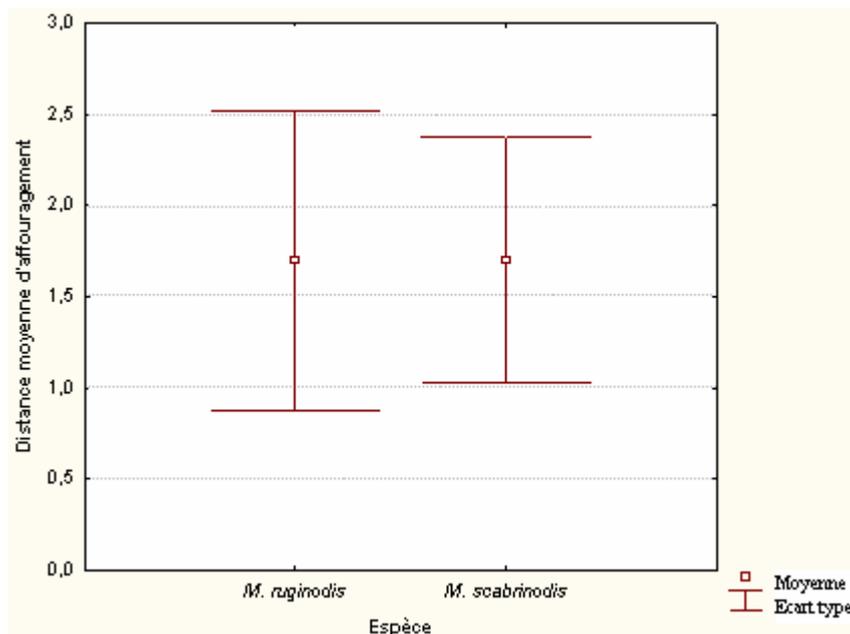
Les distances moyennes d'affouragement calculées avec la première méthode (suivi des fourmis jusqu'au nid) sont de 0,8 m pour *M. scabrinodis* (n=6) avec un maximum à 1,35 m ; et à 1 m pour *M. ruginodis* (n=3) avec un maximum à 1,30 m.

Les distances maximales ont été obtenues au niveau d'une zone à végétation rase. En effet, dès que la végétation devient dense, il est presque impossible de suivre la progression des ouvrières. Ainsi, seuls 50 % des fourmis ont pu être suivies jusqu'à leur nid.

Cette méthode ne permet pas de conclure car elle dépend avant tout de la distance à laquelle ont été posés les appâts par rapport aux nids. Etant donné leur forte densité, l'appât s'est souvent retrouvé à très faible distance d'un nid.

Avec la seconde méthode, les moyennes des distances d'affouragement (n=10) sont de 1,70 m pour *M. ruginodis* et *M. scabrinodis*, avec un maximum égal à 3 m pour les 2 espèces (figure 19 ; Statistica 7.0). Elle ne permet pas non plus de confirmer les différences notées dans le tableau 1.

Un biais réside dans le fait que les différentes distances ont été testées au même moment : l'effort de recrutement a certainement été concentré sur les appâts les plus proches et les plus accessibles (cf. Théorie du Fourrage Optimum, chapitre III. 2.). De plus, le site comportant de nombreuses fourmilières, les appâts suivants sont généralement monopolisés par des ouvrières d'un autre nid.



**Figure 19** : Distances moyennes d'affouragement (n=10) de *M. ruginodis* et de *M. scabrinodis* (d'après les résultats obtenus par la seconde méthode).

Il est fort probable que la distance de prospection supérieure à 8 m trouvée dans la bibliographie pour *M. ruginodis* (tableau 1) ait été obtenue sur une surface ne comportant pas d'autres fourmilières, et ayant peu de ressources alimentaires à proximité du nid. Par la suite, la distance de prospection considérée pour *M. scabrinodis* et *M. ruginodis* sera donc de 2 m, valeur plus réaliste dans les conditions rencontrées sur le site.

L'expérience souligne d'ores et déjà l'influence de facteurs biotiques et abiotiques dans l'exploration du milieu.

### V. 3. b. Intensité de l'affouragement et du recrutement

Les résultats des deux passages sur les transects indiquent que 96 % des appâts trouvés par chacune des deux espèces au bout de 3h de piégeage, le sont déjà au bout d'1h30. Leurs guildes fourrageuses évoluent donc rapidement.

L'activité des *Myrmica* est analysée ci-dessous à partir des moyennes des résultats (n=5) acquis au bout de 3h de piégeage. Les figures 20 et 21 correspondent respectivement à la proportion d'appâts trouvée par chaque espèce, et à l'abondance d'ouvrières le long des transects.

#### Lande hygrophile :

H : *M. scabrinodis* est retrouvée sous 90 % des appâts (figure 20. a.) et en abondance. Son activité minimale correspond à la zone où les fourmis noires recrutent massivement.

Sur les autres secteurs, ces dernières se trouvent en petite quantité (1 à 2 individus), ce qui explique qu'elles soient présentes sur plus de 60% des appâts, sans que ça apparaisse sur la figure 21. a.

*M. ruginodis* n'a pas été piégée alors que la cartographie des fourmilières et les observations de terrain attestent de sa présence. La coulée qui traverse presque l'ensemble du quadrat en sa médiane concentre de nombreux nids de *M. scabrinodis* près des appâts, ce qui empêche sûrement *M. ruginodis* d'y accéder.

Hp : *M. scabrinodis* occupe 60 % des pièges, et *M. ruginodis* près de 30 % d'entre eux (figure 20. b.). A part les zones occupées exclusivement par les fourmis noires (pièges 2, et 7 à 10), les *Myrmica* sont recrutées tout au long du transect. Lorsque le recrutement est peu important (moins d'une dizaine d'individus), *M. ruginodis* et *M. scabrinodis* se retrouvent parfois sur le même appât au même moment ou d'une date de piégeage à l'autre (ex pièges 12 et 23). En revanche, à partir d'une vingtaine d'individus recrutés sur un appât, et même si les deux espèces ont des nids à proximité, une seule espèce est échantillonnée (pièges 13, 14, 15, 18, 19).

L'exclusion d'une espèce est ici difficile à mettre en rapport avec la structure du transect. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'occupation exclusive d'un piège par une espèce donnée : un nid à faible distance, l'existence de chemins phéromonaux préexistants et l'absence d'obstacles entre le nid et l'appât, lui permettent certainement de recruter rapidement et massivement.

Hf : *M. scabrinodis* est trouvée sur le quart des appâts, et en abondance entre le 16ème et le 19ème. La zone affouragée correspond à la moitié nord du quadrat, ce qui est en accord avec les prévisions puisqu'elle compte des nids de *M. scabrinodis* et une proportion suffisante de touradons exondés qui permet le déplacement des fourmis.

Aucune *M. ruginodis* n'a été attirée, ce qui confirme leur absence sur la platière et le fait qu'elles recherchent un ensoleillement modéré pour la nidification.

Les fourmis noires sont seulement trouvées sur 3 appâts et en faible abondance. Leur présence ne semble pas affecter l'activité de *M. scabrinodis*.

#### Lande mésophile :

M : *M. scabrinodis* est présente sur près de 60 % des appâts du transect M (figure 20. d.) et l'abondance des ouvrières est maximum sur les 5 derniers, dans une zone où la densité de leurs nids s'élève à  $0,4.m^{-2}$ . Cependant, elle ne dépasse pas 40 individus par appât (figure 21. d). Le recrutement est également limité pour *M. ruginodis* et les fourmis noires. Ceci est sûrement lié à la hauteur considérable de la végétation (36 cm en moyenne ; figure 11) et à la rareté des coulées. En effet, des études signalent que la circulation des fourmis est favorisée dans une végétation ouverte (Melbourne, 1999 ; Elmes & Wardlaw, 1982).

Les effets de la concurrence interspécifique sont également marqués : les pièges 5 à 8 et 14 à 18 sont monopolisés par *M. ruginodis* ou les fourmis noires, en dépit de la présence de nids de *M. scabrinodis* à moins de 2 m de certains d'entre eux.

Mp : *M. scabrinodis* a ici une forte activité : elle est présente sur plus de 90 % des appâts, et l'abondance moyenne des ouvrières par appât se monte à 56, soit environ 5 fois plus que pour le transect M (alors que la densité des nids n'est qu'1,5 fois supérieure).

*M. ruginodis* est rarement échantillonnée, et en abondance si faible qu'elle n'apparaît pas sur la figure 21.e. L'activité de cette espèce semble réduite dans ce secteur, mais son absence est avant tout due aux conditions défavorables à sa nidification (cf. chapitre V. 2.).

Tout comme dans le cas du transect H, il est courant de trouver une à deux fourmis noires sur les appâts, mais cela ne semble pas affecter le recrutement de *M. scabrinodis* (figures 20. e. et 21. e.).

Mf : *M. ruginodis*, *M. scabrinodis* et les fourmis noires se trouvent sur un nombre à peu près équivalent d'appâts (environ 40 % ; figure 20. f), et le nombre moyen d'ouvrières sur chacun d'eux ne dépasse jamais 40 (figure 12. f).

On se trouve dans une situation similaire au transect M, où la végétation dense restreint l'efficacité de l'affouragement et du recrutement.

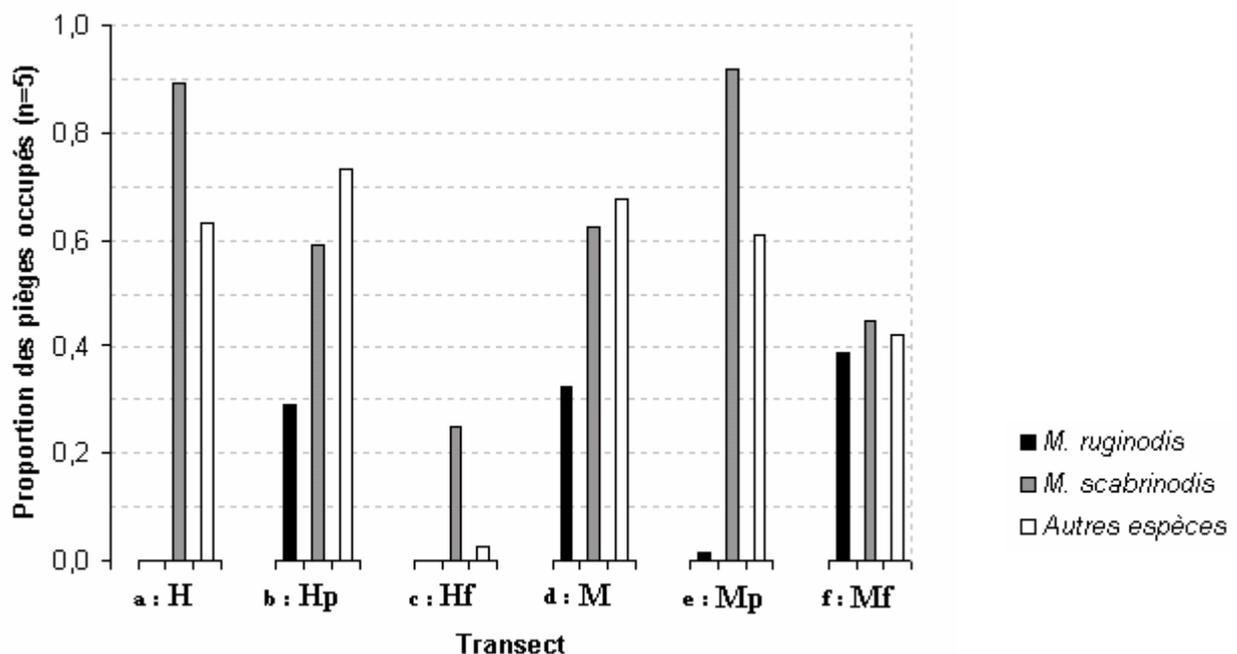


Figure 20 : Proportion moyenne des pièges occupés par chaque espèce de fourmis, sur chaque transect (n=5).

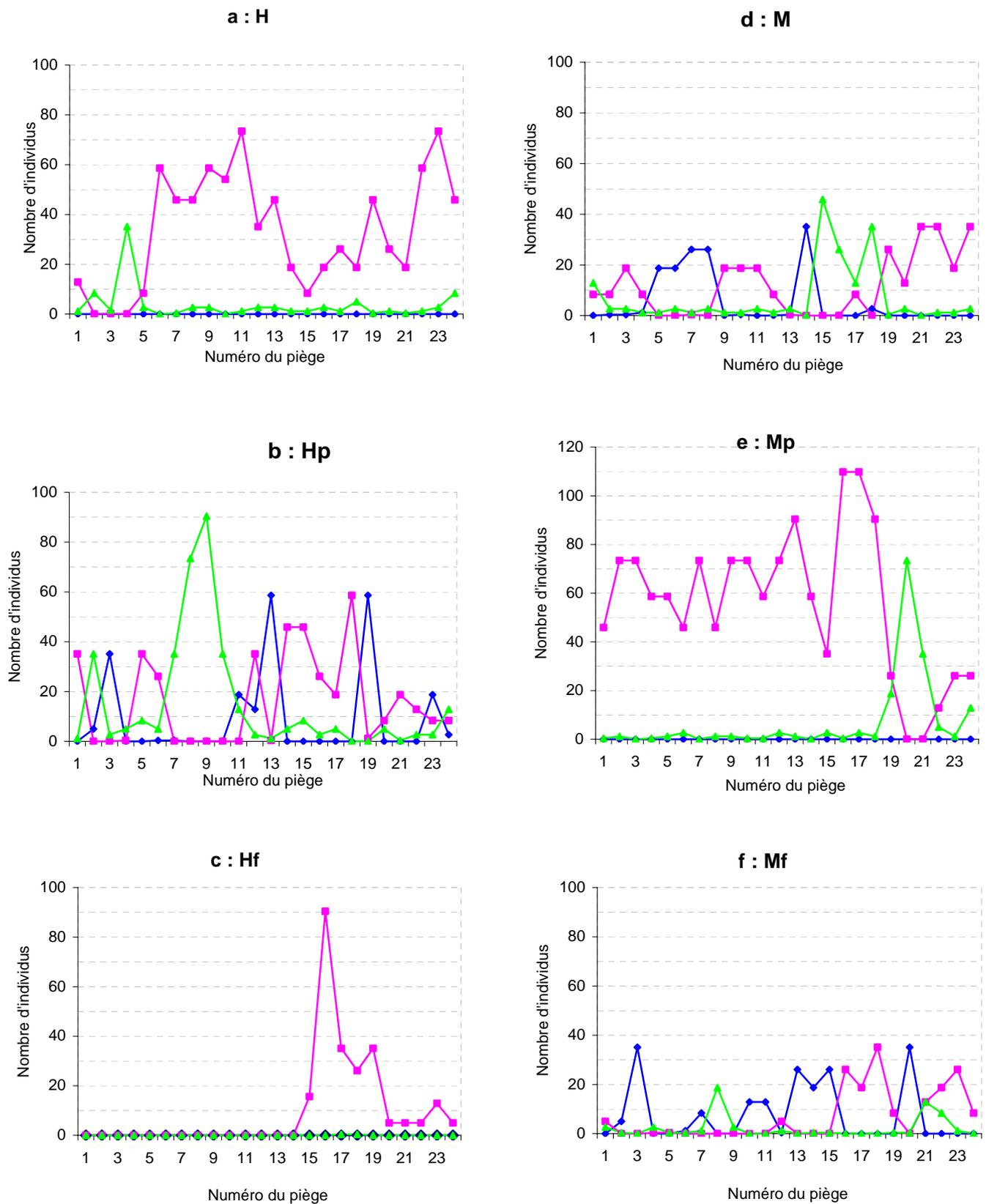


Figure 21 : Abondance moyenne d'ouvrières recrutées sur les pièges à appâts au bout de 3h, selon l'habitat, la gestion et l'espèce (n=5).

- *M. ruginodis*
- *M. scabrinodis*
- ▲— Autres espèces

Les résultats font apparaître les principaux facteurs responsables des variations d'activité inter et intra transects des *Myrmica*.

- La concurrence interspécifique représente un des facteurs qui influence le plus l'affouragement, bien que les *Myrmica* soient des espèces subordonnées (cf. chapitre III. 2.).

Au sein d'un même quadrat, chaque espèce affourage efficacement sur les secteurs les plus accessibles depuis son nid. Les autres espèces sont exclues des zones où le recrutement est massif (à partir d'une vingtaine d'individus), en particulier si c'est à proximité immédiate du nid (figure 21. a). Si la densité des nids des différentes espèces est élevée on aboutit alors à une répartition des ressources entre les colonies adjacentes (Elmes *et al.*, 1998) (figures 21. b., 21. d. et 21. f.).

Une absence de *M. ruginodis* entraîne une explosion de l'abondance d'ouvrières de *M. scabrinodis* sur les appâts (figures 21. c et 21. e), ce qui prouve effectivement que leur présence est un facteur limitant pour l'exploitation du milieu. Les fourmis noires ne semblent pas avoir autant d'incidence, puisqu'un à deux individus sont présents sur la majorité des pièges de H et Mf, sans toutefois porter atteinte au recrutement de *M. scabrinodis* (figures 21. a et 21. e.)

- Les facteurs abiotiques interviennent directement sur l'activité des fourmis, en engendrant des micro-habitats plus ou moins favorables à leur circulation au sein du milieu.

Ils interviennent également indirectement puisqu'ils conditionnent la nidification des espèces, et donc les phénomènes de concurrence (cf paragraphe précédent).

→ L'affouragement de *M. scabrinodis* au sein de l'habitat est maximal lorsque *M. ruginodis* est absente et que la végétation est peu dense ; dans le cas d'une lande hygrophile, un maximum de micro-reliefs est également nécessaire. **Les mesures appropriées à l'affouragement de *M. scabrinodis* sont un pâturage, ou une fauche combinée au pâturage avec conservation des micro-reliefs.**

L'affouragement de *M. ruginodis* est plus complexe. Il est aussi favorisé par une végétation peu dense, mais le milieu doit comporter des patch de hauteur favorable à sa nidification, sous peine qu'elle en soit totalement exclue. L'absence de *M. scabrinodis* sur une large surface est sans doute bénéfique, mais cela n'a pas été étudié car le cas ne s'est pas présenté parmi les quadrats. **Le pâturage favorise l'exploration du milieu par *M. ruginodis*, mais il doit être très extensif car il est contradictoire avec la gestion favorisant sa nidification.**

## VI. DISCUSSION

### Les interactions entre *M. alcon*, les gentianes et les *Myrmica* hôtes : secteurs sources et secteurs puits

La conservation de *M. alcon* se heurte à plusieurs difficultés : il s'agit non seulement de renforcer les populations d'espèces hôtes, mais aussi de favoriser leurs interactions en influençant leur localisation et leur dispersion.

L'interaction entre *M. alcon* et les gentianes intervient lors de la ponte. Le recensement 2007 a permis de détecter un taux de gentianes parasitées atteignant 43 % dans un secteur, et de 38 % à 23 % dans les secteurs voisins. Cela tend à prouver que l'activité des papillons se concentre dans leur zone d'émergence (hypothèse également avancée par Rozier, 1999). **Ils coloniseraient de nouveaux habitats une fois les gentianes les plus proches saturées en œufs**, et en fonction de leur capacité de dispersion qui se limite généralement à quelques centaines de mètres (Wynhoff *et al.*, 1996, dans WallisDeVries, 2004).

Ainsi, malgré la mortalité encourue par le risque de concurrence intraspécifique entre les chenilles, un secteur à forte reproduction est une source potentielle pour la dissémination de *M. alcon*.

L'interaction entre *M. alcon* et les et les fourmis hôtes correspond à l'étape de l'adoption des chenilles.

- Elle dépend de la **densité des nids** de fourmilières hôtes. En effet, l'adoption est possible si la distance entre le nid et la gentiane n'excède pas la distance d'affouragement des ouvrières (de 2 à 8 m selon l'espèce). Une gentiane poussant dans un secteur qui comporte peu de fourmilières hôtes aura peu de probabilité de satisfaire à cette condition, et la majorité des pontes sera perdue.

De par leur faible nombre, ces fourmilières risquent également de dépasser leur capacité d'accueil (6 chenilles en moyenne par nid, en fonction de la taille de la colonie ; Thomas & Elmes, 1998), ce qui provoquerait la mort des chenilles surnuméraires.

Pour ces deux raisons, un tel secteur est un puits potentiel pour la population de *M. alcon*.

- Elle dépend aussi de leur **distribution spatiale**. Si les nids sont régulièrement distribués dans l'espace, une densité de  $0,08 \text{ nids.m}^{-2}$  est en théorie suffisante pour que l'intégralité de la zone soit prospectée (un affouragement à 2 m du nid équivaut à une surface prospectée de  $12 \text{ m}^2$  ; soit, pour que  $1 \text{ m}^2$  soit prospecté :  $1 \text{ m}^2 / 12 \text{ m}^2.\text{nids}^{-1} = 0,08 \text{ nids}$ ). Or, la bibliographie ainsi que les résultats de cette étude indiquent une tendance à l'agrégation aux endroits les plus propices (Elmes, 1974). A cela s'ajoute un affouragement entravé par de multiples facteurs (compétition, végétation complexe...). Ainsi, alors que les densités des nids de *M. scabrinodis* et de *M. ruginodis* sur le quadrat Mf se rapprochent de  $0,08 \text{ nids.m}^{-2}$ , chacune n'est présente que sur 40 % des appâts.

On retiendra que **le seuil de  $0,08 \text{ nids.m}^{-2}$  ne reflète pas les réalités du terrain, et ne garantit pas une forte probabilité d'adoption des chenilles de *M. alcon*.**

Suite aux difficultés d'étude des *Myrmica*, les contraintes liées à cette interaction sont souvent occultées dans les mesures de gestion. Dans le meilleur des cas, une simple détermination de la fourmi hôte est préconisée. Elle est effectivement nécessaire, puisque les espèces ont différentes préférences écologiques. Néanmoins, des actions favorisant la probabilité d'adoption voire la capacité d'accueil des fourmilières doivent s'ensuivre.

### **Préconisations de gestion**

Les résultats de cette étude montrent que *M. scabrinodis* et *M. ruginodis* ne nécessitent pas les mêmes interventions, que ce soit pour favoriser leur nidification ou l'adoption des chenilles.

*M. scabrinodis* occupant la même structure de végétation que la gentiane (végétation rase ou sol nu), il est possible de préconiser une gestion compatible avec les exigences des deux espèces.

En revanche, *M. ruginodis* recherche une végétation plus haute pour fonder son nid (une trentaine de cm en moyenne). Un compromis de gestion rendant possible l'interaction entre les chenilles de *M. alcon* et les fourmis est donc requis.

### Pâturage

L'étude montre que le pâturage extensif en lande hygrophile et mésophile est bénéfique à la nidification de *M. scabrinodis*. En effet, l'abroustissement et le piétinement créent des micro-habitats correspondant aux préférences écologiques de l'espèce. Son activité s'avère également élevée, en particulier en l'absence de *M. ruginodis*. La gentiane pneumonanthe se retrouve au niveau des mêmes micro-habitats, ce qui contribue à augmenter les chances d'adoption des chenilles.

Le pâturage entraîne une diminution de la densité des nids de *M. ruginodis* car ceux-ci réclament un milieu d'avantage embroussaillé. L'adoption des chenilles nécessite alors une forte hétérogénéité spatiale (patches de végétation dense, mêlés à des patches de végétation rase ou à sol nu). Un pâturage de moindre intensité peut convenir à cette espèce mais limiterait par contre le développement de la population de gentianes.

**→ Le pâturage extensif peut être à l'origine de secteurs sources pour la reproduction du *Maculinea*, en favorisant la gentiane et *M. scabrinodis*. Les chenilles tombant de gentianes parvenues à germer dans les zones moins fréquentées par le bétail, auraient tout de même être une probabilité d'être adoptées grâce à la présence de nids de *M. ruginodis* (si c'est effectivement une espèce hôte sur le site).**

Il est essentiel d'adapter la période et l'intensité du pâturage, sans quoi elle peut s'avérer à l'inverse dommageable pour les populations :

- le bétail doit être retiré avant la floraison de la gentiane (vers le 25 juillet) pour éviter sa consommation (la plante est appétente ; Guérin & Darinot, 2005) et son piétinement. Il peut être rétabli après l'adoption des chenilles et la fructification de la gentiane (fin septembre).
- la pression de pâturage est le paramètre le plus difficile à contrôler (Guérin & Darinot, 2005). Dans tous les cas, il doit être extensif et ne pas dépasser 0,1 à 0,2 UGB.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>.

Le choix de l'espèce dépendra de sa capacité à ouvrir le milieu, ainsi que des éventuels impacts négatifs (ex. eutrophisation des mares par les bovins).

## Fauche

La fauche en plein avec exportation et non suivie de pâturage entraîne une baisse de la densité des nids de *M. scabrinodis* et de son activité. Cela est dû au fait que la molinie repousse de façon accrue et dès l'année suivante : le microclimat (fort ombrage et faible température au sol) n'est alors pas favorable à cette espèce.

Cette action n'a pas d'incidence sur la densité des nids de *M. ruginodis*, mais limite malgré tout leur efficacité d'affouragement.

La probabilité d'adoption dans ce secteur de la Lande du Camp est donc très faible, que *M. ruginodis* ait la capacité d'héberger les chenilles ou non.

**→ La fauche en plein non suivie de pâturage peut potentiellement engendrer des secteurs puits. Quelque soit sa fréquence, elle n'est pas adaptée à l'écologie des fourmis hôtes et à la conservation de *M. alcon*.**

La fauche en plein avec exportation et suivie de pâturage crée un milieu ouvert avec une très faible densité de végétation. Ces conditions sont favorables à l'installation de *M. scabrinodis* et à son affouragement. Cependant, il y a un impact sur les fourmilières, qui deviennent plus petites et plus dispersées ; par conséquent, la probabilité de trouver les chenilles diminue, ainsi que la capacité d'accueil (Mouquet *et al.*, 2005). Quant à *M. ruginodis*, elle ne peut s'installer dans ce milieu trop ensoleillé.

En outre, une condition doit être respectée vis-à-vis des micro-reliefs (touradons de molinie, talus). L'étude révèle qu'ils constituent un élément essentiel en lande hygrophile, indispensables non seulement à la pérennité des nids lors de périodes d'inondation, mais également à l'affouragement des ouvrières.

Maes *et al.* (2004) ajoute que des micro-reliefs intacts sont tout aussi importants au niveau des autres habitats, car ils permettent d'augmenter la vitesse de recolonisation par les fourmis.

**→ La fauche en plein même suivie de pâturage a un impact négatif sur les fourmis hôtes, d'autant plus que les micro-reliefs sont éliminés.**

**Une intervention en forme de layons est nettement préférable.** Elle permettra non seulement la circulation du bétail, la floraison des gentianes, et la présence d'ouvrières, provenant des nids installés en bordure de bande. La distance d'affouragement des *Myrmica* étant de 2 à 8 m selon l'espèce, cela impose une largeur de bandes n'excédant pas 4 m.

Enfin, comme pour le pâturage, **la phénologie des organismes doit être prise en compte**, ce qui impose une date d'intervention située entre fin septembre (après l'adoption des chenilles et la fructification des gentianes) et mi-mai (pour assurer le développement des fleurs, et la préservation des chrysalides situées à la surface des fourmilières). Les autres impératifs de gestion imposent qu'elle soit effectuée entre mi-octobre et mi-décembre (Hannok, comm. pers.).

Ces résultats expliquent les différences observées entre la Lande du Camp (dont une partie est pâturée depuis 2002), et trois autres sites des Landes de Lessay (qui font l'objet d'une gestion par fauche) (cf. document annexe). La lande de Lessay est la seule qui renferme des populations de gentianes et de *M. alcon* en croissance exponentielle.

## VII. CONCLUSION

Le fort développement de la population de *M. alcon* dans la réserve de la Lande du Camp est à mettre en relation avec le mode de gestion appliqué depuis 5 ans. L'action bénéfique du pâturage extensif sur la gentiane pneumonanthe était déjà connue. Cette étude montre qu'il favorise en plus la nidification et l'activité de *M. scabrinodis*, peut être l'unique fourmi hôte sur le site.

Une excavation de fourmilières de *M. ruginodis* en juin prochain pourrait préciser ce dernier point.

Dans les conditions du site, le pâturage intègre donc l'ensemble des conditions nécessaires au cycle de *M. alcon*. En choisissant une intensité et une période adéquate, il permettra d'assurer des populations denses de *M. alcon*, qui seront moins sensibles aux variations stochastiques.

La fauche en layon ainsi que les autres perturbations brutales (étrépages et brûlis dirigés) ne sont pas exclues, mais elles doivent être réalisées avec une extrême prudence à l'égard de la taille et de la forme de la surface traitée.

Restaurer les populations des sites des Landes de Lessay est d'une grande priorité, mais pallier à la fragmentation des habitats est capital dans le cadre d'une conservation à long terme de l'espèce (WallisDeVries, 2004).

Des projets de corridors biologiques font actuellement l'objet de débats. Ils permettraient d'établir des échanges entre les sites, et un auto-rétablissement en cas d'extinction sur l'un d'eux (Elmes & Thomas, 1992).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALS T. D., NASH D. R. and BOOMSMA J. J., 2001. Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. *Animal Behaviour*, **62**:99-106.
- BESTELMEYER B.T., AGOSTI D., ALONSO L.E., BRANDÃO C.R.F., BROWN W.L., DELABIE J.H.C. and SILVESTRE R., 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description and evaluation, In AGOSTI, D. MAYER J., ALONSO L.E. and SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standards methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington. p. 122-144.
- BOOSMA J.J., ISAAKS J.A., 1982. Effects of inundation and salt on the survival of ants in sandy coastal plain. *Ecological Entomology*, **7**:121-130.
- BRANDÃO C.R.F., 2000. Major regional and type collections of ants (Formicidae) of the world and sources for the identification of ant species. In AGOSTI D., MAYER J., ALONSO L.E. and SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standards methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington. p. 172-185.
- BRASCHLER B. and BAUR B., 2003. Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology*, **28**:651-658.
- CHAMIOT PRIEUR A., 2007. Révision du plan de gestion de la Lande du Camp à Lessay. 196 p. + annexes.
- CROZIER R.H., DUNNETT L.J. and AGAPOW P.-M., 2005. Phylogenetic biodiversity assessment based on systematic nomenclature. *Evolutionary Bioinformatics Online*, **1**:11-36.
- DAUBER J. and WOLTERS V., 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology & Biochemistry*, **32**:93-99.
- DAUBER J., BENGTSSON and LENOIR L., 2006. Evaluating effects of habitat loss and land-use continuity on and species richness in seminatural grassland remnants. *Conservation Biology*, **20**(4):1150-1160.
- ELFFERICH N.W., 1963. Kweekervaringen met *Maculinea alcon* Schiff. *Entomologische Berichten*, **23**:46-52.
- ELMES G.W., 1974. The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland. *Pedobiologia*, **14**:412-418.
- ELMES G.W., 1975. Population studies on the genus *Myrmica* (Hymenoptera : Formicidae), with special reference to Southern England. Unpublished PhD thesis, University of London, 334 p.
- ELMES G.W., 1982. The phenology of five species of *Myrmica* (Hym. Formicidae) from South Dorset, England. *Insectes Sociaux*, **29**:548-559.

ELMES G.W. and WARDLAW J.C., 1982. Variations in populations of *Myrmica sabuleti* and *M. scabrinodis* (Formicidae: Hymenoptera) living in Southern England. *Pedobiologia*, **23**:90-97.

ELMES G.W. and THOMAS J.A., 1987. Le genre *Maculinea*. *Les papillons de jours et leur biotope*. L.S.P.N., Bâle. p. 354-365.

ELMES G.W., THOMAS J.A. and WARDLAW J.C., 1991. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. *Journal of Zoology*, London, **223**:447-460.

ELMES G.W. and THOMAS J.A., 1992. Complexity of species conservation in managed habitats: interaction between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiversity and Conservation*, **1**:155-169.

ELMES G.W., THOMAS J.A., WARDLAW J.C., HOCHBERG M.E., CLARKE R.T. and SIMCOX D.J., 1998. The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, **2**:67-78.

FIEDLER K., 1991. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien*, **31**:5-157.

FIEDLER K., HÖLLDOBLER B. and SEUFERT P., 1996. Butterflies and ants: the communicative domain. *Experientia*, **52**:14-24.

GADEBERG R.M.E. and BOOMSMA J. J., 1999. Genetic population structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Journal of Insect Conservation*, **1**:99-111.

GROC S., 2006. Diversité de la myrmécofaune des Causses aveyronnais - Comparaison de différentes méthodes d'échantillonnage. Mémoire de DESUPS. Université Paul Sabatier, Toulouse. 38 p.

GUERIN C. and DARINOT F., 2005. Les prairies humides à gentiane des marais et *Maculinea*. CREN Rhône Alpes, 19 p.

HANNOK A., 2007. Bilan du premier plan de gestion de la Lande du Camp, 2001-2006. 71 p.

HOCHBERG M.E., CLARKE R.T., ELMES G.W. and THOMAS J.A., 1994. Population dynamic consequences of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant hosts. *Journal of Animal Ecology*, **63**:375-391.

HÖLLDOBLER B. and WILSON E.O., 1990. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, **64**:8-15.

JONHSON R.A., 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia*, **89**:118-124.

LENOIR L., PERSSON T. and BENGTTSSON J., 2001. Wood ants as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biology and Fertility of Soils*, **34**:235-240.

LEONARD J.G. and HERBERS J.M., 1986. Foraging tempo in two woodland ant species. *Animal Behaviour*, **34**:1172-1181.

LHONORE J., 1998. Biologie, écologie et répartition de quatre espèces de Lépidoptères Rhopalocères protégés (Lycaenidae, Satyridae) dans l'ouest de la France. Editions OPIE. Rapports d'études de l'OPIE, Vol. 2, 108 p.

MAES D., VANREUSEL W., TALLOEN W. and VAN DYCK H., 2004. Functional conservation units for the endangered Alcon Blue Butterfly *Maculinea alcon* in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biological Conservation*, **120**:229-241.

McGLYNN K., 1994. The foraging behaviour of the common ant, *Myrmica rubra* (L.). Unpublished PhD thesis, University of London, 339 p.

MELBOURNE B.A., 1999. Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, **24**:228-239.

MOUQUET N., BELROSE V., THOMAS J.A., ELMES G.W., CLARKE R.T. and HOCHBERG M.E., 2005. Conserving community modules: a case study of the endangered lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. Appendix A. *Ecology*, **86**:3160-3173.

MUNGUIRA M.L., MARTIN J., 1999. Action plan for the endangered *Maculinea* butterfly in Europe. *Nature and Environment*, **97**. Council of Europe Publishing.

ROZIER Y., 1999. Contribution à l'étude de la Biologie de Conservation de *Maculinea* sp. (Lepidoptera : Lycaenidae) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône. Thèse, Université Claude Bernard, Lyon 1. 230 p.

SCHEPER M., VAN DER MADE J. and WYNHOFF I., 1995. *Maculinea alcon*: interaction between a mymecophilous butterfly, its larval foodplant and its host ants. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society*, **6**:77-78.

SCHLICK-STEINER B.C., STEINER F.M., MODER K., BRUCKNER A., FIEDLER K. and CHRISTIAN E., 2006. Assessing ant assemblages: pitfall trapping versus nest counting (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **53**:274-281.

SCHULTZ T.R. and MCGLYNN T.P., 2000. The interactions of ants with other organisms. In AGOSTI D., MAYER J., ALONSO L.E. and SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standards methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington. pp. 35-45.

SEIFERT B., 1988. A taxonomic revision of the *Myrmica* species in Europe, Asia Minor, and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). *Abh. Ber. Naturkundesmus*, **62**(3):1-75.

STRADLING D.J., 1968. Some aspects of the ecology of ants at Newborough Warren National Nature Reserve, Anglesey. Unpublished PhD thesis, University of Wales.

SYMES N.C. and DAY J., 2003. A practical guide to the restoration and management of lowland heathland. The RSPB, Sandy.

THOMAS J.A., 1984. The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *Maculinea teleius* (the scarce large blue) in France. *Biological Conservation*, **28**:325-347.

THOMAS J.A. and ELMES G.W., 1998. Higher productivity at the cost of increased host specificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. *Ecological Entomology*, **23**:457-464.

THOMAS J.A., ELMES G.W., WARDLAW J.C. and WOYCIECHOWSKI M., 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, **79**:452-457.

VAN DICK H., OOSTERMEIJER J.G.B., TALLOEN W., FEENSTRA V., VAN DER HIDDE A. and WYNHOFF I., 2000. Does the presence of ant nests matter for ovoposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *The Royal Society*, **267**:861-866.

VEPSALAINEN and SAVOLAINEN, 1990. The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, **59**:643-654.

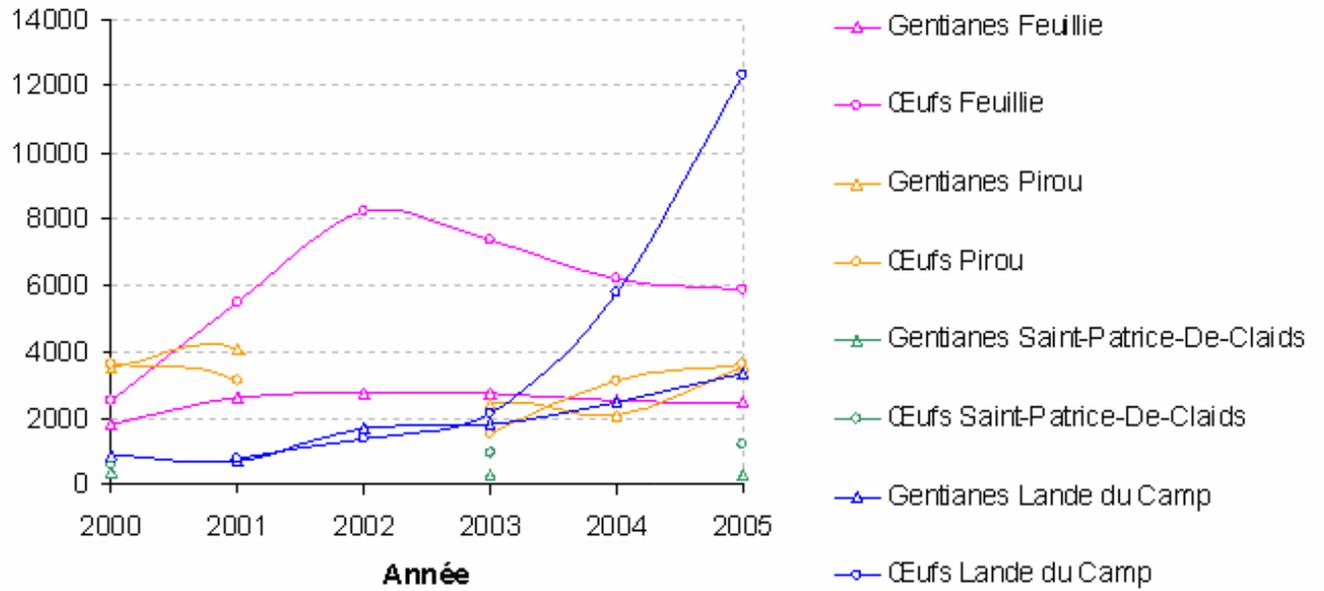
WALLISDEVRIES M. F., 2004. A quantitative approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology*, **18**:489-499.

WARDLAW J.C, ELMES G.W. and THOMAS J.A., 1998. Techniques for studying *Maculinea* butterflies: II. Identification guide to *Myrmica* ants found on *Maculinea* sites in Europe. *Journal of Insect Conservation*, **2**:119-127.

WYNHOFF I., 1998a. The recent distribution of the European *Maculinea* species. *Journal of Insect Conservation*, **2**:15-27.

WYNHOFF I., 1998b. Restoration of a butterfly-ant community in a Dutch nature reserve. *2nd International Conference on Restoration Ecology, Groningen, The Netherlands*, 48 p.

WYNHOFF I., OOSTERMEIJER J. G. B., SCHEPER M. and VAN DER MADE J. G., 1996. Effects of habitat fragmentation on the butterfly *Maculinea alcon* in the Netherlands. In SETTELE J., MARGULES C., POSCHLOD P. and HENLE K (eds.), *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 15-23.



Annexe : Nombre de gentianes pneumonanthes et d'œufs de *Maculinea alcon* sur 4 sites des Landes de Lessay. D'après le CPIE du Cotentin.