

Sélection des habitats par les fourmis *Myrmica*
dans deux vallées héraultaises : implications
pour la conservation de l'Azuré du Serpolet
Phengaris arion (Linnaeus, 1758)



Cassandra DURRET, Jérémie DEMAY,
Bastien LOUBOUTIN, Rumsais BLATRIX,
Christophe GALKOWSKI,
Thibaut COUTURIER & Aurélien BESNARD

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

L'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758), femelle en ponte sur Origan commun *Origanum vulgare* L. Crédit photo: B. Louboutin.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publishes*:
Adansonia, **Zoosystema**, **Anthropozoologica**, **European Journal of Taxonomy**, **Geodiversitas**, **Cryptogamie** sous-sections **Algologie**, **Bryologie**, **Mycologie**, **Comptes Rendus Palevol**.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic): 2553-8756

Sélection des habitats par les fourmis *Myrmica* dans deux vallées héraultaises : implications pour la conservation de l'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758)

Cassandra DURRET
Jérémy DEMAY

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie,
26 allée de Mycènes, F-34000 Montpellier (France)
cassandra.durret@outlook.fr
jeremie.demay@cen-occitanie.org

Bastien LOUBOUTIN

Office pour les Insectes et leur Environnement,
755 avenue du Campus Agropolis, F-34988 Montferrier-sur-Lez (France)
bastien.louboutin@insectes.org

Rumsais BLATRIX

Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE),
Université Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD,
1919 route de Mende, F-34000 Montpellier (France)
rumsais.blatrix@cefe-cnrs.fr

Christophe GALKOWSKI

104 route de Mounic, F-33160 Saint Aubin du Médoc (France)
chris.gal@wanadoo.fr

Thibaut COUTURIER
Aurélien BESNARD

Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE),
Université Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD,
1919 route de Mende, F-34000 Montpellier (France)
thibaut.couturier@ecomail.fr
aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr

Soumis le 30 août 2023 | Accepté le 4 mars 2024 | Publié le 11 décembre 2024

Durret C., Demay J., Louboutin B., Blatrix R., Galkowski C., Couturier T. & Besnard A. 2024. — Sélection des habitats par les fourmis *Myrmica* dans deux vallées héraultaises : implications pour la conservation de l'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758). *Naturae* 2024 (17): 369-378. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a17>

RÉSUMÉ

L'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758) est l'un des organismes parasites les plus étudiés en Europe. Ce papillon myrmécophile est entièrement dépendant de la présence simultanée d'une plante hôte spécifique et d'une fourmi-hôte du genre *Myrmica* Latreille, 1804, pour effectuer son cycle biologique. Notre étude vise à mieux comprendre les effets de facteurs biotiques et abiotiques sur l'occurrence et la sélection de l'habitat de ces fourmis-hôtes. Pour cela, nous avons mis en place en 2021 un protocole d'étude de la sélection de l'habitat par les fourmis au sein de 12 prairies favorables à l'Azuré du Serpolet. Nous avons également effectué des relevés phytoso-

MOTS CLÉS
Fourmis-hôtes,
gestion prairiale.

KEY WORDS
Host ants,
land and meadow
managment.

ciologiques et compilé les historiques de gestion de chacune de ces prairies. Nous avons relevé la présence de deux espèces de fourmis potentiellement hôtes de l'Azuré du Serpolet: *M. spinosior* Santschi, 1931 et *M. specioides* Bondroit, 1918. Leur sélection à l'échelle des quadrats de 2 × 2 m était influencée par deux variables environnementales. La probabilité d'occurrence des *Myrmica* augmentait avec le recouvrement en strate herbacée et diminuait avec l'augmentation du recouvrement en sol nu. Ainsi, le maintien des fourmis-hôtes dépend des prairies hautes en cours de déprise agro-pastorale, un stade transitoire délicat à maintenir. Sur la base de ces résultats, nous préconisons en contexte méditerranéen sur les prairies hébergeant des fourmis-hôte de *P. arion*, un pâturage le plus tardif possible en saison avec maintien d'une strate herbacée haute, en évitant le prélèvement total de la strate herbacée.

ABSTRACT

Habitat selection of Myrmica ants in two valleys of the Hérault region: implications for the conservation of the Large Blue Phengaris arion (Linnaeus, 1758).

The Large Blue *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758) is one of the most studied parasitic organism in Europe. This myrmecophilous butterfly is entirely dependent on the simultaneous presence of a specific host plant and a host ant of the *Myrmica* Latreille, 1804, genera. Our study aims to better understand the effects of biotic and abiotic factors on the occurrence and habitat selection of *Myrmica* ants. We studied the habitat selection by ants in 12 meadows previously known to host populations of large blue. Thirty plots of four square meters were sampled in each meadow. We also conducted phytosociological survey and we compiled the management history in each meadow. We found the presence of two *Myrmica* species potentially hosts of the large blue: *M. spinosior* Santschi, 1931 and *M. specioides* Bondroit, 1918. The habitat selection showed that the occurrence of *Myrmica* increased with herbaceous cover proportion and decreased with the bare ground cover proportion. Despite the thermophilous nature of these two species within the genus *Myrmica*, these results suggest that a high grass cover rate is needed for the maintenance of favorable conditions for these species' anthills. Thus, the maintenance of *Myrmica* depends on these high-vegetated meadows, partially abandoned lands, a transitional vegetation stage that it is challenging to maintain. In a Mediterranean context, we recommend an as late as possible grazing in season with the maintaining of high herbaceous layer in meadows hosting host ants of *P. arion*. The total removal of the herbaceous layer is to be avoided.

INTRODUCTION

LES MILIEUX OUVERTS MÉDITERRANÉENS, DES HABITATS EN RÉGRESSION ABRITANT DES ESPÈCES SPÉCIALISTES

Les milieux ouverts agropastoraux méditerranéens présentent des structures paysagères et une mosaïque d'habitats naturels remarquables. Ces milieux sont en forte régression depuis les années 1950 en raison de l'arrêt des pratiques pastorales dont ils dépendent et de l'abandon des terres agricoles (Lepart et al. 1994, 2014; Sirami et al. 2007). Ils constituent donc un enjeu de conservation culturelle et environnemental à l'échelle mondiale (Garnier 2008). Certaines espèces rares et menacées, souvent spécialistes, constituent des indicateurs de l'état de conservation de ces écosystèmes (Van Swaay & Warren 1999; Thomas et al. 2004; Settele et al. 2008).

L'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Lycaenidae) (Fig. 1) représente un enjeu majeur de conservation. Cette espèce évaluée « en danger » en Europe (Van Swaay et al. 2010) est ciblée par le Plan national en faveur des papillons de jour 2018-2028 (Houard & Jaulin 2018). Elle est par ailleurs protégée sur le territoire national et inscrite à l'annexe 4 de la Directive européenne «Habitat Faune Flore».

L'AZURÉ DU SERPOLET, UN PARASITE SOCIAL AU SERVICE DE L'ORIGAN

L'Azuré du Serpolet est l'un des principaux acteurs d'un complexe d'interactions sociales entre une plante, principalement le thym (*Thymus* L. sp.; Lamiaceae) ou l'Origan commun (*Origanum vulgare* L.; Lamiaceae), dont il se sert d'hôte pour la ponte et le développement de ses trois premiers stades larvaires, et plusieurs espèces de fourmis hôtes du genre *Myrmica* Latreille 1804 pour son dernier stade larvaire, de la nymphose à l'émergence de l'imago (Elmes & Thomas 1992). Selon les secteurs biogéographiques, l'Azuré du Serpolet entre en interaction avec différentes plantes-hôtes et espèces hôtes de *Myrmica*. Dans son aire de distribution méditerranéenne, sa principale plante-hôte est l'Origan commun, largement répandu, avec sur certaines stations la Brunelle à feuilles d'hysope (*Prunella hyssopifolia* L.) en Provence ou encore le Calament clinopode (*Clinopodium vulgare* L.) dans les hautes Corbières (Lafranchis et al. 2015).

Les interactions entre papillon et plante-hôte sont présentes chez la plupart des rhopalocères qui, comme tous pollinisateurs, sont liés à la végétation, notamment pour leur alimentation et lieu de reproduction (Lafranchis 2000). Lorsque l'imago femelle de *P. arion* sélectionne un pied d'origan pour y pondre



Fig. 1. — L'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758). Crédits photos : B. Louboutin (gauche) et S. Richaud (droite).

ses œufs, la chenille se sert de la plante comme nourriture et protection pour ses premiers stades de développement. Après la nymphose, l'imago contribue à la reproduction de l'origan par pollinisation.

Les interactions entre les rhopalocères et les fourmis sont moins courantes, sauf au sein de la famille des Lycénidés (Lycaenidae) dont plus de 70 % des espèces au niveau mondial entretiennent une association avec les fourmis au cours de leur développement larvaire (Lafranchis *et al.* 2015) et tirent des bénéfices de l'activité des fourmis, comme une défense vis-à-vis des insectes prédateurs et parasitoïdes, alimentation, soin, etc. : on parle alors d'espèce « myrmécophile ». En France, 26 rhopalocères de la famille des Lycénidés sont dits myrmécophiles (Lafranchis & Kan 2012). On distingue des myrmécophiles obligatoires (espèces du genre *Phengaris* Doherty, 1891, *Plebejus argus* (Linnaeus, 1758) et *Plebejus idas* (Linnaeus, 1761)) et des myrmécophiles facultatifs avec un degré d'interdépendance variable selon les espèces (Lafranchis *et al.* 2015).

Lors de leur adoption par les fourmis, les chenilles leur fournissent en retour des sécrétions de glucides et acides aminés (Fiedler *et al.* 1996) qui constituent toutefois un bénéfice minime et peuvent être considérées comme un leurre. Parmi les Azurés myrmécophiles, l'Azuré du Serpolet est considéré comme un parasite myrmécophage car il va s'alimenter du couvain des fourmis, parfois intégralement, et par conséquent vit au dépend de la colonie de fourmis-hôte (Elmes & Thomas 1992; Blatrix *et al.* 2013).

Les interactions entre l'origan et les fourmis-hôtes sont à ce jour mal comprises. Seule une étude de Patricelli *et al.* (2015) révèle l'existence d'une relation d'ordre chimique au sein de ce complexe d'interactions (Fig. 2). Selon ces auteurs, la plante, elle-même perturbée par les *Myrmica* qui endommagent son système racinaire pour la construction du nid, produit à la suite de ces perturbations des composés organiques volatils, parmi lesquels le carvacrol. Ils ont montré que les femelles gravides d'Azuré du Serpolet étaient spécifiquement attirées par les pieds d'origan, dont les fleurs émettent ce composé

chimique dans l'air. La plante tire un bénéfice de cette association *via* la régulation des *Myrmica* par la future chenille du papillon qui se nourrira des œufs et larves. Ces mêmes auteurs montrent également que les différents composés chimiques produits par l'origan en présence de fourmis sont toxiques et éliminent la plupart des espèces de fourmis, à l'exception des espèces du genre *Myrmica*.

Cette coévolution implique pour l'Azuré du Serpolet une présence et une abondance obligatoires de la plante-hôte et de la fourmi-hôte, déterminantes pour sa survie (Thomas 2002). Selon Thomas *et al.* (1992), les populations de la fourmi-hôte représenteraient l'un des facteurs clés dont va dépendre la dynamique, la stabilité et la taille des populations de *P. arion*. Très peu d'études existent sur les fourmis-hôtes et la stabilité d'une population de *P. arion*, même s'il est reconnu que la densité des fourmières est un paramètre important pour le maintien d'une population d'Azuré du Serpolet. Cette densité de nids de fourmis hôtes est fortement influencée par la présence de fourmis concurrentes (Levings & Traniello 1981). New (1993) précise que de petites populations peuvent se développer sur moins d'un hectare si au moins 60 % de la surface est occupée par les fourmis hôtes. De son côté, Thomas (1991) estime que la fourmi hôte doit occuper au moins 50 % de la zone d'origan du site pour qu'une population d'Azuré du Serpolet puisse se maintenir. Alors que *P. arion* est l'un des rhopalocères les plus étudiés en Europe et dans le monde (Settele & Kühn 2009), les études portant sur l'écologie des *Myrmica* sont rares. La plupart des études s'intéressant aux interactions entre plantes-hôtes et papillons. Or, pour préserver *P. arion*, il est nécessaire d'améliorer les connaissances sur les fourmis-hôtes et de comprendre les facteurs influençant leur occurrence dans les milieux naturels.

DES LACUNES DE CONNAISSANCE

À L'ÉMERGENCE D'UNE PROBLÉMATIQUE DE GESTION

S'il est admis que le maintien de milieux ouverts et semi-ouverts est déterminant pour la conservation de l'Azuré du Serpolet (OPIE *et al.* 2011; Houard & Jaulin 2018), les

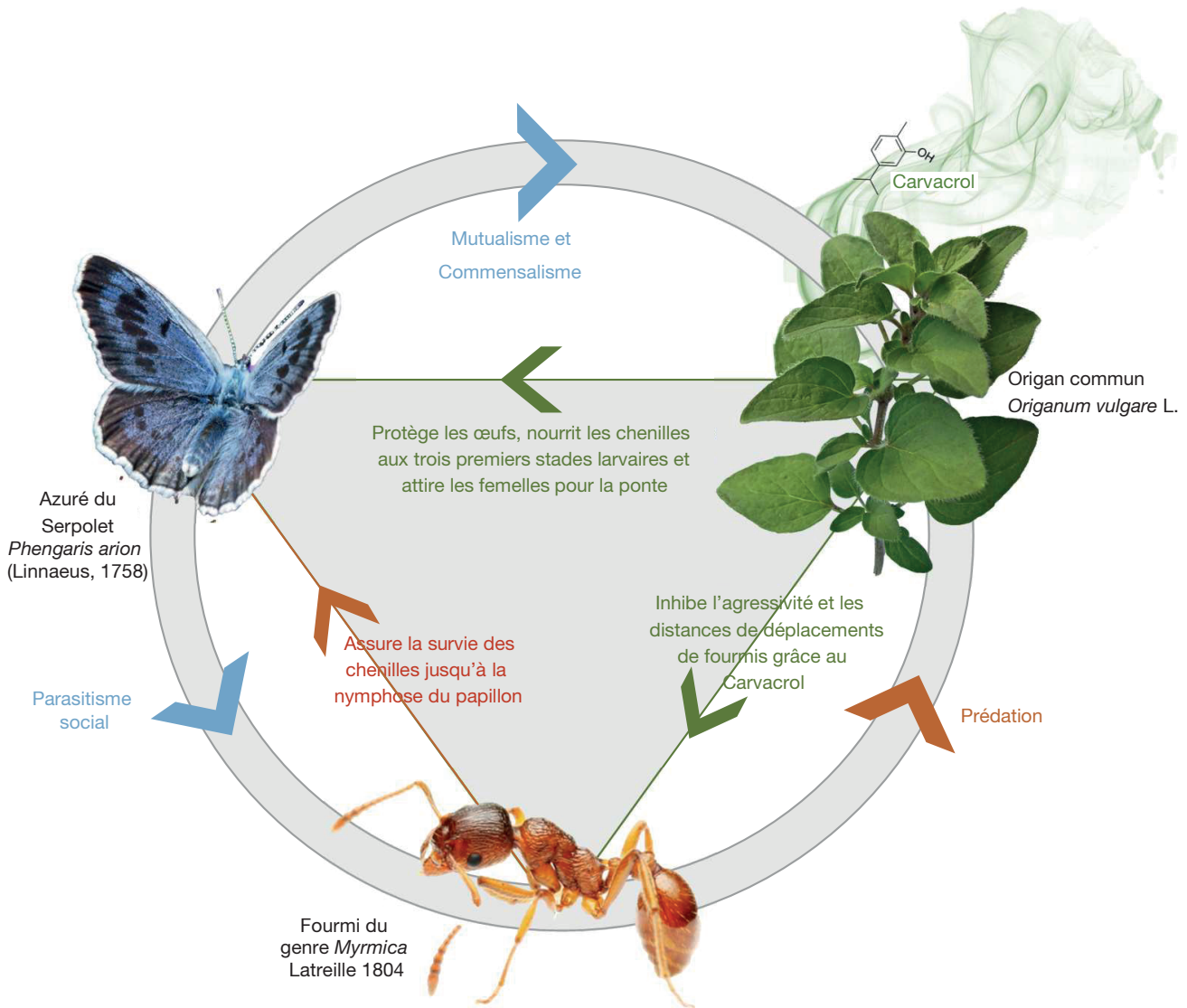


FIG. 2. — Cycle de vie de l'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758) et interactions interspécifiques.

connaissances sur les fourmis-hôtes et la plante-hôte sont lacunaires, en particulier pour les fourmis (OPIE *et al.* 2011 ; Valadas 2012). Ainsi, malgré leur rôle crucial dans le cycle de l'Azuré du Serpolet, l'écologie des fourmis *Myrmica*, les caractéristiques des habitats qu'elles occupent, ou encore les modes de gestion favorables à leur maintien, ne sont connus que de manière empirique par les experts de ce groupe taxonomique et peu documentés dans la littérature scientifique, en particulier pour le sud de l'Europe.

Notre étude propose dans un premier temps de déterminer la ou les espèces de *Myrmica* présentes sur les sites à Azurés du Serpolet de la zone d'étude. Dans un second temps, nous cherchons à identifier les facteurs biotiques et abiotiques qui déterminent l'installation des fourmilières de *Myrmica*. Sur la base de ces éléments, nous discutons des modes de gestion favorables au maintien des *Myrmica*, et donc des populations d'Azuré du Serpolet associées.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude est localisée en région Occitanie, dans le département de l'Hérault (34). Elle concerne 12 prairies dont 11 sont localisées dans la vallée de la Buèges et une dans la vallée du Laurounet. Ces deux vallées se situent sur une frontière biogéographique entre les garrigues basses méditerranéennes et les Grands Causses du sud Massif central. Sous influence thermophile, elles offrent en fond de vallée des conditions relativement fraîches aux abords des cours d'eau. Elles constituent la limite méridionale de l'aire de répartition de l'Azuré du Serpolet, absent des basses plaines de l'Hérault (Louboutin *et al.* 2019). Cette zone d'étude est incluse dans deux sites Natura 2000 désignés au titre de la Directive «Habitat, faune, flore», listant les espèces d'intérêt communautaire dont l'Azuré du Serpolet fait par-

TABLEAU 1. — Description des variables relevées pour les deux échelles étudiées.

Échelle	Nom de la variable	Description de la variable	Type de variable
Prairie	versant	Versant d'exposition	Catégorielle
	altitude	Altitude	Continue (m)
	topo_ss	Topographie de la prairie	Catégorielle
	hist_gest	Historique de gestion de la prairie	Catégorielle
	surf_ss	Surface de la prairie	Continue (ha)
	hum_ss	Paramètres pédohydriques de la végétation	Catégorielle
	typo_hab_ss	Typologie d'habitat (code EUNIS)	Catégorielle
	corr_ss	Corridors écologiques	Catégorielle
	gestion	Usages agricoles sur la parcelle	Catégorielle
	usa_av	Usages agricoles sur parcelles attenantes	Catégorielle
	typo_hab_av_n	Typologie d'habitat sur parcelle attenante au nord	Catégorielle
	typo_hab_av_s	Typologie d'habitat sur parcelle attenante au sud	Catégorielle
	typo_hab_av_e	Typologie d'habitat sur parcelle attenante à l'est	Catégorielle
	typo_hab_av_o	Typologie d'habitat sur parcelle attenante au ouest	Catégorielle
Macro-habitat	strat	Strate d'échantillonnage	Catégorielle
	lum_qua	Luminosité du quadrat (lumière = aucun obstacle à l'ensoleillement direct ; mi-ombre = ensoleillement indirect pendant une partie de la journée ; ombre = jamais d'ensoleillement direct)	Catégorielle
	r_arbh	Recouvrement ligneux arboré (>2 m)	Continue (%)
	r_arbb	Recouvrement ligneux arbustif (<2 m)	Continue (%)
	r_herb	Recouvrement herbacé	Continue (%)
	r_litier	Recouvrement litière	Continue (%)
	r_solnu	Recouvrement sol nu	Continue (%)
	arbu_max	Hauteur maximale strate arbustive	Continue (cm)
	arbu_moy	Hauteur moyenne strate arbustive	Continue (cm)
	herb_max	Hauteur maximale strate herbacée	Continue (cm)
	herb_int	Hauteur intermédiaire strate herbacée	Continue (cm)
	herb_min	Hauteur minimale strate herbacée	Continue (cm)
	herb_moy	Hauteur moyenne strate herbacée	Continue (cm)
	organ_pheno	Stade phénologique de l'organ au moment du relevé	Catégorielle
	organ_nb	Nombre de pieds d'organ	Continue
	organ_rec	Recouvrement de l'organ	Continue (%)
	dist_eau	Distance du centre du quadrat au plus proche cours d'eau	Continue (m)

tie : le site « Gorges de l'Hérault » et le site « Contreforts du Larzac ». Les douze prairies ont une superficie moyenne de $0,447 \pm 0,25$ ha (min = 0,095 ha ; max = 1,068 ha) et sont situées à une altitude moyenne de 157 m.

PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Nous avons choisi deux échelles d'étude pour décrire les caractéristiques du milieu influençant la présence des *Myrmica* : une échelle « prairie » et une échelle « macro-habitat ».

À l'échelle « prairie », nous avons relevé la présence et l'abondance relative des espèces végétales dominantes en termes de recouvrement. Ces relevés nous ont permis d'attribuer à chaque prairie un code de la typologie EUNIS allant jusqu'aux niveaux 2 et 3. Dans certains cas, les espèces relevées indiquaient la présence de plusieurs habitats au sein d'une même prairie. Nous avons alors associé à la prairie l'habitat dominant en terme de recouvrement ainsi que les habitats secondaires imbriqués. Nous avons également caractérisé les habitats attenants aux prairies étudiées selon cette même méthode, dans une zone tampon de 50 m autour de chaque prairie. Enfin, nous avons interrogé les propriétaires et/ou les exploitants des prairies sur les usages en place et l'histoire de gestion de leurs prairies. Ces informations relevées à l'échelle « prairie » sont reportées et commentées à dire d'expert, uniquement dans un but descriptif.

Les données relevées à l'échelle « macro-habitat » ont pour but d'étudier la sélection de l'habitat par les fourmis hôtes au sein des prairies. À cette échelle, nous avons placé 30 quadrats de 4 m² dans chaque prairie, à l'aide d'une grille géoréférencée et d'un logiciel de SIG. L'échantillonnage était stratifié selon trois structures de végétation, soit dix quadrats par strate : structure herbacée sans ligneux, structure herbacée avec ligneux épars, structure mixte en lisière de zone herbacée/ligneuse basse. Cette stratification avait pour objectif de tester une éventuelle sélection des structures de végétation hétérogènes (c'est-à-dire mixtes en termes de recouvrement en ligneux et herbacés) par les fourmis. Cette stratification a été réalisée sur photographies aériennes, en répartissant les quadrats de manière aléatoire au sein des strates. Des vérifications sur le terrain ont conduit à déplacer certains quadrats, notamment en raison des difficultés à détecter les éléments de certaines strates (ex : ligneux épars) sur photographie aérienne. Nous placions alors le quadrat au plus proche de l'emplacement initial, au sein de la strate recherchée.

Au sein de chaque quadrat, nous avons recherché pendant une vingtaine de minutes les *Myrmica* et les fourmières selon une inspection minutieuse du sol et de la végétation. Dès qu'une fourmi fourrageuse (en recherche de nourriture) était repérée, elle était capturée à l'aide d'un aspirateur à bouche. Les individus appartenant au genre *Myrmica*

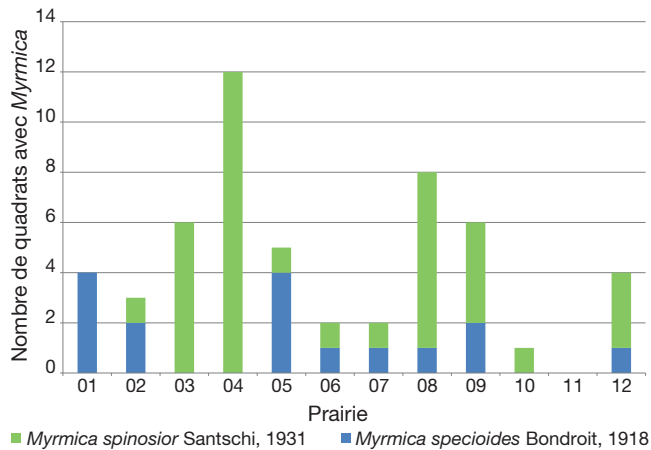


FIG. 3. — Nombre de quadrats avec présence de fourmis *Myrmica* dans les prairies échantillonnées et espèces concernées.

étaient conservés en éthanol. Les autres étaient relâchés *in situ*. Dès qu’une fourmilière était trouvée, cinq ouvrières étaient prélevées en éthanol à 70 °, quelle que soit l’espèce. L’identification des espèces de *Myrmica* conservées a été réalisée par l’association Antarea. Nous avons également relevé plusieurs variables abiotiques et biotiques susceptibles d’influer la présence des fourmis-hôtes (Tableau 1). Certaines variables biotiques concernaient l’origan, plante-hôte de l’Azuré du Serpolet.

La collecte des données s’est déroulée du 18 mai au 24 juin 2021, au début de l’émergence des imagos d’Azurés du Serpolet et de la floraison de l’origan. Les prospections ont été réalisées en évitant les journées humides et pluvieuses. Nous n’avons pas contraint les prospections à des limites de températures.

ANALYSES STATISTIQUES

Nous avons analysé les données collectées à l’échelle « macro-habitat » à l’aide de Modèles linéaires généralisés à effet mixtes (GLMMs), basés sur une distribution binomiale des données (variable à expliquer : présence *versus* absence de *Myrmica*) et un lien logit. Pour cette échelle d’étude, nous avons considéré uniquement les données de fourmilière (= nids), afin de comprendre la sélection de l’habitat par les *Myrmica* pour l’installation de leur nid. Nous avons inclus un effet aléatoire « prairie » pour gérer la répétition des mesures au sein d’une même prairie.

Nous avons testé la corrélation entre les variables explicatives candidates (i.e. effets fixes, $n = 16$) à l’aide du coefficient de Pearson. Lorsque deux variables étaient fortement corrélées (coefficient de corrélation $r > |0,70|$), nous avons exclu l’une d’entre elles de la procédure de sélection de modèles. Nous avons d’abord ajusté un modèle nul (sans aucune variable), puis ajusté des modèles incluant chacune des covariables, préalablement centrées-réduites dans le cas des variables linéaires. Nous avons retenu les variables des modèles significativement meilleurs que le modèle nul (i.e. score AIC plus faible et $\Delta AIC \geq 2$ avec le modèle nul, Burnham & Anderson 2002) et les avons incluses dans des

modèles additifs. Nous avons testé l’ensemble des combinaisons possibles de ces variables et avons exclu celles qui n’amélioreraient pas significativement le meilleur modèle (i.e. score AIC plus élevé ou $\Delta AIC \leq 2$ avec le meilleur modèle ; Burnham & Anderson 2002).

Ces analyses statistiques ont été réalisées sous R v4.0.2 (R Core Team 2018) et le package lme4 (Bates *et al.* 2013).

RÉSULTATS

OCCURRENCE ET ESPÈCES DE *MYRMICA* COLLECTÉES

Parmi les 360 quadrats échantillonnés, 45 présentaient au moins une observation de *Myrmica* (fourrageuses ou fourmilière), soit une occurrence de 12,5 %. Vingt-neuf fourmilières de *Myrmica*, appartenant à deux espèces, *M. speciooides* Bondroit, 1918 et *M. spinosior* Santschi, 1931 ont été détectées au sein de 26 quadrats différents, eux-mêmes répartis au sein de 11 prairies différentes (Fig. 3). *M. spinosior* était présente dans 32 quadrats distincts et dix prairies distinctes, alors que *M. speciooides* était présente dans 14 quadrats distincts et huit prairies distinctes. Notons que nous avons trouvé les deux espèces en sympatrie dans sept des 11 prairies positives (c. 64 %), mais dans seulement un quadrat sur 45 positifs (c. 2 %).

DESCRIPTION DES PRAIRIES À L’ÉCHELLE PAYSAGE

Au sein des prairies occupées ($n = 11$), les abondances de nids de *Myrmica* étaient variables, allant de un à neuf nids détectés sur les 120 m² échantillonnés dans chaque prairie (30 quadrats de 4 m², Tableau 2).

Les historiques de gestion (Tableau 2) ont révélé que les prairies ayant la plus forte abondance de nids de *Myrmica* étaient des zones en déprise ou pâturées tardivement en saison (03, 04 et 08). En revanche, d’autres prairies ayant des historiques de gestion comparables montraient des abondances faibles ou nulles (01, 02 et 09 par exemple). Les typologies d’habitats naturels (code EUNIS) décrites au sein des prairies étudiées étaient pour la quasi-totalité des prairies des formations végétales ouvertes dominées par la strate herbacée. Cela témoigne notamment de zones en déprise où la colonisation par les ligneux est en cours. Les habitats directement attenants aux prairies, non présentés dans le Tableau 2 par souci de lisibilité, étaient très majoritairement des habitats forestiers, où les essences ligneuses dominant (Chêne vert *Quercus ilex* L. sur les pentes xériques et mélange Chêne pubescent *Quercus pubescens* Willd. et Frêne à feuille étroite *Fraxinus angustifolia* Vahl. en ripisylve).

MODÉLISATION DE LA PROBABILITÉ D’OCCURRENCE *MYRMICA* À L’ÉCHELLE MACRO-HABITAT

Les variables de hauteur arbustive et de recouvrement arbustif étaient corrélées avec d’autres variables et ont donc été écartées des analyses. Les variables de nombre de pieds d’origan et de recouvrement d’origan étaient corrélées entre elles (et pas avec d’autres variables). Nous avons uniquement conservé la variable de recouvrement d’origan. La procédure

TABLEAU 2. — Description des prairies à l'échelle paysage.

Prairie	Nombre de nids		Historique de gestion	Habitat dominant sur la prairie (typologie EUNIS)
	<i>Myrmica</i>			
01	1		Déprise > 10 ans	E1.262 – Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i> Huds.
02	1		Friche viticole ~ 5 ans	E1.262 – Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i>
03	4		Déprise > 5 ans	E1.2A – Pelouses à <i>Brachypodium phoenicoides</i> L.
04	9		Déprise > 5 ans	E1.262 – Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i>
05	3		Déprise > 10 ans	E1.6 – Pelouses à annuelles subnitrophiles
06	1		Pâturage annuel début juin -> mi-août	E1.262 – Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i>
07	2		Pâturage annuel fin juin -> mi-août	F3.11 – Fourrés médio-européens sur sols riches
08	6		Pâturage annuel début juillet -> mi-août	E1.262 – Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i>
09	0		Pâturage annuel mi-juillet -> mi-août	E1.6 – Prairies à annuelles subnitrophiles
10	1		Pâturage annuel quatre saisons	E1.6 – Prairies à annuelles subnitrophiles
11	0		Inconnu	F6.17 – Garrigues occidentales à <i>Teucrium</i> L. et autres labiées × E1.311 – Pelouses à <i>Brachypode rameux</i>
12	1		Inconnu	E1.2A – Pelouses à <i>Brachypodium phoenicoides</i>

TABLEAU 3. — Sélection de modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ajustés aux données de présence-absence de *Myrmica*.

Variabes	df	logLik	AICc	Δ AICc
Recouvrement sol nu + hauteur herbes	4	- 121,80	251,71	0,00
Hauteur herbes	3	- 124,26	254,58	2,87
Recouvrement herbes + hauteur herbes	4	- 123,68	255,48	3,76
Recouvrement sol nu	3	- 126,05	258,17	6,46
Recouvrement herbes + recouvrement sol nu	4	- 125,91	259,93	8,21
Recouvrement herbes	3	- 129,53	265,13	13,42
Recouvrement bryophytes	3	- 130,43	266,93	15,22
Recouvrement origans	3	- 130,45	266,96	15,25
Recouvrement litière	3	- 130,82	267,70	15,99
Modèle nul	2	- 131,84	267,72	16,00
Distance eau	3	- 130,94	267,95	16,24
Recouvrement arbres	3	- 131,52	269,10	17,39
Luminosité	4	- 130,75	269,62	17,91
Strate	4	- 131,40	270,91	19,20

de sélection de modèles a montré que trois modèles à une variable amélioreraient significativement le modèle nul : le recouvrement en origan, la hauteur moyenne de la strate herbacée et le taux de recouvrement en sol nu (Tableau 3). Après ajustement de modèles additifs, seules ces deux dernières variables ont été retenues dans le meilleur modèle.

Les prédictions issues du meilleur modèle ont montré une baisse de 12 % de la probabilité d'occurrence des *Myrmica* sur les quadrats ayant un recouvrement en sol nu maximal (90 %) par rapport à des quadrats ayant une absence de sol nu (Fig. 4A). La probabilité d'occurrence des *Myrmica* augmentait de 45 % pour des quadrats dont la hauteur d'herbe moyenne relevée était maximale (84 cm) par rapport à ceux dont la hauteur moyenne était minimale (6 cm) (Fig. 4B). Notons que bien que l'effet du recouvrement en origan était non significatif (AICc ≤ 2 avec le modèle nul ; Tableau 3), la pente de cet effet était positive. Les prédictions du modèle incluant cette variable montraient ainsi une augmentation de la probabilité d'occurrence de *Myrmica* de 20 % sur des quadrats avec un recouvrement de 45 % d'origan par rapport à des quadrats sans origan.

DISCUSSION

LES ESPÈCES DE *MYRMICA*

La température optimale à l'activité des fourmis est de 22 °C à 24 °C (Beau *et al.* 2005). Pendant la campagne de collecte des données, des fortes chaleurs ont été enregistrées, jouant potentiellement ainsi sur la détectabilité des *Myrmica*.

L'espèce de *Myrmica* la plus observée dans cette étude est *M. spinosior* (Fig. 3). Une première mention de *M. spinosior* comme potentielle fourmi-hôte avait été faite en Corse (Biotope 2013) et une deuxième lors d'études approfondies sur le site Natura 2000 de la vallée du Galeizon dans les Cévennes gardoises (Valet 2016; Lereec Le Bricquie 2019), deux sites sous influence méditerranéenne. *M. spinosior* a également été relevée sur des sites de reproduction de l'Azuré du Serpolet dans les Pyrénées Atlantiques (Le Falher 2018). L'abondance importante de cette espèce dans nos sites d'étude corrobore les deux études sus-citées, suggérant que *M. spinosior* serait l'hôte principal de *P. arion* en milieu méditerranéen. Une autre espèce a également été observée sur les sites de la vallée de la Buèges : *Myrmica speciooides*, mentionnée comme fourmi-hôte

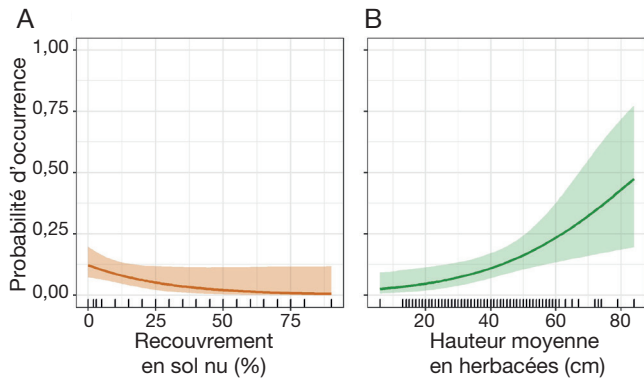


FIG. 4. — Prédiction des effets des variables de recouvrement en sol nu (A) et de hauteur moyenne en herbacées (B) sur la probabilité d'occurrence de *Myrmica* issues du meilleur modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) retenu lors de la procédure de sélection de modèles. La valeur de la variable non affichée est fixée à sa valeur médiane. La zone ombrée correspond aux intervalles de confiance à 95 %. Les traits en abscisse correspondent aux données brutes.

possible de l'Azuré du Serpolet (Tartally *et al.* 2019). Bien que *M. specioides* soit moins fréquente que *M. spinosior* dans nos sites d'étude, il n'est pas exclu qu'elle puisse y être utilisée comme hôte. D'ailleurs en Dordogne, Landes et Pyrénées-Atlantiques, *M. specioides* a été recensée sur des sites favorables (Le Falher 2018) suggérant son utilisation comme fourmi-hôte dans ces secteurs. Dans les Cévennes gardoises, la seule *Myrmica* répertoriée était *M. spinosior* (Lereec Le Bricquoir 2019).

Notons que les résultats suggèrent qu'il n'existe pas de ségrégation spatiale forte entre ces deux espèces de *Myrmica* à l'échelle des prairies, alors qu'à l'échelle des macro-habitats les deux espèces n'ont quasiment jamais été retrouvées proches l'une de l'autre.

DONNÉES HABITATS

Les résultats de la modélisation de la sélection de l'habitat par les fourmis-hôtes montrent que deux variables influencent significativement la présence de fourmilières de *Myrmica* : le taux de recouvrement en sol nu et la hauteur moyenne en herbacées. D'après les analyses, plus la hauteur en herbacées est importante, plus la probabilité d'occurrence de *Myrmica* est élevée. *A contrario*, l'augmentation du taux de recouvrement en sol nu semble avoir un effet négatif sur leurs probabilités d'occurrence.

La question de la hauteur de la strate herbacée est particulièrement pertinente en milieu méditerranéen, caractérisé par une forte insolation, et des périodes de sécheresse relativement longues car la température et l'humidité du sol sont les paramètres qui importent probablement le plus au maintien des populations de *Myrmica*, et les gammes optimales de ces deux paramètres varient selon les espèces (Elmes *et al.* 1998). En Angleterre, le suivi à long terme des populations de *P. arion* et de *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861, des pratiques de gestion et de leurs conséquences sur la hauteur du couvert végétal a permis de montrer que le maintien des populations du papillon dépendait directement de la taille des populations de cette espèce de fourmis, et que celle-ci dépendait de la hauteur de la strate herbacée (Thomas *et al.* 1998, 2009). Cependant, la hauteur de la strate herbacée optimale pour ces fourmis semble varier géographiquement, et

dépend probablement de la zone climatique étudiée (Elmes *et al.* 1998; Thomas *et al.* 1998; Casacci *et al.* 2011; Lafranchis *et al.* 2015). En Angleterre, *M. sabuleti* ne peut ainsi se maintenir à des densités suffisantes pour *P. arion* que si la végétation est extrêmement courte, inférieure à 2 cm (Thomas *et al.* 2009), maximisant l'insolation des nids. Au contraire, dans les Alpes italiennes, où l'insolation est plus importante qu'en Angleterre, une hauteur d'herbe plus élevée, jusqu'à 20 cm, est tolérable, voir préférable (Casacci *et al.* 2011). Sur une pelouse thermophile du Béarn (64), une hauteur de végétation herbacée haute (50-100 cm) combinée à des éléments favorisant des zones de fraîcheurs (lisière, mousses) semble favoriser la présence des nids de *Myrmica sabuleti* (Le Falher 2018). L'association de *Myrmica spinosior* aux quadrats avec une strate herbacée supérieure à 60 cm et un faible recouvrement de sol nu mise en évidence dans notre étude, pourrait s'expliquer par le fait que ce microhabitat tamponne les variations de température et d'humidité à la surface du sol. Même si notre étude est la seule à quantifier l'effet de la hauteur de végétation sur l'occurrence de *Myrmica spinosior* à l'échelle du nid en milieu méditerranéen, les résultats de travaux précédents concordent avec les nôtres : en Corse, les populations de *Myrmica spinosior* étaient les plus denses dans des habitats globalement ouverts mais présentant des buissons de ligneux bas ou une couverture de Fougère aigle *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Biotope 2013); dans la vallée du Galeizon, dans le Gard, les densités de *M. spinosior* étaient maximales pour une hauteur de végétation de l'ordre de 30-50 cm (Lereec Le Bricquoir 2019). Par ailleurs, Kaufmann (comm. pers.) indique que dans les régions chaudes du Sud de la France, les *Myrmica* se concentrent en bordure de site, près des lisières, sur les talus à mésobromion et les ourlets plus denses. La mesure de gestion généralement préconisée pour les sites à Azuré du Serpolet consistant à maintenir le milieu ouvert, est donc une généralité qui doit être ajustée avec précaution en fonction de la localisation géographique et des espèces de plantes et de *Myrmica* hôtes.

PRÉCONISATIONS DE GESTION

Sur les quatre prairies pâturées (numérotées de 06 à 09), l'éleveur dépose ses bêtes (cinq ânes), dans la première prairie (06) début juin, puis il ouvre progressivement les parcs pour laisser les bêtes pâturer les autres prairies au fil de la saison (dans l'ordre : 08, 09 et 10). Ce sont bien les prairies pâturées le plus tardivement qui abritent la plus grande abondance de nids de *Myrmica*, à l'exception de la n°10, qui se trouve être une zone de débordement régulier du cours d'eau, donc inondée plusieurs jours voire semaines chaque année. Cette inondation régulière pourrait expliquer l'évitement de cette prairie par les *Myrmica* malgré une gestion pastorale adaptée. Ces observations semblent aller dans le sens des résultats des analyses (strate herbacée développée et recouvrante favorable aux *Myrmica* et distance au cours d'eau influençant négativement l'occurrence des *Myrmica*), ainsi que d'autres travaux ayant étudié spécifiquement le lien entre pression de pâturage et abondance de la plante-hôte d'un autre papillon du genre *Phengaris* (Moschetti *et al.* 2020).

En termes de gestion de la structure de végétation pour le maintien des fourmis-hôtes, les résultats indiquent qu'il semble

important de maintenir une strate herbacée bien développée, et donc de limiter le rabattement de celle-ci. Le pâturage annuel des prairies avec prélèvement complet de la strate herbacée est donc à éviter en contexte méditerranéen. Notons enfin que le maintien d'une structure de végétation hétérogène avec présence de ligneux bas épars est souvent évoqué « à dire d'expert » comme favorable à *P. arion*. Notre stratification initiale en trois catégories (herbacé pur, herbacé avec ligneux épars, herbacé en lisière), visait explicitement à démontrer ce ressenti partagé par les naturalistes sur les affinités de *P. arion*, mais n'a pas été mis en évidence en ce qui concerne la sélection de l'habitat par les fourmis. Ce résultat peut s'expliquer soit par un *a priori* faux, soit par le fait que ce ressenti naturaliste s'appliquerait bien à la plante-hôte (ce que nous n'avons pas mesuré ici), qui est très vraisemblablement une espèce de lisières et de milieux en transition. Une autre hypothèse est que la végétation actuelle des sites étudiés n'oblige pas les nids de *Myrmica* à s'abriter dans les secteurs de lisières et que ce phénomène se retrouve plutôt sur les pelouses rases et écorchées.

En considérant la gestion à une échelle plus large, le maintien du pastoralisme existant et le retour de celui-ci là où il a disparu est un facteur crucial pour le maintien d'espaces permettant la survie de populations de *P. arion* et de ses fourmis-hôtes. En effet, la mise en défens des prairies à *P. arion* vis-à-vis des herbivores est aujourd'hui la cause incontestée de l'extinction de l'espèce au Royaume-Uni à la fin des années 1970, où elle est liée à des prairies très rases (Thomas *et al.* 2009). Cependant, dans le sud de l'Europe, les populations de *P. arion* sont souvent trouvées sur des espaces en déprise. Ces espaces sont voués à fortement régresser au profit de formations forestières si aucune gestion n'est mise en place pour contrer la dynamique végétale. C'est notamment ce qui est mis en évidence par nos relevés à l'échelle « macro-habitat » qui montrent que les formations dominées par les herbacées, où se maintiennent les populations d'Azuré du Serpolet, constituent des petits îlots plus ou moins éloignés et connectés au sein d'une matrice forestière où dominent les ligneux.

Afin d'organiser une gestion pastorale réaliste avec les exigences de l'élevage, une connaissance fine des secteurs les plus intéressants pour les fourmis-hôte, et donc une hiérarchisation de ces secteurs en fonction de leur intérêt pour les fourmis-hôtes, est nécessaire. Cette hiérarchisation doit permettre d'orienter une gestion fine en faveur des fourmis-hôtes sur les prairies les plus intéressantes : pâturage tardif en saison pour le maintien d'une strate herbacée haute au printemps, prélèvement raisonné de la strate herbacée pour limiter l'apparition de zones de sol nu, pâturage uniquement sur sol portant (éviter le pâturage d'hiver), chargement limité et bétail adapté pour éviter le surpiétinement et le tassement du sol (précautions à prendre avec les bovins par exemple). Des systèmes de rotations interannuelles (pâturage tardif une année sur deux ou moins, alternance interannuelle pâturage/fauche) sont à expérimenter sur les secteurs à fort enjeu. Enfin, des épisodes de canicules printanières et estivales induites par le changement climatique risquent d'accentuer le besoin des fourmis-hôtes en zones d'ombres et/ou en une strate herbacée dense.

Remerciements

Nous remercions l'ensemble des partenaires du projet qui ont participé à la collecte de données sur le terrain : Mario Kleszczewski & Emilien Pegatoquet (CEN Occitanie), Méлина Choupin & Jason Crebassa (Communauté de communes Vallée de l'Hérault), Hanna Muller & Fanny Bador (CPIE des Causses méridionaux), Yvain Rouchaud (Communauté de communes Grand Pic Saint-Loup), Stéphane Jaulin & Louis Thomas (Opie), Alexis Rondeau (Office français de la Biodiversité, Réserves naturelles de France), Ghais Zriki & Candice Dubuisson (bénévoles).

Nous remercions également Valérie-Anne Lafont et le syndicat mixte de gestion de la Vallée du Galeizon pour les échanges d'information préalables à l'étude, la transmission des rapports d'études, ainsi que ses conseils pratiques pour la recherche des *Myrmica* sur le terrain.

Nous remercions les référés Xavier Houard et Pierre-Yves Gourvil pour leur relecture attentive et leurs conseils éclairés sur le manuscrit.

Cette étude a bénéficié du soutien financier de la DREAL Occitanie et de la Région Occitanie.

RÉFÉRENCES

- BATES D., MAECHLER M., BOLKER B. & WALKER S. 2013. — *lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4*. R package version. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.lme4>
- BEAU F., THIRION J. M. & FORTI M. 2005. — Traits de vie d'une population d'Azuré du serpolet de la réserve naturelle régionale de Château-Gaillard. *Annales de la Société des sciences naturelles de la Charente-Maritime* 9 : 535-545.
- BIOTOPE 2013. — *Étude des Myrmica, fourmis-hôtes des papillons du genre Phengaris, en Corse*. Office de l'Environnement de la Corse, Borgo, 59 p.
- BLATRIX R., GALKOWSKI C., LEBAS C. & WEGNEZ P. 2013. — *Guide des fourmis de France*. Delachaux et Niestlé, Paris, 256 p.
- BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R. 2002. — *Model Selection and Multimodel Inference, a Practical Information and Multimodel Approach*. Springer New York, 488 p. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- CASACCI L. P., WITEK M., BARBERO F., PATRICELLI D., SOLAZZO G., BALLETO E. & BONELLI S. 2011. — Habitat preferences of *Maculinea arion* and its *Myrmica* host ants: implications for habitat management in Italian Alps. *Journal of Insect Conservation* 15: 103-110. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9327-x>
- ELMES G. W. & 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. <https://doi.org/10.1007/BF00695913>
- ELMES G. W., THOMAS J. A., WARDLAW J. C., HOCHBERG M. E., CLARKE R. T. & SIMCOX D. J. 1998. — The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* 2: 67-78. <https://doi.org/10.1023/A:1009696823965>
- FIEDLER K., HÖLDOBLER B. & SEUFERT P. 1996. — Butterflies and ants: the communicative domain. *Experientia* 52: 14-24. <https://doi.org/10.1007/BF01922410>
- GARNIER S. 2008. — *Document d'objectif du site Natura 2000 « La Vallée du Galeizon » – FR9101369*. Syndicat mixte d'Aménagement et de Conservation de la Vallée du Galeizon, Cendras, 482 p.
- HOUARD X. & JAULIN S. (coord.) 2018. — *Plan national d'actions en faveur des « Papillons de jour » – Agir pour la préservation de*

- nos lépidoptères diurnes patrimoniaux 2018-2028. Office pour les insectes et leur environnement, DREAL Auvergne-Rhône-Alpes, Ministère de la Transition écologique et solidaire, Boulogne-Billancourt, 64 p.
- LAFRANCHIS T. 2000. — *Les papillons de jours de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Parthénope, Mèze, 448 p.
- LAFRANCHIS T. & KAN P. 2012. — Relations entre fourmis et plusieurs lycènes en France. *Oreina* 19: 6-13.
- LAFRANCHIS T., JUTZELER D., GUILLOSSON J. Y., KAN P. & KAN B. 2015. — *La vie des papillons: écologie, biologie et comportement des Rhopalocères de France*. Diatheo, Paris, 751 p.
- LE FALHER K. 2018. — *Caractérisation des paramètres influençant la présence de fourmis-hôtes de l'Azuré du serpolet (Phengaris arion) à l'échelle de deux sites du Béarn (64)*. Conservatoire d'Espaces naturels Nouvelle Aquitaine, Bilière, 52 p.
- LEPART J., DERVIEUX A. & DEBUSSCHE M. 1994. — Dynamique des paysages méditerranéens: un siècle de réinstallation naturelle de la forêt dans le bassin versant de l'Hérault. *Forêts méditerranéennes* 15 (3): 259-260.
- LEPART J., FONDERFLICK J. & MARTY P. 2014. — Histoire des interactions entre les changements d'usage des terres et la biodiversité, in GAUTHIER-CLERC M., MESLEARD F. & BLONDEL J. (éds), *Sciences de la Conservation*. De Boeck Université, Bruxelles: 179-198.
- LEREEC LE BRICQUIR M.-L. 2019. — *Étude des Myrmica, fourmis hôtes de Phengaris arion et de la myrmécofaune sur le site Natura 2000 FR9101369 « Vallée Du Galeizon »*. Syndicat des hautes Vallées cévenoles, Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier, 28 p.
- LEVINGS S. C. & TRANIELLO F. A. 1981. — Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche: A Journal of Entomology* 88: 265-319. <https://doi.org/10.1155/1981/20795>
- LOUBOUTIN B., JAULIN S., CHARLOT B. & DANFLOUS S. (coord.) 2019. — *Liste rouge des Lépidoptères Rhopalocères et Zygènes d'Occitanie*. OPIE, CEN MP & CEN LR, Montferrier-sur-Lez, 304 p.
- MOSCHETTI M., BESNARD A., COUTURIER T. & FONDERFLICK J. 2020. — Grazing intensity negatively affects the maintenance of *Gentiana pneumonanthe* and the survival of *Phengaris alcon* egg-laying. *Journal of Insect Conservation* 24: 343-351. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00220-8>
- NEW T. R. (coord.) 1993. — *Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies)*. IUCN, Gland, 173 p.
- OPIE, CEN L-R & ÉCOLOGISTES DE L'EUZIÈRE (coord.) 2011. — *Déclinaison régionale du Plan national d'Actions Maculinea en Languedoc-Roussillon (2011-2015)*. DREAL Languedoc-Roussillon, Montpellier, 78 p.
- PATRICELLI D., BARBERO F., OCCHIPINTI A., BERTEA C. M., BONELLI S., CASACCI L. P., S. BONELLI L. P., CASACCI S. A., ZEBELO C., CROCOLL J., GERSHENZON M. A., MAFFEI J. A., THOMAS & BALLETO E. 2015. — Plant defences against ants provide a pathway to social parasitism in butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1811): 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1111>
- R CORE TEAM 2018. — *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>, dernière consultation le 30 septembre 2021
- SETTELE J. & KÜHN E. 2009. — Insect conservation. *Science* 325 (5936): 41-42. <https://doi.org/10.1126/science.1176892>
- SETTELE J., KUDRNA O., HARPEKE A., KÜHN I., VAN SWAAY C., VEROVNIK R. & SCHWEIGER O. 2008. — *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. Pensoft, Moscow, 710 p. <https://doi.org/10.3897/biorisk.1>
- SIRAMI C., BROTONS L. & MARTIN J.-L. 2007. — Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13 (1): 42-52. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2006.00297.x>
- TARTALLY A., THOMAS J. A., ANTON C., BALLETO E., BARBERO F., BONELLI S., BRAU M., CASACCI L. P., CSOSZ S., CZEKES Z., DOLEK M., DZIEKANSKA I., ELMES G., FÜRST M. A., GLINKKA U., HOCHBERG M. E., HÖTTINGER H., HULA V., MAES D., MUNGUIRA M. L., MUSCHE M., NIELSEN P. S., NOWICKI P., OLIVEIRA P. S., PECH P., PEREGOVITZ L., RITTER S., SCHLICK-STEINER B., SETTELE J., SIELEZNIEW M., SIMCOX D. J., STANKIEWICZ-FRIEDUREK A. M., STEINER F. M., SVITRA G., UGELVIG L. M., VALYI NAGY M., VAN DYCK H., VARGA Z., WITEK M., WOYCIECHOWSKI M., WYNHOFF I. & NASH D. R. 2019. — Patterns of host use by brood parasitic *Maculinea* butterflies across Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374 (1769): 1-17. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0202>
- THOMAS J. 2002. — Larval niche selection and evening exposure enhance adoption of a predacious social parasite, *Maculinea arion* (large blue butterfly), by *Myrmica* ants. *Oecologia* 132 (4): 531-537. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1002-9>
- THOMAS J. A. 1991. — Rare species conservation: case studies of European butterflies, in SPELLERBERG I. F., GOLDSMITH F. B. & MORRIS M. G. (éds), *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation. 31st Symposium of the British Ecological Society, Southampton, 1989*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Boston: 149-197. <https://doi.org/10.1016/0006-3207%2894%2990580-0>
- THOMAS J. A. & WARDLAW J. C. 1992. — The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia* 91 (1): 101-109. <https://doi.org/10.1007/BF00317247>
- THOMAS J. A., SIMCOX D. J., WARDLAW J. C., ELMES G. W., HOCHTBERG M. E. & CLARKE R. T. 1998. — Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. *Journal of Insect Conservation* 2: 36-46. <https://doi.org/10.1023/A:1009640706218>
- THOMAS J. A., TELFER M. G., ROY D. B., PRESTON C. D., GREENWOOD J. J. D., ASHER J., FOX R., CLARKE R. T. & LAWTON J. H. 2004. — Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* 303 (5665): 1879-1881. <https://doi.org/10.1126/science.1095046>
- THOMAS J. A., SIMCOX D. J. & CLARKE R. T. 2009. — Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. *Science* 325 (5936): 80-83. <https://doi.org/10.1126/science.1175726>
- VALADAS E. 2012. — *Maculinea arion: étude de la répartition en plaine et caractérisation de son habitat (en Languedoc-Roussillon)*. Les Écologistes de l'Euzière, Restinclières, 63 p.
- VALET M. 2016. — *De l'amélioration des connaissances aux propositions de gestion sur un site Natura 2000. Étude du papillon Phengaris arion, l'Azuré du serpolet, et de ses fourmis-hôtes sur le site Natura 2000 FR9101369 « Vallée du Galeizon » (Gard)*. Syndicat des hautes Vallées cévenoles, Université Toulouse III – Paul Sabatier, 66 p.
- VAN SWAAY C. & WARREN M. 1999. — *Red data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe (Nature and Environment; 99), Strasbourg, 260 p.
- VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., LÓPEZ MUNGUIRA M., ŠAŠIĆ M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOFF I. 2010. — *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 60 p.

Soumis le 30 août 2023;
 accepté le 4 mars 2024;
 publié le 11 décembre 2024.