Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie - 2015 - Tome XXIV (3) : 3 – 24.

Le contact *Iphiclides feisthamelii – I. podalirius* Statut de ces deux taxons

(Lepidoptera, Papilionidae)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

I – RAPPEL HISTORIQUE

Le débat de Duponchel à nos jours

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

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

VERITY (1905) adopte la même position puis change d'opinion en constatant que « les deux taxons sont présents en Espagne et à Tanger où ils restent distincts » (VERITY, 1911). Cependant Oberthür n'en convenait pas et considérait ces *podalirius* ibériques et nord-africains comme variété jaune de *feisthamelii* conformes à la description de THIERRY-MIEG (1889) pour des spécimens de France et de VALLANTIN (1893) pour des exemplaires d'Algérie. Par la suite, Verity apporte un argument plus convaincant (VERITY, 1952) après avoir reçu une série de « Caux » contenant un « parfait intermédiaire » qu'il décrit en 1947 comme hybride sous le nom de « *notha* ». Cette question est reprise ici au chapitre Hybridation.

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

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

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

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

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

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

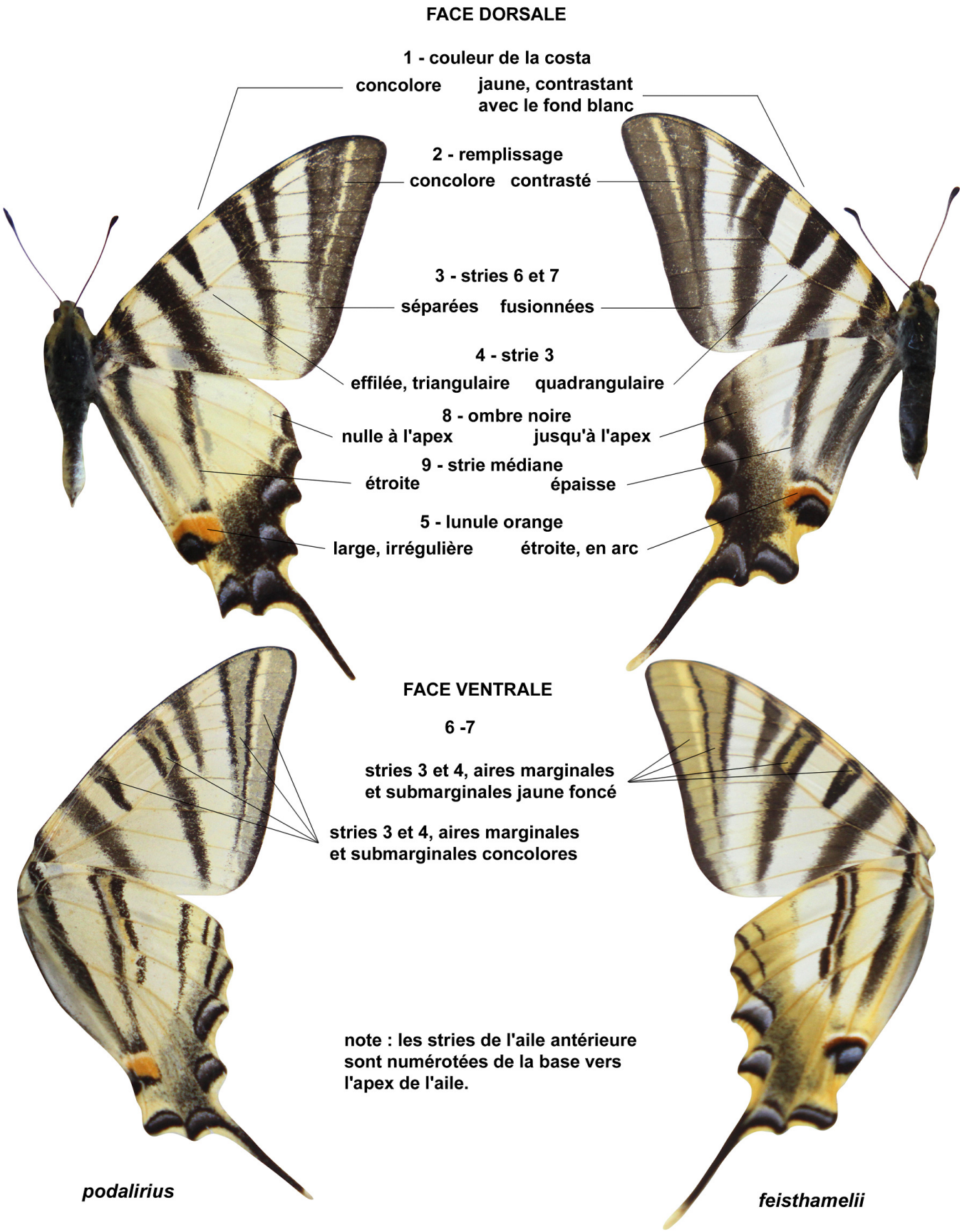


Fig. 1. – Caractères distinctifs de l'habitus chez *I. podalirius* et *I. feisthamelii.*
1, 2, 3 et 5 : Duponchel. Les critères 8 et 9 seront précisés plus loin.

Évaluation des données historiques

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

Les photographies réalisées sur le terrain ont été utilisées (sauf celles provenant de zones où volent les deux taxons) de même que celles trouvées dans les livres ou sur Internet. Le deuxième auteur a examiné 126 exemplaires provenant du sud de la France dans les collections du Muséum (MNHN) à Paris ou dans les collections privées. Chaque spécimen a été photographié et référencé ; les localités, dates de capture, sexe et état de conservation ont été notés. Un code binaire a été utilisé pour les 7 critères d'*I. feisthamelii* si le spécimen les présente. Une marque d'absence est entrée lorsque la notation est impossible : une seule face photographiée ou papillon endommagé …

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

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

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

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

- Les stries noires 6 et 7 sur les ailes antérieures sont complètement distinctes chez 99,5 % des spécimens français de *podalirius*. La fusion de ces stries peut être considérée comme critère valide d'identification de *feisthamelii* mais la réciproque n'est pas vraie : certains *feisthamelii* ont des stries 6 et 7 séparées (voir plus loin).

- La lunule orange est étroite sur seulement 1,4 % des *podalirius*. La lunule orange étroite est également un bon critère d'identification de *feisthamelii*.

- La marge et l'intérieur des stries sur le revers des ailes antérieures sont jaune foncé chez seulement 1,9 % des *podalirius*, ce qui est encore un bon caractère pour *feisthamelii*.

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

II - BIOGEOGRAPHIE

Distribution géographique générale et variation en Europe

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

-*I. podalirius* est présent dans le sud de l'Europe, à l'est jusqu'à la Turquie, le Liban et l'ouest de la Chine par le nord de l'Iran et la plaine touranienne à l'est de la mer Caspienne (distribution méditerranéo-asiatique *sensu* MAZEL, 2014).

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

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

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

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

En génération estivale au contraire, 95 % des *feisthamelii* ibériques ont les stries 6 et 7 fusionnées sans distinction entre les sexes. Dans l'ensemble de l'Europe, les *feisthamelii* estivaux sont mieux typés et diffèrent davantage des *podalirius* que les individus printaniers.

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

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

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

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

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

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

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

Les localités sont rangées par ordre alphabétique dans chaque département.

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

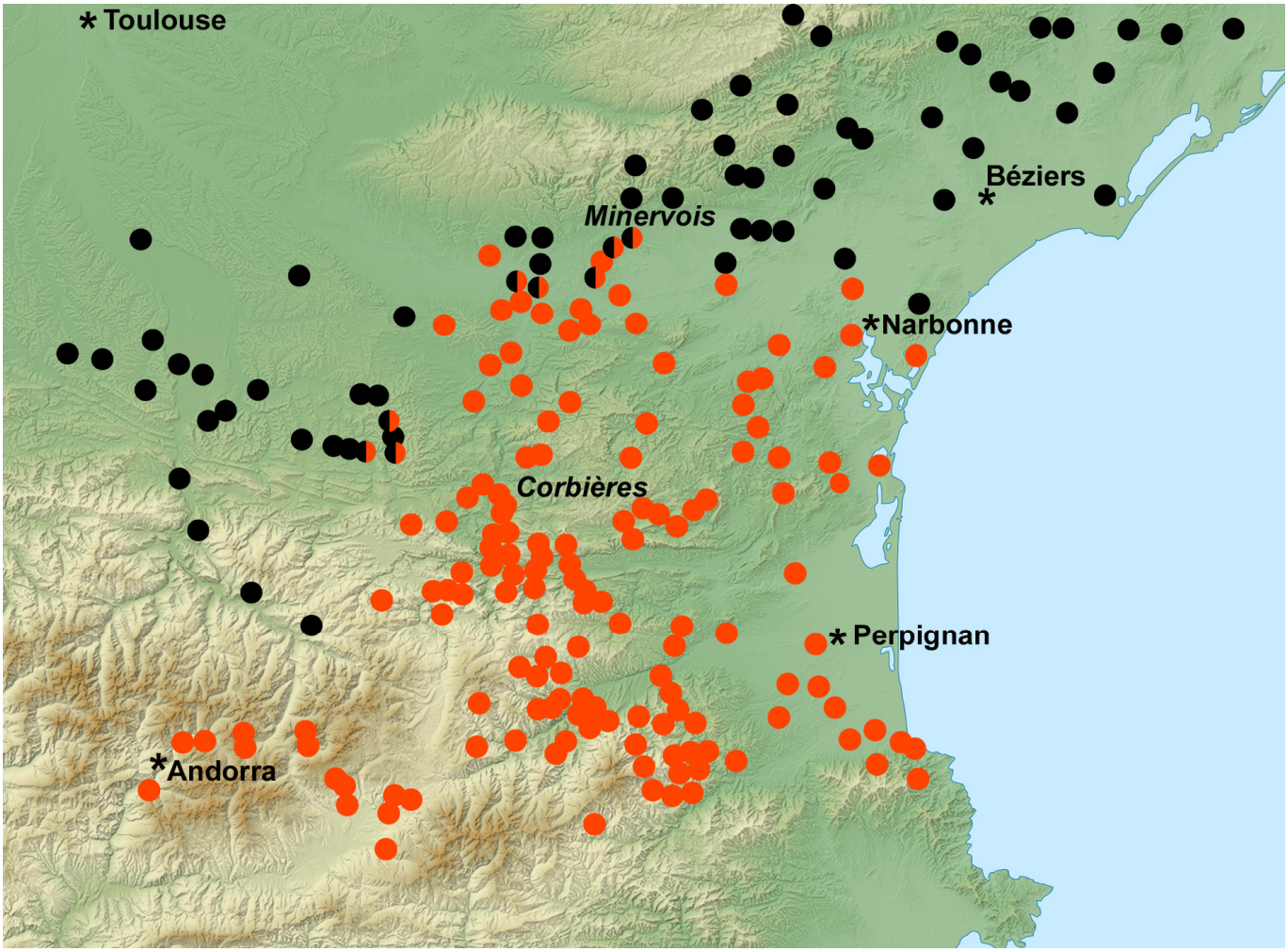
Iphiclides rapportés à *feisthamelii*

Aude : Alaigne, 420 m (19.VIII.2011, T.L.) - Arquettes-en-Val, 400 m (21.VIII.2011, T.L.) - Aunat, 1000-1200 m (25.V. & 13.VIII.2011, T.L.) - Axat (19.VII.1929, MNHN) – Bages (DEMERGÈS, 2000) - Barbaira, 400 m (21.VIII.2011, T.L.) - Belvianes (09.V.1965, Ajac in coll. Rougeot in MNHN) - Bessède-de-Sault, 520-1050 m (12-13.VIII.2011, T.L.) - Bouriège (11.VII.2011, T.L.) - Cassaignes (V.2010, Manil) - road to Casteill (17-30.VII, coll. Praviel, MNHN) - Coudons (25.V.1986, Mazel) - Counozouls, 980 m (1.V.1984, Dumont *leg*.) - Coustaussa, 300 m (04.IV.2001, S.D.) - Cubières-sur-Cinoble (3.VI.1963, Ajac leg., coll. S.D. ; 18.VIII.1978, Labatut) - Cucugnan, 300 m (18.V & 22.VII.2011, *ex larva* 11.V-3.VI.2012, T.L.) - Duilhac-sous-Peyrepertuse, 200 m (22.VII.2011, T.L.) - Embres-et-Castelmaure (17.V. & 7.VII.2011, T.L.) - Escouloubre, 1000-1100 m (11.VIII.2011, T.L.) - Espézel (16.VIII.1914, Oldaker, 1922 ; 14.VIII.2011, T.L.) - Feuilla (24.V.2009, Mazel) - Fontjoncouse, 300 m (23.VII.2011, T.L.) - Gesse (12-VIII-1964, coll. Rougeot, MNHN) - Joucoux (29.VII.1981, Ajac leg., coll. S.D.) - La Digne (21.IV.1963, Ajac *leg*., coll. S.D.) - La Fajolle (26.VI.1966, Ajac leg., coll. S.D.) - Leuc (Crozes in Lafitte, 1964) - Leucate : La Franqui (10.VII.1986, Tavoillot leg., coll. Verrieras) – Lézignan-Corbières (*ex larva* 20.IV.2012, T.L.) - Marsa (1.VIII.1975,

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

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

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



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

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

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

Iphiclides rapportés à *podalirius*

Hérault : Aumelas (23.IV.2003, S.D.) - Beaufort (23.VIII.2011, T.L.) - Cabrières (8.IV.1966, Rougeot) - Cambon (26.VI.2002, S.D.) - Causse-et-Veyran (26.VI.2006, S.D.) - Cébazan (27.III.1976, Labatut) - Faugères (6.VII.2005, S.D.) - Félines-Minervois (8.VII.2007, S.D.) - Fraisse, 1000 m (21.VII.2002, S.D.) - Gabian (24.V.1902, Thierry-Mieg) - La Caunette (28.VI.2006, S.D.) - Minerve (28.VI.2006, S.D.) - Montarnaud (7.IV.1984, T.L.) - Montaud (15.V.1982, T.L.) - Montouliers (16.VIII.2009, Labatut) - Nissan-lez-Ensérune (1.IV.1989, T.L.) - Olargues (25.VII.2004, S.D.) - Oupia (23.VIII.2011 and *ex larva* 6 & 23.IV.2012, T.L.) - Pardailhan (30.VII.2008, S.D.) - Péret (28.IV.1984, T.L.) - Pézenas (3.IV.1961, MNHN) - Pignan (1.V.2003, S.D.) - Roquessels (27.VII.2005, S.D.) - Roujan (15.VIII.1963, MNHN) – Saint-Bauzille-de-la-Sylve (6.VII.1968, 4.V.1969, 10.VIII.1977, 20.IV.1981, Mazel) - Saint-Chinian (8.V.2008, S.D.) - Saint-Jean-de-Minervois (28.III.1976, Labatut) - Saint-Julien (13.V.2003, S.D.) - Saint-Pierre-de-la-Fage (18.VIII.2002, S.D.) - St-Pons-de-Mauchiens (14.VII.1964, Rougeot) - Saint-Pons-de-Thomières (25.VII.2004, S.D.) - Thézan-les-Béziers (18.VII.1968, Rostand *leg*., MNHN) - Vélieux (28.VII.1975, Labatut) - Vendémian (4.V.2003, S.D.) - Verreries-de-Moussan (30.V.1992, Favretto) - Villemagne-et-l'Argentière (7.VIII.2002, S.D.).

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

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

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

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

A quels facteurs obéit cette répartition ?

L'environnement géographique

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

Ailleurs, la chaîne de hautes montagnes, au dessus de 2 000 m, agit efficacement et empêche *feisthamelii* de s'étendre vers le nord. Quelques observations exceptionnelles ont été effectuées plus à l'ouest dans les Pyrénées centrales à Gavarnie, Gèdres, Luz-St-Sauveur (RONDOU, 1933 ; 1935) et ce même auteur cite un *I. podalirius* vu à 2 600 m un jour de vent ! Bien que les deux taxons ne semblent pas se reproduire au-dessus de 1 500 m et soient rares en montagne au-dessus de cette limite, ils sont capables de se disperser plus haut par temps chaud. Franchir les montagnes ne survient cependant qu'exceptionnellement et apparemment cela n'a donné lieu à aucune colonisation de *feisthamelii* dans l'ouest et le centre des Pyrénées ou de *podalirius* sur le piémont espagnol. Un contact éventuel en Pays Basque n'a pas été étudié.

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

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

Données écologiques et éthologiques

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

photographiés sur les deux faces puis relâchés.

Dans les places où les papillons n'ont pas été trouvés, œufs et chenilles ont été recherchés et collectés pour élevage en complément des observations directes de terrain. Ainsi 28 chenilles et chrysalides des deux taxons ont été placées dans les mêmes conditions entre août 2011 et le printemps 2012. Aucune différence qualitative fondamentale n'a été relevée entre les larves (**Fig. 3)** et les nymphes des deux taxons.

feisthamelii printemps | été | été

podalirius printemps | été | été

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Au total, les facteurs écologiques dans la plaine du Languedoc limitent la réalisation de grandes populations des deux taxons et ne favorisent pas les inter-actions entre elles. Leurs bastions dans les Corbières et le Minervois sont séparés en moyenne par 15 km occupés par de faibles populations des deux papillons. Il est probable qu'actuellement cette situation restreigne les chances de venir en contact et favorisent le maintien de populations distinctes mais le mécanisme qui empêche le peuplement de *feisthamelii* de s'étendre plus au nord ou celui de *podalirius* plus au sud ne peut être expliqué par les facteurs écologiques et environnementaux en général. Seule l'étude détaillée des zones de contact peut permettre de comprendre les rapports que deux populations établissent entre elles.

III – L'HYBRIDATION

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

Les croisements expérimentaux

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Les aspects de l'hybridation *in situ*

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

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

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

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

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

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

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

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

De ce rapide tour d'horizon ressort un ensemble de données disparates, peu cohérentes de prime abord, qui permettent cependant de cibler une zone de contact s'étendant en direction Sud-Nord de Puivert à Caux. Il reste à définir un outil permettant d'en faire une lecture objective.

IV – ANALYSE ET INTERPRETATION DES PEUPLEMENTS

Méthode utilisée

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

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

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

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

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

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

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

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

présentant des caractères intermédiaires ou composites et supposés hybrides, la cotation globale est donnée par la somme algébrique des points attribués aux 9 critères (**Tableau IV).**

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

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

En fait, reconnaître un état hybride se révèle très délicat. Un individu F1 issu du croisement de deux parents homozygotes pour tous les caractères coterait 0 dans le système d'évaluation choisi, à condition que la dominance soit de type intermédiaire (codominance ou absence de dominance) pour la totalité de ces mêmes caractères. Or les deux mâles indiscutablement hybrides obtenus par Z. Lorkovic cotent –4. L'examen des cotations révèle alors une disparité : chez le plus petit exemplaire, la strie 3, triangulaire, est de type *podalirius*, comme les autres caractères notés –1. Seule la strie longitudinale des ailes postérieures, de type *feisthamelii*, correspond à une recombinaison de caractères. Il en va de même pour le caractère « strie 3 subrectangulaire » chez le plus grand exemplaire. Ces disparités traduisent l'hétérozygotie des parents, au moins pour ces caractères. En revanche, les autres phénotypes réalisés pourraient indiquer une dominance des types *podalirius.* Cependant une ambiguïté réside ici dans la double interprétation de la notation 0 qui traduit soit la variabilité d'un caractère, soit la réalisation d'un état intermédiaire. En d'autres termes, les normes de variation des deux taxons se recoupent de manière plus ou moins importante de sorte qu'aucun caractère n'a de valeur discriminante absolue. Il faut donc rechercher la solution en considérant le comportement d'ensemble de ces caractères (voir ci-après).

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

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

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

Résultats et interprétation

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

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

Pour les *feisthamelii* des Pyrénées-Orientales (**Fig. 7a)**, à l'inverse, l'ensemble est hétérogène et comporte une certaine proportion de formes hybrides mêlées au polymorphisme intra-spécifique. La variabilité plus importante chez les femelles, soulignée en début d'étude, incitait à les exclure des décomptes mais cette démarche n'aurait pas rendu compte de la totalité de la variation spécifique par rapport à celle de *podalirius*[1]. De même, le peuplement ibérique n'a pas été pris en référence du fait des particularités, mises en évidence *ante*, qui le distinguent du peuplement des Pyrénées-Orientales. Or c'est ce dernier qui entre en contact avec *I. podalirius*.

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

Fig. 7a

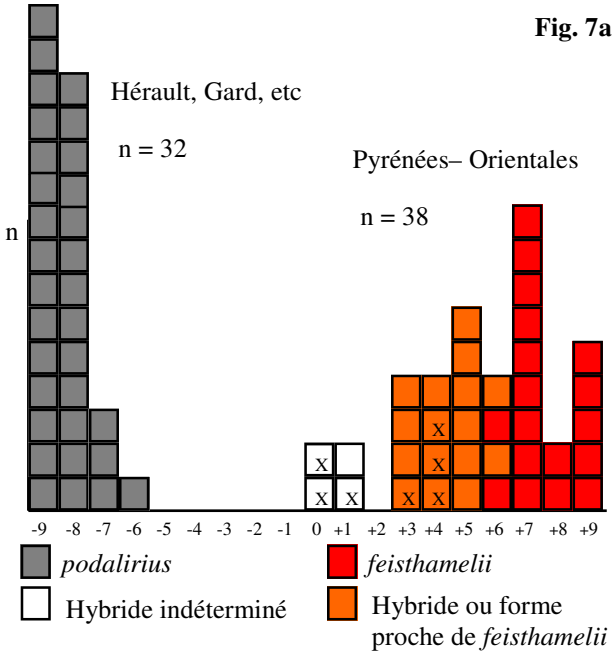
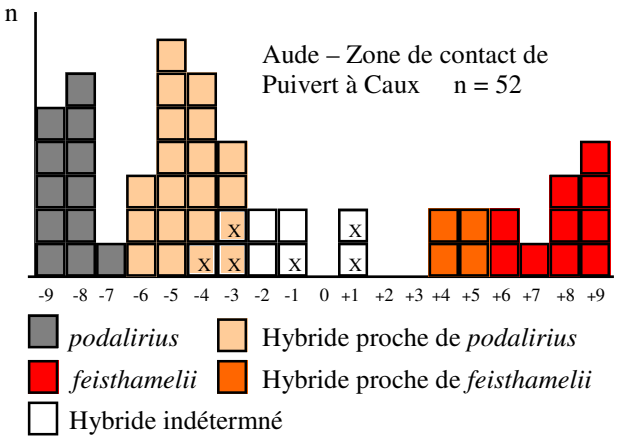


Fig. 7b



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

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

7a : peuplements pris en références pour *I. podalirius* et *I. feisthamelii.*
7b : mise en évidence de formes hybrides dans une zone de contact.

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

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

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

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

Analyse de peuplements – tests

A l'aide de ces quelques clés, comment s'interprète le peuplement complexe de l'ensemble du département de l'Aude ? Un total de 121 papillons a été coté comme précédemment, provenant de la quasi totalité du territoire que couvre ce département et incluant l'échantillon analysé ci-dessus. L'histogramme de la figure 8, en bonne concordance avec le précédent, apporte de nouvelles informations.

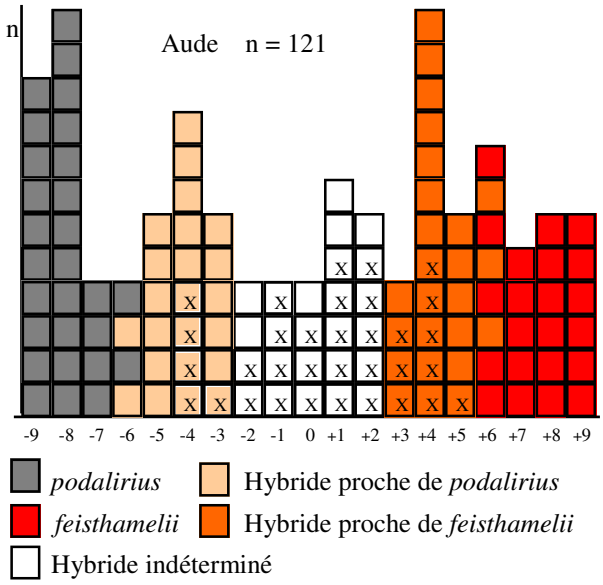


Figure 8. — Peuplement du département de l'Aude. L'hétérogénéité traduit l'existence de rétrocroisements liés à l'interfertilité partielle des deux espèces.

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

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

Carte II. — Distribution géographique des cotations individuelles en Languedoc-Roussillon.
-9 : tous caractères de type *podalirius*
+9 : tous caractères de type *feisthamelii*.
La flèche indique une série de valeurs intermédiaires.

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

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

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

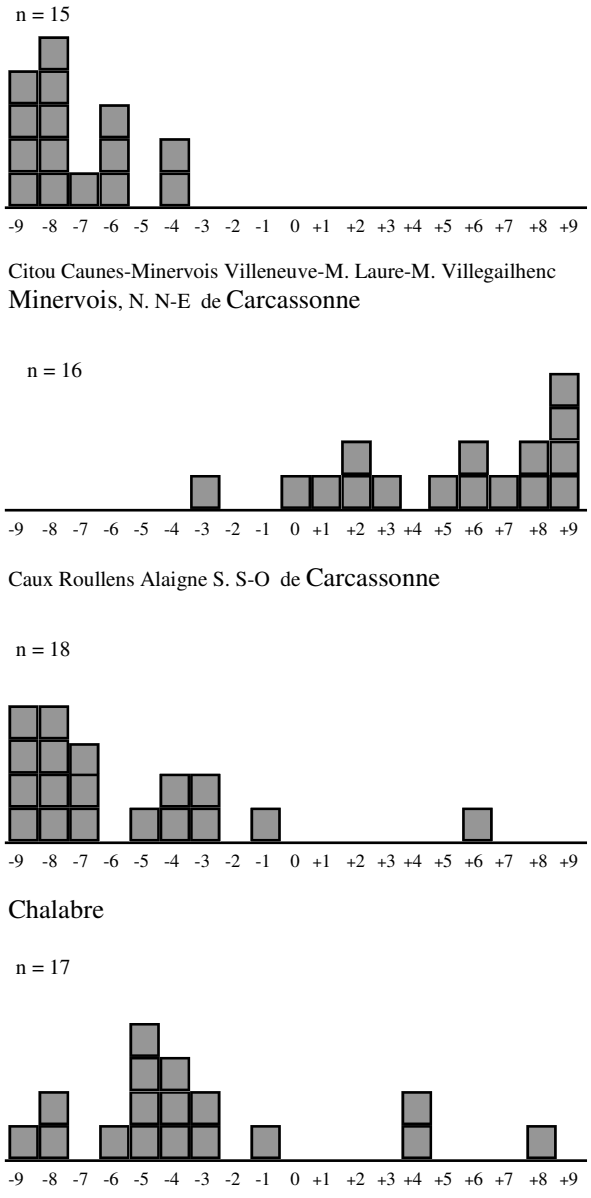


Fig. 9. — Détail de la cotation du peuplement de la zone de contact de Puivert à Carcassonne et au Minervois.

V – STATUT TAXONOMIQUE ET CONCLUSION

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

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

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

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

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

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

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

Remerciements

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

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

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

Bibliographie

Auverlot (E.H.), 2004. — Commentaires concernant deux photos de papillons. **—** *Bulletin de la Société entomologique du Nord de la France* **312** : 12.

Bellier de la Chavignerie (J.-B.E.), 1857. — Note sur une excursion entomologique dans les Pyrénées-Orientales ; sur le retard prolongé dans l'éclosion des *Papilio Alexanor* et *Thais medesicaste*. **—** *Annales de la Société entomologique de France* **3** (5) : 99-100.

Bellier de la Chavignerie (J.-B.E.), 1858. — Observations sur les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. – *Annales de la Société entomologique de France* **3** (6) : 122-148.

Berce (E.), 1867. — Faune entomologique française. Lépidoptères. – Deyrolle Fils, Paris.

Bernardi (G.), 1980. — Les catégories taxonomiques de la Systématique évolutive *in* les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mémoire de la Société zoo. de France*, tome III, N° **40**, chapitre IX ; 373-425.

Bethune-Baker (G.T.), 1914. — July in the eastern Pyrenees. **—** *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **26** : 8-15.

Bink (F.A.), 1992. — Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt & Co, Haarlem.

Boyer de Fonscolombe (É.L.J.H.), 1849. — Note sur le *Papilio feisthamelii*. – *Annales de la Société entomologique de France* **2** (7) : 48.

Bretherton (R.F.), Ellison (R.E.) & Manley (W.B.L.), 1952. — Lepidoptera in the Eastern Pyrenées, 1951 and the Forêt de Rambouillet near Paris, July 1951. – *The Entomologist* **85** (1072) : 197-204 ; (1073) : 222-229.

Bruer (H.), 1984. — Der Segelfalter (*Iphiclides podalirius* L.) – Bemerkungen zu Artenschutz, Eiablage und Zucht. *Entomologische Zeitschrift* **94** (13) : 177-192.

Chapman (T.A.), 1909. — A morning at Amélie-les-Bains, Pyrénées-Orientales. – *The Entomologist* **42** (152) : 120-121.

Corke (D.), 2003. — The butterfly fauna of central Ariege, Pyrenees, France in the 1920s and 2002. – *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **115** (2) : 77-94.

Coutsis (J.) & van Oorschot (H.), 2011. — Differences in the male and female genitalia between *Iphiclides podalirius* and *I. feisthamelii*, further supporting species status for the latter (Lepidoptera: Papilionidae). – *Phegea* **39** (1) : 12-22.

Crozes (J.), 1954. — Observations et notes de chasse. **—** *Revue Française de Lépidoptérologie* **19** : 146

De Graslin (A.), 1863. — Notice sur deux explorations entomologiques faites dans les Pyrénées-Orientales, en 1847 et en 1857. – *Annales de la Société entomologique de France* **4** (3) : 297-373.

De Worms (Ch. G.M.), 1966. — The Eastern Pyrenees, July-August 1965. – *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **78** : 1-8.

Demerges (D.), 2000. — Première contribution à l'étude des Lépidoptères Rhopalocères et Zygaenidae du projet de Parc Naturel Régional de la Narbonnaise en Méditerranée. – OPIE Languedoc-Roussillon, Millas.

Descimon (H.), 2010. — Observations sur la biologie des Lépidoptères Rhopalocères vivant dans les Hautes-Pyrénées (65). – Réimpression du Mémoire présenté en octobre 1957 à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris pour obtenir le Diplôme d'Études Supérieures de Sciences. Version revue et augmentée 2010. OPIE Midi-Pyrénées édit., Gaillac.

Descimon (H.), Genty (F.) & Vesco (J.-P.), 1989. — L'hybridation naturelle entre *Parnassius apollo* (L.) et *P. Phoebus* (F.) dans les Alpes du Sud. *Annls Soc. ent. Fr.* 25 (2) : 209-234.

Descimon (H.) & Mallet (J.), 2009. — Bad species. In Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., & Van Dyck, H., Ecology of butterflies in Europe. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-249.

Devarenne (M.), 1973. — *Iphiclides podalirius* Linné et *Iphiclides feisthamelii* Duponchel (Papilionidae) : deux espèces distinctes (!?) (suite et fin). – *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique* **2** : 84 ; **2** : 92-95.

Dufay (Cl.), 1961. — Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Fasc. 6 : Lépidoptères (Macrolépidoptères). *Vie et Milieu* **12** (1) : 1-153.

Duponchel (P.A.J.), 1832. — Histoire Naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France. Diurnes. – Méquignon-Marvis, Paris.

Duponchel (P.A.J.), 1844. — Catalogue méthodique des lépidoptères d'Europe. – Méquignon-Marvis Fils, Paris.

Duponchel (P.A.J.), 1849. — Iconographie et histoire naturelle des chenilles. Vol. 1. – Germer-Baillières, Paris.

Eitschberger (U.), 1993. — Zur Artverschiedenheit der europäischen *Iphiclides*-Arten (Lepidoptera, Papilionidae). – *Atalanta* **24**(1-2) : 9-13.

Gómez de Aizpúrua (C.), 1988. — *Iphiclides* Hübner, [1820] *podalirius* (Linné, 1758) Sbsp. *feisthameli* [sic] Duponchel, 1832, *in*: Biologia y morfologia de las orugas. Lepidoptera: Danaidae, Papilionidae, Pieridae, Libytheidae, Nymphalidae. Tomo 5. – Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentacion. Boletin de Sanidad vegetal, fuera de serie n° 11.

Gossling (N.F.), 1980-1981. — Observations on Rhopalocera in Andorra - June/July 1979. – *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* **39** (329) : 192-208 ; **40** (330) : 29-47.

Gossling (N.F.), 1984. — General observations of Rhopalocera in the Roussillon region of southern France during early June, 1982. – *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* **43** (345) : 177-190.

Henriot (Ph.), 1927. — Dix jours de chasse dans les Pyrénées-Orientales. – *L'Amateur de Papillons* **3** (18) : 273-279.

Higgins (L.G.), & Riley (N.), 1971. — Guide des Papillons d'Europe. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel : 414 p.

Hofmans (K.) & Delescaille (L.M.), 1992. — L'écologie du Flambé, *Iphiclides podalirius* (L., 1758) et ses implications pour la sauvegarde de l'espèce en Belgique. Résultats de la gestion expérimentale. *Naturalistes belges* **73** (4) : 185-198.

Lafitte, M. (1964): Observations et notes de chasse (Hesperiidae, Papilionidae, Nymphalidae). – *Alexanor* **3** (5) : 194.

Lafranchis (T.), 2007. — Papillons d'Europe. Diatheo, Paris : 380 p.

Lafranchis (T.), Jutzeler (D.), Guillosson (J.-Y.) & Kan (P. & B.), 2015. — La Vie des Papillons. Ecologie, Biologie et Comportement des Rhopalocères de France. – Diatheo, Paris, 752 pp.

Larralde d'Arencette (M. de), 1894-1895. — Catalogue des Lépidoptères des Basses-Pyrénées. – *Bulletin de la Société des Sciences et Arts de Bayonne* **4** : 415-426, 545-568 ; **5** : 53-84, 231-239.

Levaillant (J.), 1848. — Notice sur le *Papilio feisthamelii*. – *Annales de la Société entomologique de France* **2** (6) : 407-409.

Lévesque (R.), 1962. — Chasses andorranes. – *Alexanor* **2** (6) : 231-232.

Mallet (J.), 1996. — What are "good" species ? Reply to Kerry Shaw. – *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 174-175.

Manil (L.), 2010. — Prospections printanières en Languedoc-Roussillon et dans le Var à la recherche des espèces patrimoniales (2010). – Lépidoptères **19** (46) : 80-89.

Mazel (R.), 1986. — Contacts parapatriques entre *Melanargia galathea* L. et *M. lachesis* Hübner. *Nota lepidopterologica* **9** (1-2) : 81-91.

Mazel (R.), 2014. — Eléments de Biogéographie comparée chez les Lépidoptères paléarctiques de France. – *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*, supplément au tome XXIII : 44 p.

McClymont (J.R.), 1917. — Butterfly collecting in the Pyrénées Orientales. – *The Entomologist* **50** (647) : 89-94.

Mothiron (P.), 1982. — *Iphiclides podalirius feisthamelii* Duponchel, 1832 dans les Pyrénées-Orientales ... et à la maison. – *Imago* **11** : 1-4.

Nazari (V.), Ten Hagen (W.) & Bozano (G.C.), 2009. — Molecular systematics and phylogeny of the 'Marbled Whites' (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, *Melanargia* Meigen) – *Systematic Entomology* **35** : 132-147.

Oberthür (Ch.), 1876. — Etude sur la faune des Lépidoptères de l'Algérie. – Études d'Entomologie **1** : 9-74.

Oberthür (Ch.), 1880. — Catalogue raisonné des Papilionidae de la collection de Ch. Oberthür à Rennes. – Études d'Entomologie **4** : 9-117.

Oberthür (Ch.), 1909. — Notes pour servir à établir la faune française et algérienne des Lépidoptères. – Études de Lépidoptérologie comparée **3** : 101-404.

Oberthür (Ch.), 1922. — Les Lépidoptères du Maroc. – Études de Lépidoptérogie comparée **19** (1) : 13-402.

Oberthür (Ch.), 1923. — Catalogue des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. – Études de Lépidoptérologie comparée **20** : 1-159 ; **21** (2) : 9-70.

Oldaker (F.A.), 1922. — Rambles in south-Eastern France. – The Entomologist **55** (709) : 127-131.

Pages (J.), 1972. — Le département des Pyrénées-Orientales vu par un lépidoptériste. – *Natura* **1** (3) : 8-11.

Pearson (D.H.), 1922. — The Eastern Pyrenees, 1921. – *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **34**: 36-38.

Pierret (A.), 1836. — *Papilio festhamelei*. – Annales de la Société entomologique de France **1** (5) : 49.

Porter (A.H.), Wenger (R.), Geiger (H.), Scholl (A.) & Shapiro (A.M.), 1997. — The *Pontia daplidice-edusa* hybrid zone in northwestern Italy. – *Evolution* **51** : 1561-1573.

Porter (A.H.), 2009. — Ecological genetics and evolutionary ecology in hybrid zones. In Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., & Van Dyck, H., Ecology of butterflies in Europe. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 296-311.

Rondou (J.-P.), 1932-1935. — Catalogue des Lépidoptères des Pyrénées (2e édition). – *Annales de la Société entomologique de France* **101** (1) : 165-244 ; **102** (3) (1933) : 237-316 ; **103** (3-4) (1934) : 257-320 ; **104** (3-4) (1935) : 189-258.

Rowland-Brown (H.), 1917. — *Iphiclides podalirius feisthamelii*, and *Melanargia lachesis* in the western, and eastern pyrenees. – *The Entomologist* **50** (649) : 121-127.

Rowland-Brown (H.), 1918. — *Iphiclides* (*Papilio*) *podalirius*, var. *feisthamelii*. – *The Entomologist* **51** (664) : 91-98.

Schmidt-Koehl (W.), 1985. — Résultats lépidoptérologiques de quatre voyages printaniers et estivaux dans le Midi de la France entre 1982 et 1984 (Lepidoptera, Rhopalocera et Zygaenidae). – *Alexanor* **14** (1) : 29-43.

Sprongerts (J.R.), 1904. — Verzeichnis der von Mitte, Mai bis Ende June bei Sorède und Vernet-les-Bains, erbeuteten Falter. – *Deutsche entomologische Zeitschrift Iris* **17** : 183-191.

Standen (R.S.), 1905. — Rhopalocera at Barcelona, Montserrat and Vernet les Bains. – *The Entomologist* **38** (509) : 250-254 ; **38** (510) : 277-280 ; (511) : 299-301.

Staudinger (O.), 1871. — Catalog der Lepidopteren des europaeischen Faunengebiets. – Burdach, Dresden.

Stefanescu (C.), 2000. — Bird predation on cryptic larvae and pupae of a swallowtail butterfly. – *Buttleti del Grup Català d'Anellament* **17** : 39-49.

Stefanescu (C.), 2004. — Seasonal change in pupation behaviour and pupal mortality in swallowtail butterfly. – *Animal Biodiversity and Conservation* **27** : 25-36.

Stefanescu (C.), Pintureau (B.), Tschorsnig (H.-P.), & Pujade-Villar (J.), 2003. — The parasitoid complex of the butterfly *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Lepidoptera: Papilionidae) in north-east Spain. *Journal of Natural History* **37** : 379-396.

Stefanescu (C.), Jubany (J.) & Dantart (J.), 2006. — Egg–laying by the butterfly *Iphiclides podalirius* (Lepidoptera, Papilionidae) on alien plants: a broadening of host range or oviposition mistakes? – *Animal Biodiversity and Conservation* **29** (1) : 83-90.

Steiner (R.), Hermann (G.) & Settele (J.), 2007. — Ökologie einer aussterbenden Population des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758). – Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 171 pp.

Taberlet (P.), Fumagalli (I.), Wust-Saucy (A.) & Cosson (J. F.), 1998. — Comparative phylogeographie and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7 : 453-464.

Tetley (A.S.), 1910. — The South-eastern Pyrenees in Early June. – *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **22** : 57-60.

Thierry-Mieg (P.), 1889. — Deux aberrations nouvelles de Lépidoptères français. – *Le Naturaliste* **3** (49) : 74 ; (59) 197.

Thierry-Mieg (P.), 1913. — À propos de *Papilio* var. *Miegii* Th.-M. et var *Feisthamelii* Dup. – *La Feuille des jeunes Naturalistes* **43** (515) : 180.

Tolman (T.) & Lewington (R.), 1999. — Guide des Papillons d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris : 320 p.

Tshikolovets (V.), 2011. — Butterflies of Europe and the Mediterranean area. Tshikolovets publications, Pardubice : 544 p.

Vallantin (H.), 1893. — Chasses lépidoptériques en Algérie. – *Le Naturaliste* **2** (7) : 251-252.

Verity (R.), 1905-1911. — Rhopalocera palaearctica. Iconographie et description des Papillons diurnes de la région paléarctique, Papilionidae et Pieridae. 2 vols, 454 p. + 86 pl. – Roger Verity, Firenze.

Verity (R.), 1947. — Le Farfalle diurne d'Italia. Vol. IIII : 318 p. – Marzocco, Firenze.

Verity (R.), 1952. — Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes en France. II. Papilionidae, Pieridae. – *Revue française de Lépidoptérologie*, supplément : 203-364.

Waring (P.) & Thomas (R.), 1995. — Moths and butterflies of the French Pyrenees, 22nd - 31st July 1994. – *Bulletin of the amateur Entomologists' Society* **54** (401) : 124-129 ; (402) : 179-190.

Wiemers (M.) & Gottsberger (B.), 2010. — Discordant patterns of mitochondrial and nuclear differentiation in the Scarce Swallowtail *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832) (Lepidoptera: Papilionidae). – *Entomologische Zeischrift* **120** (3) : 111-115.

Wiltshire (E.P.), 1971. — A holiday in the East Pyrenees, June, July 1970, with notes on the Lepidoptera observed. – *The Entomologist's Record and Journal of Variation* **83** (9) : 268-277 ; (11) : 347-353.

Wohlfart (T.A.), 1996. — Vergleichende Untersuchungen über die Grösse und Form der Augenflecken am Analende der Hinterflügel von *Iphiclides podalirius podalirius* (Linnaeus, 1758) und *I. podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832). – *Spixiana* **19** : 281-288.

Wohlfart (T.A.), 1998. — *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Duponchel, 1832), Subspecies von *Iphiclides podalirius podalirius* (Linnaeus 1758) oder eigenständige Species? - Eine Zusammenstellung trennender Merkmale (Lep., Papilionidae). – *Stapfia* **55** : 285-287.

Zeller (P.C.), 1847. — Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien beobachteten Schmetterlingsarten. – *Isis* **3** : 213-233.

(*) lafranchis@yahoo.fr

(**) 21, chemin de la Fabrique F-34800 **Canet**

sylvaindelmas@cegetel.net

(***) 6, rue des Cèdres F-66000 **Perpignan**

marojea@hotmail.fr