



HAL
open science

Spécificité et flexibilité dans la ponte de *Zerynthia polyxena* sur différentes espèces du genre *Aristolochia* en région méditerranéenne française

Perrine Gauthier, Natasha de Manincor, Manon Picquenot, Virginie Pons,
Ugo Schumpp, John D. Thompson

► To cite this version:

Perrine Gauthier, Natasha de Manincor, Manon Picquenot, Virginie Pons, Ugo Schumpp, et al.. Spécificité et flexibilité dans la ponte de *Zerynthia polyxena* sur différentes espèces du genre *Aristolochia* en région méditerranéenne française. *Ecologia mediterranea*, 2020, 46 (2), pp.47-63. 10.3406/ecmed.2020.2108 . hal-04847795

HAL Id: hal-04847795

<https://hal.science/hal-04847795v1>

Submitted on 3 Feb 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

Spécificité et flexibilité dans la ponte de *Zerynthia polyxena* sur différentes espèces du genre *Aristolochia* en région méditerranéenne française / Specificity and flexibility of egg laying by *Zerynthia polyxena* on different species of *Aristolochia* in Mediterranean France

Perrine Gauthier, Natasha de Manincor, Manon Picquenot, Virginie Pons, Ugo Schumpp, John D. Thompson

Citer ce document / Cite this document :

Gauthier Perrine, Manincor Natasha de, Picquenot Manon, Pons Virginie, Schumpp Ugo, Thompson John D. Spécificité et flexibilité dans la ponte de *Zerynthia polyxena* sur différentes espèces du genre *Aristolochia* en région méditerranéenne française / Specificity and flexibility of egg laying by *Zerynthia polyxena* on different species of *Aristolochia* in Mediterranean France. In: Ecologia mediterranea, tome 46 n°2, 2020. pp. 47-63;

doi : <https://doi.org/10.3406/ecmed.2020.2108>;

https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_2020_num_46_2_2108;

Fichier pdf généré le 05/03/2024

Résumé

Dans leurs différentes aires de distribution, les papillons du genre *Zerynthia* présentent des plantes-hôtes diverses au sein du genre *Aristolochia*. En France méditerranéenne, où *Z. polyxena*, la Diane, est en limite nord-ouest de distribution, elle pond généralement sur *A. rotunda* qui pousse à la fois dans les prairies humides littorales et certaines garrigues d'arrière-pays. Dans la zone d'étude (départements de l'Hérault et du Gard), son aire de distribution chevauche celle de *Z. rumina*, la Proserpine, dans sa limite orientale. Cette dernière pond sur *A. pistolochia* qui pousse dans les garrigues sèches d'arrière-pays. Trois axes d'observations de terrain ont été définis afin de voir (1) si la fréquence de ponte de *Z. polyxena* varie dans ses différents habitats, (2) dans quelle mesure *A. rotunda* est réellement la plante-hôte préférentielle de *Z. polyxena* et (3) si *Z. polyxena* et *Z. rumina* demeurent spécialistes lorsqu'elles partagent le même habitat avec leurs deux plantes-hôtes en mélange ou en étroite proximité. L'ensemble de ces travaux a bien conforté qu'*A. rotunda* est l'hôte privilégié de *Z. polyxena* dans ses deux grands habitats de France méditerranéenne bien que des pontes puissent être observées sur *A. clematidis* et plus rarement sur *A. paucinervis* sur les sites littoraux. En parapatry, *Z. polyxena* et *Z. rumina* peuvent ponctuellement changer de plante-hôte même si elles conservent une préférence pour la leur. Malgré leur statut de protection, ces papillons spécialistes sont principalement menacés par la destruction de leurs habitats par l'urbanisation et l'implantation d'infrastructures.

Abstract

Butterflies of the genus *Zerynthia* often have different host plants in the genus *Aristolochia* in the different parts of their distribution range. In Mediterranean France the Southern Festoon reaches its North Western distribution limit, where it generally lays eggs on *A. rotunda* in either coastal wet meadows or riparian and garrigue habitats in the backcountry. In the study area (Hérault and Gard departments), its distribution range overlaps with that of the Spanish Festoon *Zerynthia rumina* at its north-eastern limits. The Spanish Festoon lays its eggs on *A. pistolochia* plants growing in dry garrigues in the backcountry. Three types of field observations were conducted to determine : (1) whether habitat variation influences the rates of egg deposition by the Southern Festoon, (2) the extent to which *A. rotunda* is the preferential host plant and (3) if both Southern and Spanish Festoons are specialised if they co-occur with both their host plants in proximity. We found that *A. rotunda* is the main host plant of the Southern Festoon in both habitats where it grows in Mediterranean France although egg laying was observed on *A. clematidis* and more rarely on *A. paucinervis* in coastal sites. Finally, in parapatry, Southern and Spanish Festoons exchange their host plants but remain both more specialised on a different host. Despite their protection status, destruction of their habitats by urbanisation and infrastructures are a major threat to these specialised butterflies.

Spécificité et flexibilité dans la ponte de *Zerynthia polyxena* sur différentes espèces du genre *Aristolochia* en région méditerranéenne française

Specificity and flexibility of egg laying by Zerynthia polyxena on different species of Aristolochia in Mediterranean France

Perrine GAUTHIER, Natasha DE MANINCOR¹, Manon PICQUENOT¹,
Virginie PONS¹, Ugo SCHUMPP¹ & John D. THOMPSON¹

1. CEFE, CNRS, Univ. Montpellier, EPHE, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France
Auteur correspondant : perrine.gauthier@cefe.cnrs.fr

Received: 4 Aug., 2020; First decision: 6 Oct., 2020; Revised: 22 Oct., 2020; Final decision: 27 Oct., 2020

Résumé

Dans leurs différentes aires de distribution, les papillons du genre *Zerynthia* présentent des plantes-hôtes diverses au sein du genre *Aristolochia*. En France méditerranéenne, où *Z. polyxena*, la Diane, est en limite nord-ouest de distribution, elle pond généralement sur *A. rotunda* qui pousse à la fois dans les prairies humides littorales et certaines garrigues d'arrière-pays. Dans la zone d'étude (départements de l'Hérault et du Gard), son aire de distribution chevauche celle de *Z. rumina*, la Proserpine, dans sa limite orientale. Cette dernière pond sur *A. pistolochia* qui pousse dans les garrigues sèches d'arrière-pays. Trois axes d'observations de terrain ont été définis afin de voir (1) si la fréquence de ponte de *Z. polyxena* varie dans ses différents habitats, (2) dans quelle mesure *A. rotunda* est réellement la plante-hôte préférentielle de *Z. polyxena* et (3) si *Z. polyxena* et *Z. rumina* demeurent spécialistes lorsqu'elles partagent le même habitat avec leurs deux plantes-hôtes en mélange ou en étroite proximité. L'ensemble de ces travaux a bien conforté qu'*A. rotunda* est l'hôte privilégié de *Z. polyxena* dans ses deux grands habitats de

France méditerranéenne bien que des pontes puissent être observées sur *A. clematitis* et plus rarement sur *A. paucinervis* sur les sites littoraux. En parapatric, *Z. polyxena* et *Z. rumina* peuvent ponctuellement changer de plante-hôte même si elles conservent une préférence pour la leur. Malgré leur statut de protection, ces papillons spécialistes sont principalement menacés par la destruction de leurs habitats par l'urbanisation et l'implantation d'infrastructures.

Abstract

Butterflies of the genus *Zerynthia* often have different host plants in the genus *Aristolochia* in the different parts of their distribution range. In Mediterranean France the Southern Festoon reaches its North Western distribution limit, where it generally lays eggs on *A. rotunda* in either coastal wet meadows or riparian and garrigue habitats in the backcountry. In the study area (Hérault and Gard departments), its distribution range overlaps with that of the Spanish Festoon *Zerynthia rumina* at its north-eastern limits. The Spanish Festoon lays its eggs on *A. pistolochia* plants growing in dry garrigues

Mots-clés : Diane, Proserpine, plantes-hôtes, prairies littorales, garrigue, interactions biotiques.

Keywords: Southern Festoon, Spanish Festoon, host-plant, coastal meadows, garrigue, biotic interactions.

in the backcountry. Three types of field observations were conducted to determine: (1) whether habitat variation influences the rates of egg deposition by the Southern Festoon, (2) the extent to which *A. rotunda* is the preferential host plant and (3) if both Southern and Spanish Festoons are specialised if they co-occur with both their host plants in proximity. We found that *A. rotunda* is the main host plant of the Southern Festoon in both habitats where it grows in Mediterranean France although egg laying was observed on *A. clematitis* and more rarely on *A. paucinervis* in coastal sites. Finally, in parapatry, Southern and Spanish Festoons exchange their host plants but remain both more specialised on a different host. Despite their protection status, destruction of their habitats by urbanisation and infrastructures are a major threat to these specialised butterflies.

Version abrégée

Butterflies of the genus *Zerynthia* often have different host plants in the genus *Aristolochia* in the different parts of their distribution range. In Mediterranean France the Southern Festoon *Zerynthia polyxena* reaches its North Western distribution limit, where it generally lays eggs on *A. rotunda* in either coastal wet meadows or riparian and garrigue habitats in the backcountry. In the study area (Hérault and Gard departments), its distribution range overlaps with that of the Spanish Festoon *Zerynthia rumina* at its North Eastern limits. *Zerynthia rumina* lays its eggs on *A. pistolochia* plants growing in dry garrigues in the backcountry.

In this study, three types of field observations were conducted to determine: (1) whether habitat variation influences the rates of egg deposition by the Southern Festoon, (2) the extent to which *A. rotunda* is the preferential host plant and (3) if both Southern and Spanish Festoons are specialised if they co-occur with both their host plants in proximity. To examine these questions we studied egg laying in 1m² quadrats placed along transects through a range of populations of *A. rotunda*, including some coastal sites where it co-occurs with *A. clematitis* and *A. paucinervis* and in two back-country sites where it grows in close proximity with *A. pistolochia*. In each quadrat egg deposition was recorded in 100 (10cm × 10cm) or 25 (20cm × 20cm) grid cells.

We studied the rates of egg laid by *Z. polyxena* in two main ecological contexts, (i) coastal wetlands and (ii) riparian or garrigue habitats

in the backcountry of Mediterranean France. *A. rotunda* is significantly more abundant in quadrats in the coastal wetland sites than in quadrats studied in riparian habitats in the backcountry. As a consequence, the absolute number of grid cells with egg presence is lower in the backcountry than in coastal wetland habitats. However, when only grid cells containing *A. rotunda* are analysed, the proportion of cells with egg presence is significantly higher in backcountry sites. In both ecological contexts, there is significant variation among sites, primarily because of a high proportion of grid cells with eggs in one population. In both contexts egg deposition is primarily on the underside of leaves and the majority of eggs are laid singly, i.e. one egg per leaf and per grid cell. Clearly, *Z. polyxena* does not saturate its host plant in terms of egg deposition in both types of habitat but may choose to spread out its egg laying in sites of high abundance of the host plant.

A. rotunda is the main host plant of the *Z. polyxena* in both habitats where it grows in Mediterranean France. In a three year study of three coastal wetland sites, when the frequency of grid cell occupation by three *Aristolochia* species, *A. rotunda* plus *A. clematitis* and *A. paucinervis*, is compared with the frequency of grid cells with eggs laid on each species, the number of grid cells with eggs on *A. clematis* and *A. paucinervis* is significantly less than expected based on their frequency of presence. Hence, although egg laying was observed on *A. clematitis* and more rarely on *A. paucinervis* in coastal sites, *Z. polyxena* is clearly specialised on *A. rotunda* in sites with the different potential hosts.

Finally, in two sites where *Z. polyxena* and *Z. rumina* both occur (but are temporally distinct in their phenology) with their principal host plants, *A. rotunda* and *A. pistolochia* respectively, the two festoons lay eggs on both species. However, they have a distinct preference for one host plant species: *Z. polyxena* on *A. rotunda* and *Z. rumina* on *A. pistolochia*. That said, in on one site *Z. polyxena* appeared to be more specialised than *Z. rumina* whereas in the second site the two butterfly species tend to lay eggs more evenly on the two host plant species.

The two butterfly species may thus adjust their egg laying to differences in the abundance of host plant species. Despite their protection status, destruction of their habitats by urbanisation and infrastructures are a major threat to

these specialised butterflies due to loss of the habitat of the host plants. Given our results, the conservation of sites where the two principal host plants occur is a clear priority for the maintenance of populations of the two protected butterfly species.

Introduction

Pour certains papillons, la plante-hôte peut être unique ou inclure un petit nombre d'espèces du même genre (Lafranchis 2000; Bence 2020; Dozières *et al.* 2017). Le comportement de ces papillons, lors de la ponte, peut présenter une structuration spatiale assez forte en lien avec la densité, la morphologie, la taille et la composition chimique de leurs plantes-hôtes ainsi qu'avec le milieu, ce qui peut mener à leur spécialisation (Rausher 1979; 1983; Ehrlich 1989; Chew & Robbins 1989; Singer 1989; Vovlas *et al.* 2014). Dans bien des cas, une spécialisation pour des plantes-hôtes dont les habitats ne sont non seulement pas protégés mais aussi situés dans des zones soumises à de fortes fragmentations pourrait influencer la ponte et la dynamique des populations du papillon et donc leur conservation (Thomas *et al.* 2001; Dennis 2004; Vovlas *et al.* 2014). La conservation du papillon dépend donc d'une protection de l'habitat de sa plante-hôte et d'une connaissance précise de son interaction avec cette dernière.

Un cas particulier ici concerne *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermüller, 1775)

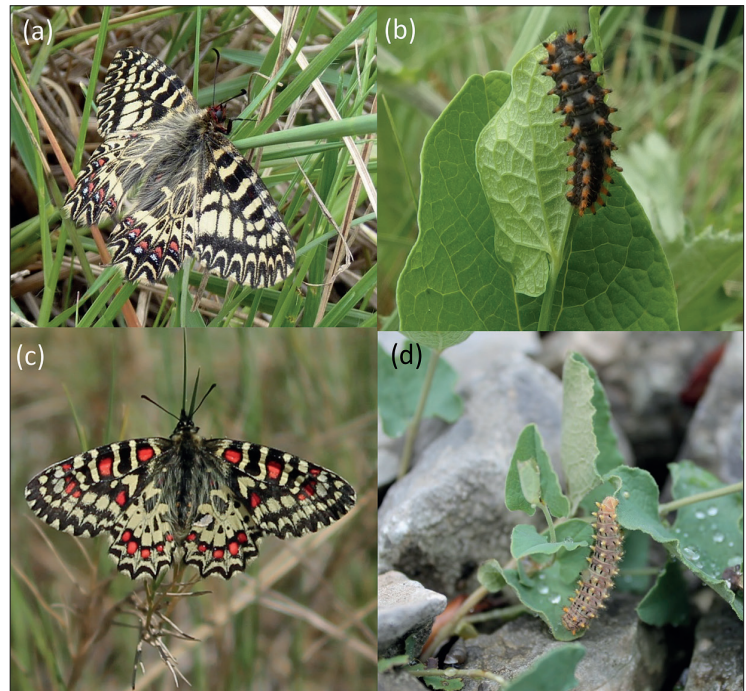


Figure 1 – *Zerynthia polyxena* (a) imago (© F. Linhart) et (b) chenille (© P. Gauthier) et *Z. rumina* (c) imago (© N. De Manincor) et (d) chenille (© P. Gauthier).

Figure 1 – Photos of (a) imago (© F. Linhart) and (b) caterpillar (© P. Gauthier) of *Zerynthia polyxena*, and (c) imago (© N. De Manincor) and (d) caterpillar (© P. Gauthier) of *Z. rumina*.

(figures 1a et b), la Diane, un papillon diurne qui, en France, pond sur quatre espèces du genre *Aristolochia* (figure 2; tableaux 1 et 2). *Z. polyxena* est observée depuis le sud de la France vers l'Italie à l'est (Sicile comprise) et une grande partie du sud-est de l'Europe (de l'Autriche à la Grèce et à la Roumanie) ainsi qu'au sud-ouest du Caucase et de la Turquie,

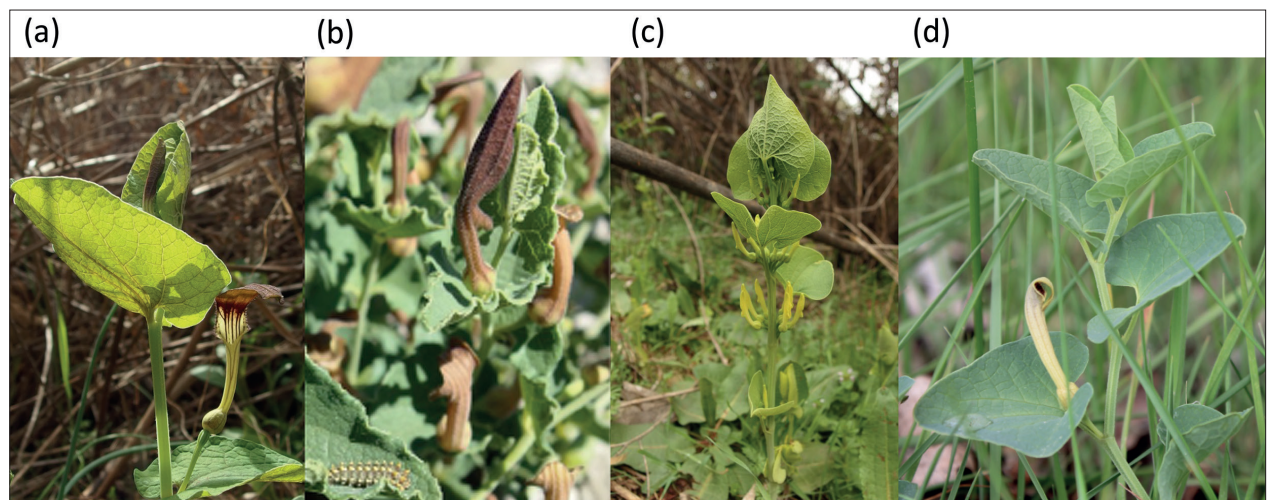


Figure 2 – Les quatre espèces d'*Aristoloches* du sud de la France: (a) *Aristolochia rotunda*, (b) *A. pistolochia*, (c) *A. clematitis* (© P. Gauthier) et (d) *A. paucinervis* (© N. De Manincor).

Figure 2 – The four species of *Aristolochia* in the South of France: (a) *Aristolochia rotunda*, (b) *A. pistolochia*, (c) *A. clematitis* (© P. Gauthier) and (d) *A. paucinervis* (© N. De Manincor).

Tableau 1 – Bilan de connaissances de la spécificité des lépidoptères du genre *Zerynthia* pour les espèces du genre *Aristolochia*.

Table 1 – A bibliographic survey of *Lepidoptera* in the genus *Zerynthia* that use host-plant species in the genus *Aristolochia*.

Espèce	Observation de plantes-hôtes	Zone d'étude	Référence
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> (principalement), <i>A. clematidis</i> (occasionnellement)	Alpes-Maritimes, Var	Boireau & Braconnot (1995)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i>	Ariège	Demergès & Delvine (2009)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> (principalement), <i>A. clematidis</i> et <i>A. paucinervis</i> (occasionnellement)	France méditerranéenne	Lafranchis (2000)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. clematidis</i>	Provence	Braud (2012)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i>	Gard	Puissauve (2009)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. clematidis</i>	Hongrie – Csévharaszt	Batary <i>et al.</i> (2008)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. clematidis</i>	Hongrie – Csévharaszt	Örvösy <i>et al.</i> (2005 ; 2014)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. pallida</i>	Sud-ouest de la Slovénie	Čelik (2012)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> et <i>A. clematidis</i> (principalement), <i>A. paucinervis</i> et <i>A. pistolochia</i> (occasionnellement)	Sud de la France	Baliteau & Denise (2008)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> (principalement), <i>A. pistolochia</i> (occasionnellement)	Aveyron	Baliteau <i>et al.</i> (2013)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> (principalement), <i>A. paucinervis</i> , <i>A. clematidis</i> et <i>A. pistolochia</i> (occasionnellement)	Gard	Hentz <i>et al.</i> (2014)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i>	Sud de la France	Baliteau & Denise (2008)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i>	Aveyron	Baliteau <i>et al.</i> (2013)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i> (principalement), <i>A. rotunda</i> (occasionnellement)	Gard	Hentz <i>et al.</i> (2014)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i>	Provence	Commerçon <i>et al.</i> (2013)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i>	Alpes-Maritimes	Bourgon (2009)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i> sur calcaire, <i>A. paucinervis</i> sur silice	Sud-est de l'Espagne	Stefanescu (2005)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. pistolochia</i>	Centre de l'Espagne	Ochoa-Hueso <i>et al.</i> (2014)
<i>Z. rumina</i>	<i>A. paucinervis</i> (principalement), <i>A. baetica</i> (occasionnellement)	Sud de l'Espagne	Jordano & Gomariz (1994)
<i>Z. cassandra</i>	<i>A. rotunda</i>	Italie du Nord	Ghesini <i>et al.</i> (2019)
<i>Z. cassandra</i>	<i>A. rotunda</i>	Italie du Nord	Camerini <i>et al.</i> (2018)
<i>Z. cassandra</i>	<i>A. rotunda</i> (principalement), <i>A. pallida</i> (occasionnellement)	Italie, île d'Elbe	Cini <i>et al.</i> (2019)
<i>Z. cassandra</i>	<i>A. rotunda</i>	Italie	Vovlas <i>et al.</i> (2014)
<i>Z. polyxena</i>	<i>A. rotunda</i> , <i>A. pallida</i>	Grèce	Slancarova <i>et al.</i> (2015)
<i>Z. cerisy</i>	<i>A. clematidis</i>	Grèce	Slancarova <i>et al.</i> (2015)
<i>Z. cerisy</i>	<i>A. clematidis</i>	Sud de la Roumanie	Barka (2018)
<i>Z. cretica</i>	<i>A. cretica</i>	Crète	Dennis (1996)

au sud de l'Oural et du Kazakhstan et de l'est au sud-ouest de la Russie (Nazari & Carbonell 2006 ; Van Swaay *et al.* 2010). En France sa présence est signalée à travers la Provence depuis les Alpes-Maritimes (Bence 2020), le Gard, l'Hérault et l'Aude (<https://atlas.libellules-et-papillons-lr.org/atlas/>) jusqu'aux contreforts du Massif central dans l'Aveyron (Baliteau *et al.* 2013) et l'Ariège dans le Sud (Demergès & Delvigne 2009). Elle n'a pas encore colonisé

les Pyrénées-Orientales. Elle figure sur la liste des espèces protégées en France (liste des insectes protégés sur le territoire national du 22 juillet 1993) mais est évaluée comme « préoccupation mineure » sur la Liste rouge des espèces menacées de l'UICN (van Swaay *et al.* 2010). Elle figure aussi sur la convention de Berne (annexe 2) et sur la directive Habitats (annexe 4, directive 92/43/CEE du conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des

Tableau 2 – Caractéristiques morphologiques des principales espèces d'*Aristolochia* du sud de la France, d'après Bernier & Hentz (2006), Hentz (2008) et Tison *et al.* (2014).

Table 2 – Morphological characteristics of *Aristolochia* species in the South of France, from Bernier & Hentz (2006), Hentz (2008) and Tison *et al.* (2014).

Espèces	Fleurs	Feuilles	Pilosité	Port	Rhizome	Taille (cm)
<i>A. rotunda</i> L.	Solitaires, tube verdâtre et à large languette sombre	Sessiles, vert tendre	Glabre	Dressé ou prostré, touffes lâches, ramifiées	Tubercule arrondi	15-80
<i>A. pistolochia</i> L.	Solitaires, à tube beige crème et à languette brune aux bords enroulés	Petites, sessiles, vert glauque	Poils courts, raides	Touffes compactes	Racine tubérisée	15-50
<i>A. clematitis</i> L.	Nombreuses, jaunes et verticillées	Pédonculées, vert tendre	Glabre	Dressé	Rhizome stolonifère	20-120
<i>A. paucinervis</i> Pomel	Solitaires, tube jaune avec tache sombre limitée à l'intérieur du tube	Pédonculées, vert glauque	Glabre	Rampant	Tubercule ovoïde	15-80
<i>A. pallida</i> Willd	Solitaires, tube jaune avec tache sombre limitée à l'intérieur du tube	Pédonculées, vert glauque	Glabre	Rampant	Tubercule globuleux	10-50

habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages).

En France, la plante-hôte principale de *Z. polyxena* est *Aristolochia rotunda* L. même si des pontes et/ou des chenilles peuvent être observées, de manière occasionnelle, sur *Aristolochia paucinervis* Pomel dans l'Hérault, *Aristolochia pallida* Willd en Provence, *Aristolochia pistolochia* L. en Haute-Provence et *Aristolochia clematitis* L. un peu partout (tableau 1). Dans d'autres pays où sa plante-hôte privilégiée peut être *A. clematitis* ou *A. pallida*, elle présente un comportement similaire en pondant aussi, ponctuellement, sur d'autres espèces d'Aristoloches.

Z. polyxena fréquente des habitats diversifiés, depuis les zones humides (bords d'étangs, ripisylves), les prairies humides, les bords de chemins et les clairières de garrigues jusqu'aux pelouses calcaires sèches (van Swaay *et al.* 2006) mais rarement à une altitude de plus de 900 m (Dapporto 2010; Lafranchis *et al.* 2014). En région méditerranéenne française, *A. rotunda* pousse dans ces habitats très contrastés en termes d'écologie. On la trouve d'une part dans l'arrière-pays, depuis les ripisylves jusqu'aux bordures de chemins et garrigues ouvertes et sèches, d'autre part sur le littoral, dans de vastes espaces de pelouses humides et en bordure de lagunes.

Aucune étude ne porte sur des différences de pontes de *Z. polyxena* (taille, nombre...) dans ces contextes écologiques et milieux contrastés et nous ne disposons pas d'information sur la nature de ses préférences. Il reste donc à déterminer si *Z. polyxena* pond moins,

en France, sur certaines Aristoloches parce que ces dernières sont plus rares ou parce qu'elle manifeste une véritable préférence pour *A. rotunda* en tant que plante-hôte.

Enfin, dans certaines situations *Z. polyxena* se retrouve en mélange avec, *Zerynthia rumina* (Linnaeus, 1758) (figures 1c et d), la Proserpine, qui figure aussi sur la liste des espèces protégées en France (liste des insectes protégés sur le territoire national du 22 juillet 1993). *Z. rumina* est présente dans le nord-ouest de l'Afrique, dans la péninsule Ibérique, où deux générations peuvent se succéder sur une année, et en France méditerranéenne (Stefanescu 2005). En France, elle est plus commune dans les garrigues et les milieux calcaires, depuis le niveau de la mer jusqu'en moyenne montagne (1 000-1 300 m) (Lafranchis *et al.* 2014) où sa principale plante-hôte est *A. pistolochia*, même si certaines études décrivent aussi des pontes sur *A. rotunda*. Dans le sud de l'Espagne, sur substrat siliceux, *A. paucinervis* devient la plante-hôte privilégiée de *Z. rumina* et *A. baetica* y est décrite comme une plante-hôte potentielle mais moins favorable au développement de la chenille (tableau 1).

En France, où les deux espèces sont en limite d'aire, sud-ouest pour *Z. polyxena* et nord-est pour *Z. rumina*, elles ont une distribution restreinte à la région méditerranéenne. Dans le département de l'Hérault, où leurs distributions se chevauchent, elles ne réalisent qu'un cycle annuel – un point important ici concerne leurs périodes de vol et donc de ponte qui présentent des différences marquées : *Z. polyxena* a une période de vol d'environ un mois, de

mi/fin mars à mi/fin avril selon les conditions météorologiques de l'année (Carrière 1987 ; Lafranchis 2000), alors que *Z. rumina* apparaît fin avril avec une abondance maximale mi-mai (Lafranchis 2000).

L'ensemble de ces observations nous a incités à étudier plus finement l'utilisation, par *Z. polyxena*, des espèces du genre *Aristolochia* pour sa ponte dans plusieurs contextes. Cette étude s'articule autour de quatre objectifs principaux :

- Quantifier s'il existe une variation de la ponte de *Z. polyxena* en fonction de l'abondance d'*A. rotunda* dans les deux grands contextes écologiques du littoral et de l'arrière-pays.
- Élaborer et tester un protocole pour quantifier, en milieu naturel, la spécificité et la préférence de *Z. polyxena* lorsque deux ou plusieurs espèces du genre *Aristolochia* sont présentes sur un site.
- Analyser la spécificité de *Z. polyxena* pour *A. rotunda* en présence d'*A. pistolochia* et de *Z. rumina*.
- Fournir des connaissances pour éclairer la problématique de la conservation des deux espèces protégées de papillons en lien avec la ponte sur leurs plantes-hôtes qui sont l'essence même de leurs habitats.

Méthodes

Sites d'études

Notre étude couvre un ensemble de sites au sein des deux contextes écologiques (tableau 3). Les premiers, dans les pelouses humides du littoral, sont localisés au Petit-Saint-Jean (L1), à Candillargues (L2), sur la Réserve naturelle nationale de l'Estagnol (L3) et sur les salines de Villeneuve (L4). Les seconds, sur les lisières entre ripisylves/chemins et pelouses ou garrigues de l'arrière-pays, sont localisés à Guzargues (G1), Notre-Dame-de-Londres (G2), Pompignan (G3), aux sources du Lamalou (G4 et P1) et dans le bois des Lens (G5 et P2). Les sites du Lamalou et du bois des Lens correspondent à des sites d'interface entre milieux humides (G4 et G5, respectivement) où *Z. polyxena* est présente et garrigues sèches (P1 et P2, respectivement) où *Z. rumina* la remplace.

Tableau 3 – Code des sites, principaux types de milieux, dates des observations et espèces d'*Aristolochia* présentes dans chaque site. Dans les codes des sites : G indique un contexte paysager de garrigues en arrière-pays, L des pelouses en zone littorale et P des sites avec *A. pistolochia*.

Table 3 – Site codes, dominant habitats, dates of observations and species of *Aristolochia* present in each site. Site codes are as follows: G – a landscape context of garrigue in the backcountry, L – coastal wet meadows, P – sites with *A. pistolochia*.

Code	Milieu	Observations	Dates	<i>A. rotunda</i>	<i>A. clematitis</i>	<i>A. paucinervis</i>	<i>A. pistolochia</i>
G1	Ripisylve, garrigues	Axes 1 & 2 (i)	2014 : 31/03, 11/04, 24/04	x	x		
G2	Ripisylve, pelouse	Axe 1	2014 : 07/04, 15/04, 02/05	x			
G3	Lisière, garrigues	Axe 1 Axe 3 (i)	2014 : 06/04, 15/04, 02/05 2014 : 15/04, 02/05, 20/05	x			x
G4	Ripisylve, garrigues, pelouse	Axe 1 Axe 3 (ii)	2014 : 08/04, 17/04, 02/05 2016 : 19/04, 26/04, 09/05, 17/05	x			
P1	Garrigues	Axe 3 (i) Axe 3 (ii)	2014 : 17/04, 05/05, 20/05 2016 : 19/04, 26/04, 09/05, 17/05	x			x
G5	Ripisylve, pelouse	Axe 3	2016 : 22/04, 29/04, 10/05, 18/05	x			
P2	Pelouse, garrigues	Axe 3	2016 : 22/04, 29/04, 10/05, 18/05	x			x
L1	Pelouse humide	Axe 1	2014 : 01/04, 10/04, 22/04	x			
L2	Pelouse humide	Axes 1 & 2 (i) Axe 2 (ii)	2014 : 01/04, 10/04, 22/04 ; 24/04/2015, 28/04/2016, 02/05/2019	x	x		
L3	Pelouse humide, lisière	Axes 1 & 2 (i) Axe 2 (ii)	2014 : 04/04, 14/04, 28/04 ; 23/04/2015, 25/04/2016, 29/04/2019	x	x	x	
L4	Pelouse humide	Axes 1 & 2 (i) Axe 2 (ii)	2014 : 04/04, 14/04, 28/04 ; 23/04/2015, 21/04/2016, 30/04/2019	x	x	x	

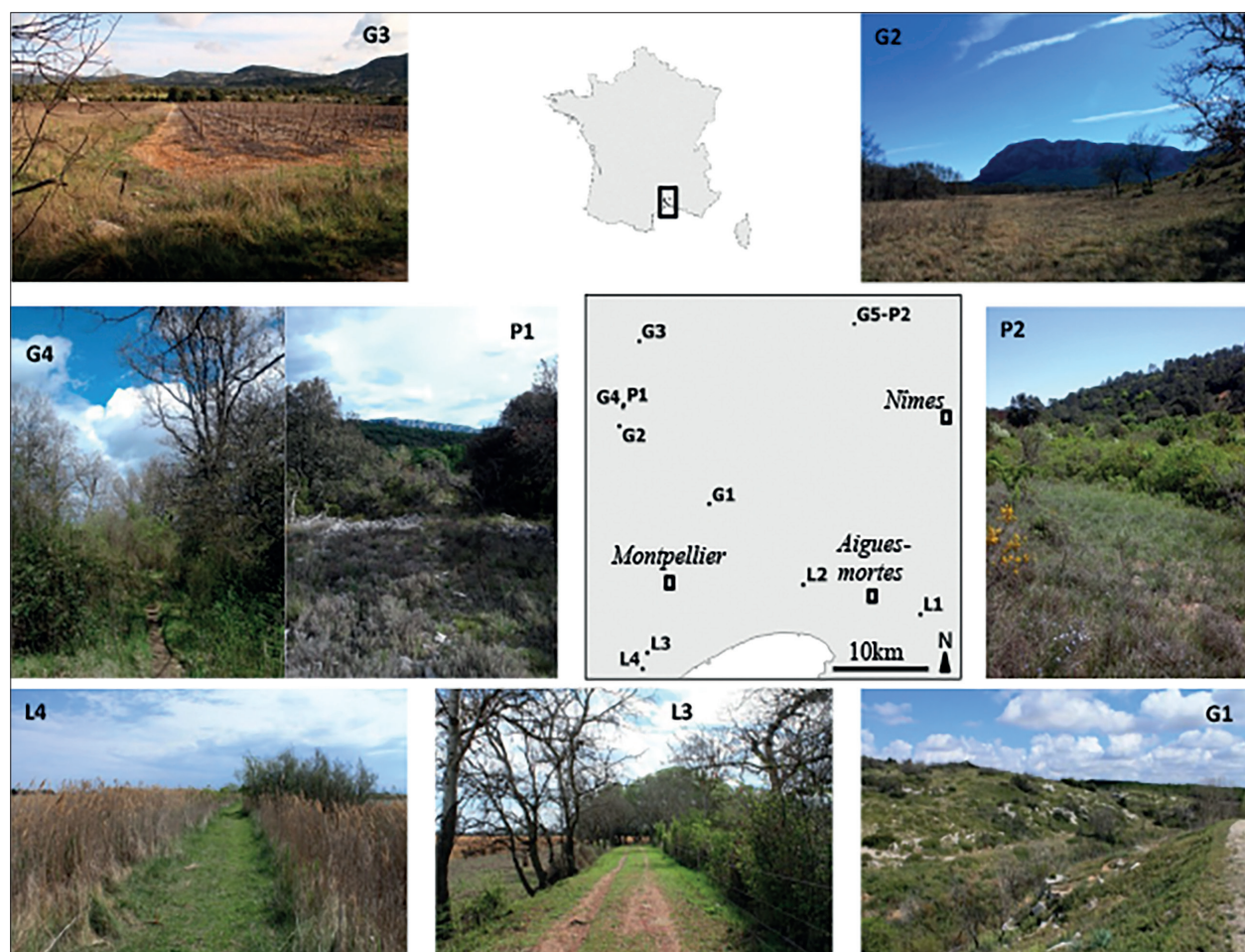


Figure 3 – Localisation des sites d'étude dans le sud de la France et illustrations de certains milieux G3, G4-P1, L4, L3, G1, G2 (© N. De Manincor) et G5 (© M. Piquenot). Voir tableau 3 pour l'explication des codes des sites.

Figure 3 – Location of the study sites in the South of France and illustrations of sites G3, G4-P1, L4, L3, G1, G2 (© N. De Manincor) and G5 (© M. Piquenot). See Table 3 for site codes.

Les trois grands axes d'étude

Axe 1. Quantification de la ponte de *Zerynthia polyxena* sur *Aristolochia rotunda* dans deux grands contextes écologiques

Huit sites ont été choisis au sein des deux contextes écologiques typiques de *Z. polyxena* : quatre sites localisés dans des ripisylves ou bordures de chemin dans un paysage de garrigues et de cultures de l'arrière-pays au nord de Montpellier (G1 à G4) et quatre sites dans les pelouses humides du littoral au sud et sud-est de Montpellier (figure 3, tableau 3). Ces sites ont été choisis sur la base d'une présence vérifiée d'*Aristolochia rotunda*. Ils sont distants, au minimum, de 2 km et, au maximum, de 53 km les uns des autres. Enfin, les sites du littoral (L1 à L4) sont situés dans des espaces protégés et/ou gérés afin de limiter tout risque de perturbation anthropique.

Dans chaque site, cinq placettes de 1 m² ont été implantées en avril 2014 (après observation de *Z. polyxena* en vol sur les sites). Ces placettes étaient subdivisées en 100 cellules de 10 cm × 10 cm, marquées à l'aide de bâtonnets et géoréférencées individuellement de manière à réaliser les observations exactement au même endroit lors des passages successifs. Dans chaque placette à chaque date étaient relevés : le nombre de cellules où *A. rotunda* ou d'autres espèces d'*Aristoloches* étaient présentes ; le nombre de cellules où au moins un œuf de *Z. polyxena* (une ponte) était observé sur une feuille, une fleur ou une tige d'*Aristoloches* ; et le nombre d'œufs par cellule. Chaque site a été visité à trois dates entre le 31/03/2014 et le 20/05/2014 à 8 à 15 jours d'intervalle (détail dans tableau 3) afin de couvrir la période du vol de *Z. polyxena* ainsi que la période végétative et la floraison d'*A. rotunda*. À chaque passage, la présence

d'œufs était marquée à l'aide de petites pinces de couleur attachées à la tige de l'Aristolochie juste en dessous de l'organe portant la ponte. Lors des deuxième et troisième visites les cellules avec des chenilles sur les Aristoloches et leur nombre ont aussi été notés.

Axe 2. Quantification de la spécificité de *Z. polyxena* en présence de différentes espèces d'Aristolochie

Deux études ont été conduites pour préciser la préférence de *Z. polyxena* pour *A. rotunda*.

(i) Une campagne d'observations exploratoires a été menée en 2014 dans les huit sites étudiés en phase 1 : lorsqu'une autre espèce d'Aristolochie était observée (*A. clematitidis* ou *A. paucinervis*), une placette supplémentaire était installée sur celle-ci puis suivie selon le même protocole et aux mêmes dates que pour *A. rotunda*.

(ii) Suite à cette première campagne, un protocole d'observations plus important a été conduit dans trois des sites littoraux étudiés en phase 1, L2, L3 et L4 (tableau 3), où *A. clematitidis* et/ou *A. paucinervis* sont aussi présentes. Cette étude avait également pour objectif de rechercher s'il existe une différence de ponte lorsque les différentes espèces du genre *Aristolochia* sont localement isolées ou en mélange.

Dans chacun des trois sites, nous avons défini un transect (1 km pour L2, 750 m pour L3 et 500 m pour L4) le long duquel des placettes de 1 m² subdivisées en 25 cellules de 20 cm × 20 cm ont été positionnées. La première placette était posée sur la première tache observée d'une des espèces d'Aristolochie sous condition qu'au moins trois des 25 cellules de cette placette soient occupées par la plante. Cellule par cellule, la présence ou l'absence des trois espèces (*A. rotunda*, *A. clematitidis* et *A. paucinervis*) étaient alors notées. Ensuite, dans chaque cellule avec des Aristoloches, les œufs présents sur les feuilles, les fruits et les fleurs étaient comptés. Puis la placette était déplacée le long du transect vers la première tache d'Aristolochie localisée à au moins 5 m de distance sous les mêmes conditions de présence que précédemment. Au total 30 placettes par station ont été posées en 2015 et 2016, et 50 en 2019. Cette étude a été conduite lors d'une seule visite à la fin du mois d'avril ou tout début mai chaque année (tableau 3).

Axe 3. Quantification de la préférence de *Z. polyxena* pour *A. rotunda* en présence d'*A. pistolochia* et de *Z. rumina*

Que ce soit à l'état d'imagos ou de chenilles, les deux papillons se distinguent par des caractéristiques morphologiques (figure 1). *Z. polyxena* arbore une série de points rouges et bleus, et une tache en forme de ballon de rugby sur les ailes postérieures, alors que *Z. rumina* ne présente que de nombreux points rouges sur fond crème même sur les ailes antérieures. La chenille de *Z. polyxena* initialement noire devient plus jaune avec quatre rangs de scoli orange et noir sur le corps alors que celle de *Z. rumina* est jaune avec quatre rangs de scoli clairs.

Afin de quantifier la préférence de *Z. polyxena* pour *Aristolochia rotunda* lorsque cette espèce coexiste avec *A. pistolochia*, la plante-hôte principale de *Z. rumina*, deux études ont été menées, respectivement en 2014 et en 2016. Comme décrit précédemment, il existe un décalage entre les périodes de vol des deux papillons, *Z. polyxena* prenant son envol entre mi et fin mars et *Z. rumina* début mai avec un chevauchement potentiel au cours des derniers jours d'avril et des premiers jours de mai.

(i) En 2014, dans deux sites, G3 et P1 où quelques plantes d'*A. rotunda* et d'*A. pistolochia* sont en mélange, nous avons marqué toutes les plantes des deux espèces présentes de part et d'autre d'un transect de 20 m de long et 15 m de large. Il s'agissait, pour *A. rotunda* et *A. pistolochia* respectivement, de 12 et 14 plantes dans le site G3, et de 15 et 17 plantes dans le site P1. Des dénombrements de pontes ont alors été réalisés sur chaque plante à trois dates (tableau 3) sans discriminer les pontes des deux papillons.

(ii) En 2016, une seconde étude a été menée sur deux couples de sites qui se caractérisent par l'existence d'une ripisylve où *Z. polyxena* et *A. rotunda* sont présentes en interface avec une garrigue sèche avec *Z. rumina*, *A. pistolochia* et *A. rotunda*. Il s'agit des sites G4 et P1 aux sources du Lamalou et des sites G5 et P2 au bois des Lens (tableau 3). Dans chacun des deux couples de sites, 30 placettes ont été marquées à l'aide de bâtonnets ou de peinture, selon les mêmes conditions d'espacement qu'en phase 2, le long d'un transect traversant les deux milieux et leur interface. Dans les deux couples de sites, *A. rotunda* était présente sur 23 des 30 placettes et *A. pistolochia* était présente sur au moins 12 placettes.

Ces sites ont été visités à quatre dates, à 8 à 13 jours d'intervalle, couvrant les cycles des deux papillons et de leurs plantes-hôtes de mi-avril à mi-mai en 2016 (tableau 3). Comme en phase 1 mais sur des placettes divisées en seulement 25 cellules de 20 cm × 20 cm, à chaque date, dans chaque cellule, la présence ou l'absence d'*Aristolochie* étaient notées ainsi que la présence d'au moins un œuf de *Z. polyxena* ou de *Z. rumina* et, enfin, le nombre d'œufs par feuille, tige ou fleur et par cellule. Là encore, à chaque date, l'emplacement des œufs sur chaque plante était marqué par une bague de couleur sous la ponte. Compte tenu du décalage phénologique entre les deux papillons, les œufs observés aux deux premières dates étaient attribués à *Z. polyxena* alors que ceux dénombrés aux deux dernières dates l'étaient à *Z. rumina*. Nous avons d'ailleurs constaté des colorations différentes des œufs des deux espèces de papillons, comme Hentz *et al.* (2014).

Analyse des données

Pour analyser les résultats, nous avons réalisé des tests d'homogénéité du χ^2 entre les différents sites et les différentes dates. Toutes les autres analyses ont été réalisées avec R3.1.1. (R Development Core Team 2010).

Afin d'étudier les variations entre sites et dans les deux contextes écologiques en termes d'occupation par les plantes et les pontes nous avons utilisé des tests de *G* répliqués et des χ^2 de Pearson avec corrections de Yates, des tests exacts de Fisher et des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney pour comparer les différences de présence de pontes et leur nombre entre les deux contextes écologiques. Nous avons réalisé un test de corrélation (Pearson) pour examiner s'il existe une corrélation entre le nombre de cellules occupées par *A. rotunda* et la ponte de *Z. polyxena*.

Résultats

Axe 1. Ponte de *Zerynthia polyxena* sur *A. rotunda* dans deux contextes écologiques

L'occupation d'*A. rotunda* a été étudiée dans cinq placettes, soit 500 cellules par site, dans quatre sites du littoral et quatre sites

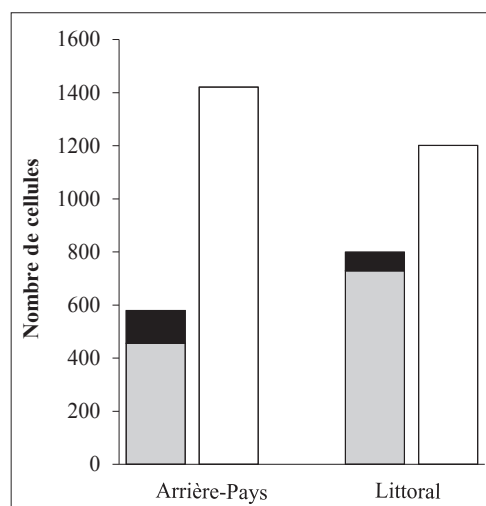


Figure 4 – Nombre de cellules occupées par *Aristolochia rotunda* seulement (en gris), par *A. rotunda* et au moins une ponte (en noir), et vides (en blanc).

Figure 4: Number of cells occupied by *Aristolochia rotunda* with no eggs (grey), by *A. rotunda* and at least one egg (black), and empty (in white).

à l'intérieur des terres (soit 2000 cellules pour chaque zone). Lorsque l'on regroupe l'ensemble des sites des deux contextes écologiques (figure 4), on observe un nombre de cellules significativement plus important avec *A. rotunda* sur le littoral que dans l'arrière-pays (test du χ^2 de Pearson avec correction de continuité de Yates = 53.10, $df = 1$, $p < 0,001$).

Le nombre de cellules occupées par *A. rotunda* est significativement plus faible que le nombre de cellules non occupées sur l'ensemble des sites de l'arrière-pays (G groupé = 365.8, $df = 1$, $p < 0.001$) et dans les sites littoraux (G groupé = 81.3, $df = 1$, $p < 0.001$) (figure 5). Il varie de manière significative entre les quatre sites de l'arrière-pays (G Hétérogénéité = 31.04, $df = 3$, $p < 0.01$) et entre les quatre sites du littoral (G Hétérogénéité = 192.5, $df = 3$, $p < 0.01$) avec une variabilité qui est néanmoins plus marquée sur le littoral (figure 5) où la proportion de cellules occupées par *A. rotunda* varie de 20 % dans le site L1 à 50 % dans le site L4.

Dans tous les sites, le nombre de cellules avec des pontes a été estimé pour toutes les cellules où *A. rotunda* était présente et les œufs ont été comptés dans ces cellules. Les pontes ont ainsi été dénombrées dans 579 cellules dans l'arrière-pays et 799 sur le littoral (figure 4). À l'inverse des résultats concernant l'occupation des cellules par la plante-hôte,

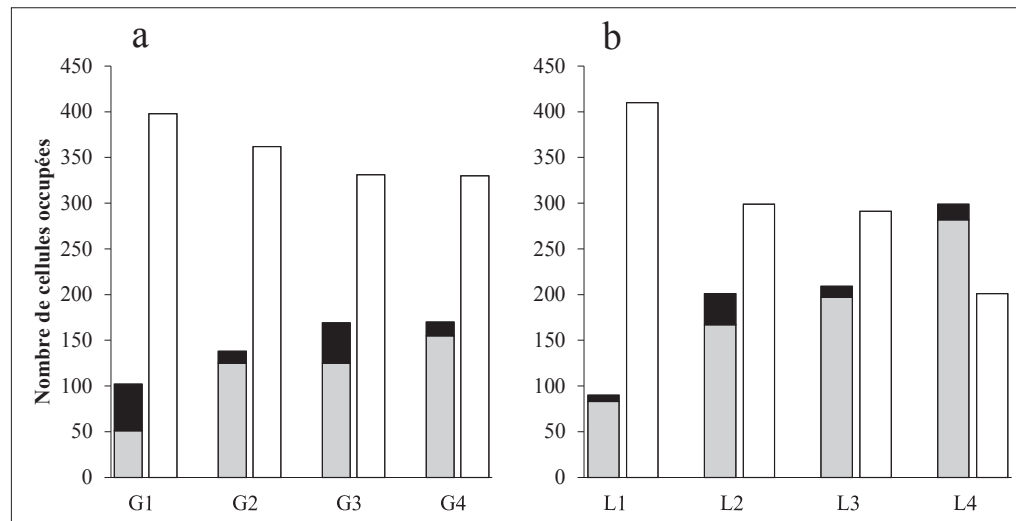


Figure 5 – Nombre de cellules occupées par *Aristolochia rotunda* seulement (en gris), par *A. rotunda* et au moins une ponte (en noir), et vides (en blanc) sur 500 au total pour les 5 placettes, (a) dans les quatre sites d’arrière-pays: G1, G2, G3 et G4 et (b) dans les quatre sites littoraux: L1, L2, L3 et L4.

Figure 5 – Number of cells occupied by *Aristolochia rotunda* with no eggs (in grey), by *A. rotunda* and at least one egg (in black), and empty (in white) in 500 quadrat cells: (a) in the four backcountry sites – G1, G2, G3 and G4; (b) in the four coastal sites: L1, L2, L3 and L4.

lorsqu’on regroupe tous les sites des deux contextes écologiques, le nombre de cellules avec des pontes sur *A. rotunda* est significativement plus important dans l’arrière-pays (test du χ^2 de Pearson avec correction de continuité de Yates = 30.28, $df = 1$, $p < 0,001$) que sur le littoral (figure 4). Le nombre de cellules avec *A. rotunda* sans pontes est plus élevé que le nombre de cellules avec des pontes sur *A. rotunda* dans l’ensemble des sites d’arrière-pays (G groupé = 203.8, $df = 1$, $p < 0.001$) et des sites littoraux (G groupé = 514.1, $df = 1$, $p < 0.001$) (figure 5). La proportion de cellules

avec des pontes est aussi variable entre sites dans l’arrière-pays (G Hétérogénéité = 76.03, $df = 3$, $p < 0.01$) et, plus modestement, dans les sites littoraux (G Hétérogénéité = 14.9, $df = 3$, $p < 0.01$). Dans l’arrière-pays, dans le site de G1, 50 % des cellules avec *A. rotunda* contiennent des pontes alors que cette proportion ne dépasse pas 30 % pour les trois autres sites. Dans les sites littoraux l’hétérogénéité entre sites est principalement liée à une plus forte présence d’œufs dans le site L2 (figure 5).

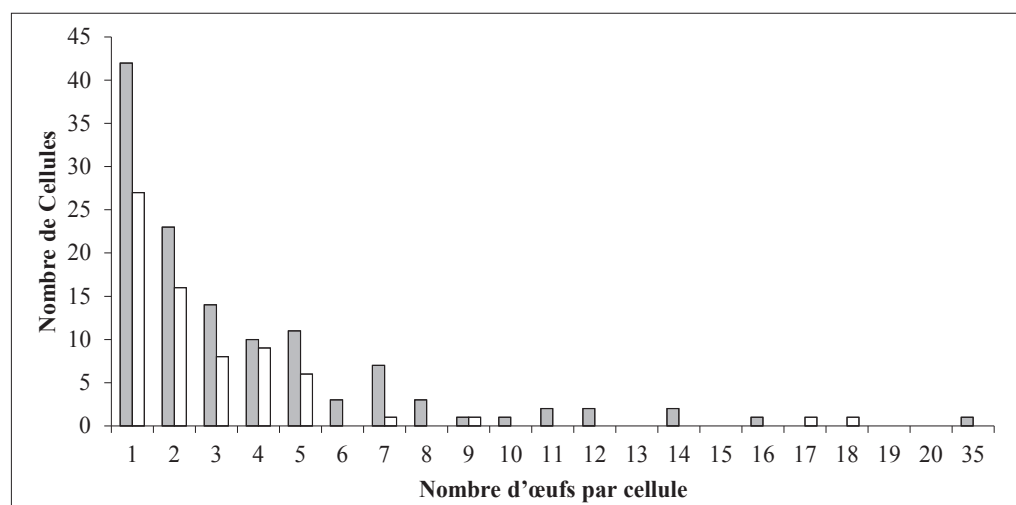


Figure 6 – Nombre de cellules contenant 1 à 35 œufs dans les sites d’arrière-pays (en gris foncé) et dans les sites littoraux (en blanc).

Figure 6 – Number of cells with 1 to 35 eggs in the backcountry (grey) and coastal (white) sites.

Le nombre moyen d'œufs par placette varie entre 5 à 21 dans tous les sites sauf à G1 où il s'élève à 55. Le nombre d'œufs par placette ne présente pas de différence significative entre les deux contextes écologiques (test de rang de Wilcoxon, $W = 11$, $p > 0.1$). La plupart des cellules (56 %) présentent un faible nombre d'œufs (1 ou 2) même si on constate quelques rares cas d'agrégation, pouvant aller jusqu'à 35 œufs dans une cellule (figure 6). La majorité des pontes sont constituées d'un œuf unique et 87 % des œufs sont pondus sur la face inférieure des feuilles d'*Aristoloches*. Dans chaque placette, le nombre de cellules occupées par *A. rotunda* n'est pas corrélé avec le nombre de cellules avec des pontes, ni dans l'arrière-pays ($r = 0.12$, $t = 0.51$, $df = 18$, $p > 0.619$) ni sur le littoral ($r = 0.41$, $t = 1.90$, $df = 18$, $p > 0.050$).

Axe 2 : Spécificité de *Z. polyxena* en présence de différentes espèces d'*Aristolochie*

(i) En 2014, sur huit sites étudiés, quatre présentent une ou deux autres espèces d'*Aristolochie* sur lesquelles des placettes supplémentaires ont été étudiées. Il s'agit d'*A. clematitidis* et *A. paucinervis* dans les sites L3 et L4, et *A. clematitidis* seulement dans les sites G1 et L2. Le nombre de cellules occupées par ces espèces dans les placettes supplémentaires est comparable à celui occupé par *A. rotunda* dans les mêmes sites. Des pontes sont observées uniquement sur *A. clematitidis* dans les sites G1 et L2. Dans le site G1, où la proportion de cellules avec pontes sur *A. rotunda* est élevée (50 %), la proportion de pontes sur *A. clematitidis* est faible (16 %). En revanche, dans le site L2, où la proportion de cellules avec des pontes sur *A. rotunda* est faible (< 10 %), la

proportion de ponte sur *A. clematitidis* est du même ordre (5 %).

(ii) Lors de l'étude de la ponte en fonction de la fréquence, sur un même site, des différentes espèces d'*Aristolochia*, à l'exception du site L3 en 2016, on observe une ponte préférentielle de *Z. polyxena* sur *A. rotunda* que ce soit à l'échelle des placettes ou des cellules (tableau 4). La proportion de plantes avec des pontes est toujours plus importante pour *A. rotunda*, quelle que soit l'abondance relative des espèces. En ce qui concerne les pontes (et quelques rares observations de chenilles) sur *A. clematitidis* ou *A. paucinervis*, elles ne sont pas plus fréquentes dans les placettes ou dans les cellules où *A. rotunda* est aussi présente qu'en son absence, sauf dans le site L4 en 2016 et seulement à l'échelle des cellules ($df = 1$, $\chi^2 = 7.93$). Globalement, la présence d'*A. rotunda* dans une placette ou une cellule n'incite pas *Z. polyxena* à pondre plus sur les autres espèces d'*Aristoloches* présentes. En 2019, dans le site L3 à l'échelle des placettes, on constate même que les pontes sont significativement plus fréquentes sur les autres espèces d'*Aristoloches* en l'absence d'*A. rotunda* ($df = 1$, $\chi^2 = 4.03$). Ces résultats confirment que *Z. polyxena* pond moins qu'attendu sur les autres espèces au vu de leur abondance : elle marque bien une préférence pour *A. rotunda* en présence d'autres espèces.

Axe 3 : Préférence de *Z. polyxena* pour *A. rotunda* en présence d'*A. pistolochia* et de *Z. rumina*

(i) Lors des observations de 2014, sur le transect du site P1, le nombre de plantes avec des pontes est plus élevé que le nombre de plantes sans ponte à partir de la deuxième date de suivi pour les deux espèces. À la dernière

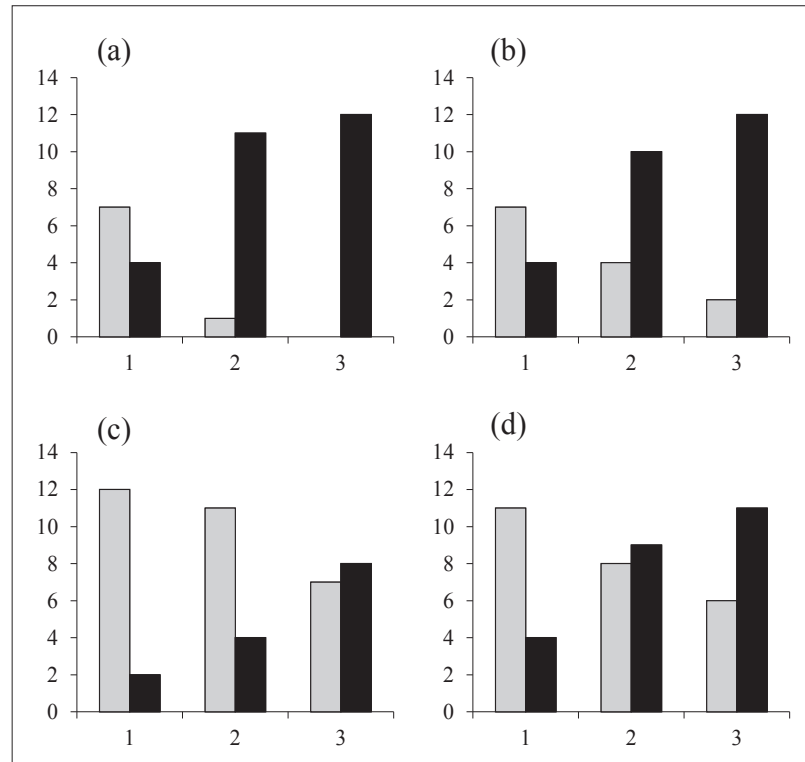
Tableau 4 – Valeurs des χ^2 ($df = 1$; ns – non significatif; $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$) réalisés pour comparer le nombre de pontes (ou de chenilles) de *Zerynthia polyxena* sur *Aristolochia rotunda* avec le nombre de pontes sur *A. clematitidis* et *A. paucinervis* relativement à leurs abondances respectives dans (a) les 30 ou 50 placettes et (b) les 750 ou 1250 cellules, dans les sites L2, L3 et L4 en 2015, 2016 et 2019.

Table 4 – χ^2 values ($df = 1$; ns – non significative; $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$) calculated to compare the number of egg-laying events (or caterpillars) for *Zerynthia polyxena* on *Aristolochia rotunda*, *A. clematitidis* and *A. paucinervis* with respect to the respective abundance of plants of each species in either (a) the 30 or 50 quadrats or (b) 750 or 1250 grid-cells. Data are for sites L2, L3 and L4 in 2015, 2016 and 2019.

Site	(a)			(b)		
	2015	2016	2019	2015	2016	2019
L2	12,62 ***	14,06 ***	14,56 ***	6,95 **	27,72 ***	31,42 ***
L3	14,73 ***	3,53 ns	8,88 **	16,6 ***	1,79 ns	18,14 ***
L4	11,55 ***	6,03 *	16,11 ***	14,73 ***	5,17 *	82,05 ***
Total	40,61 ***	23,13 ***	35,79 ***	40,37 ***	35,00 ***	94,70 ***

Figure 7 – Nombre de plantes d'*Aristolochia rotunda* (a et c) et d'*A. pistolochia* (b et d) sans pontes (gris) et avec des pontes (noir) aux trois dates sur les transects des sites P1 (a, b) et G3 (c, d).

Figure 7 – Number of *Aristolochia rotunda* (a & c) and *A. pistolochia* (b & d) plants with no eggs (grey) and with at least one egg (black) for three dates in sites P1 (a & b) and G3 (c & d).



date, 100 % des *A. rotunda* et 86 % des *A. pistolochia* présentent des pontes (figures 7a et b), c'est-à-dire 12 plantes de chacune des deux espèces. Sur le transect du site G3, le nombre de plantes avec des pontes dépasse celui de plantes sans ponte à partir de la troisième date pour *A. rotunda* et dès la deuxième date pour *A. pistolochia* (figures 7c et d). À la dernière date, 53 % des *A. rotunda* et 64 % des *A. pistolochia* présentent des pontes. Ces résultats semblent indiquer que les deux

espèces d'Aristoloches fournissent un service de plante-hôte à chacun des deux papillons à des moments différents.

(ii) À travers quatre dates d'observation en 2016 (tableau 3) dans le site du couple G4-P1 (sources du Lamalou) aucune hétérogénéité n'a été constatée dans la ponte sur *A. rotunda* au niveau des placettes, on observe le même patron pour chacune des quatre dates (tableau 5; figure 8a). En revanche, dans les placettes avec *A. pistolochia*, on observe une

Tableau 5 – Valeurs des χ^2 réalisés pour comparer le nombre de pontes (et chenilles) de *Zerynthia polyxena* et / ou *Z. rumina* sur *Aristolochia rotunda* (AR) et *A. pistolochia* (AP) entre quatre dates sur 30 placettes et 750 cellules ($df = 1$; ns – non significatif; $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$): (a) pour le couple G4-P1 sur le site de Lamalou et (b) pour le couple G5-P2 sur le site du bois des Lens.

Table 5 – χ^2 values calculated to compare egg-laying events (or caterpillars) of *Zerynthia polyxena* and / or *Z. rumina* on *Aristolochia rotunda* (AR) and *A. pistolochia* (AP) at four dates in 30 quadrats and 750 grid-cells ($df = 1$; ns – non significant; $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$): (a) for the G4 & P1 sites at the "Lamalou" zone and (b) for the G5 & P2 sites in the "Bois des Lens" zone.

Entre dates	(a)				(b)			
	30 placettes		750 cellules		30 placettes		750 cellules	
	AR	AP	AR	AP	AR	AP	AR	AP
1 et 2	2,79 ns	0,97 ns	10,95 ***	3,72 ns	0,23 ns	0,28 ns	1,49 ns	0,10 ns
1 et 3	3,25 ns	5,10 *	18,45 ***	10,49 **	0,23 ns	0,28 ns	2,55 ns	1,47 ns
1 et 4	3,25 ns	5,83 *	18,19 ***	11,91 ***	0,23 ns	0,18 ns	2,15 ns	0,87 ns
2 et 3	0,02 ns	2,92 ns	1,08 ns	3,6 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,14 ns	0,89 ns
2 et 4	0,02 ns	3,60 ns	0,99 ns	4,83 *	0,00 ns	0,01 ns	0,06 ns	0,41 ns
3 et 4	0,00 ns	0,05 ns	0,00 ns	0,12 ns	0,00 ns	0,01 ns	0,02 ns	0,11 ns

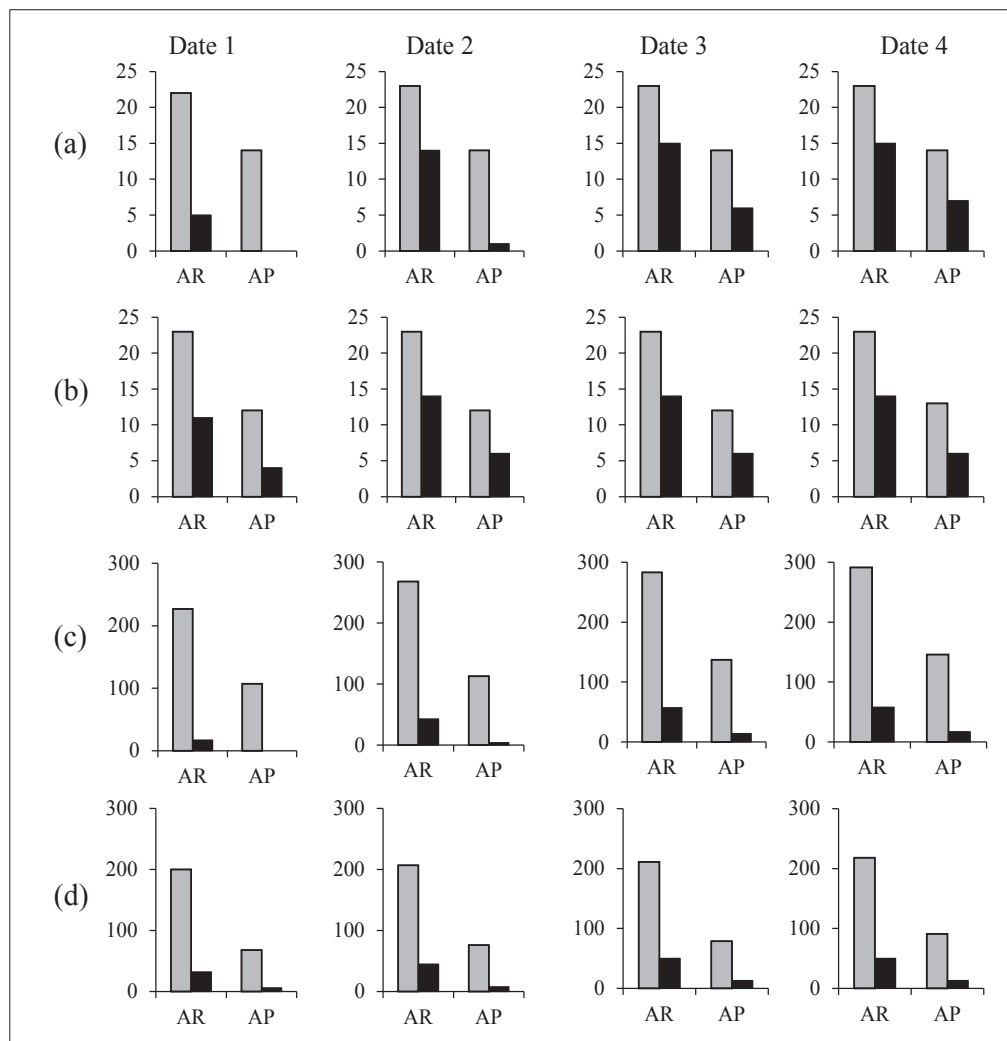


Figure 8 – Nombre de placettes (a et b) et de cellules (c et d) contenant *Aristolochia rotunda* (AR) et *A. pistolochia* (AP) (en gris) et nombre de placettes contenant des pontes sur les deux espèces (en noir), dans le couple G4-P1 aux sources du Lamalou (a et c) et G5-P2 au bois des Lens (b et d) pour quatre dates en 2016 (Tableau 3).

Figure 8 – Number of quadrats (a & b) and cells (c & d) with *Aristolochia rotunda* (AR) and *A. pistolochia* (AP) with no eggs (grey) or at least one egg (black) for each of the two species in sites G4 & P1 in the Lamalou zone (a et c) and sites G5 & P2 in the Bois des Lens (b et d) zone on each of four dates in 2016 (Table 3).

différence significative entre les dates 1 et 3 et les dates 1 et 4, indiquant une augmentation significative des pontes entre la première date de l'étude (pas de ponte) et les dates de mai (42 et 50 % de placettes avec des pontes). Au niveau des cellules (figure 8c), une différence significative apparaît pour la ponte sur *A. rotunda* entre la première date (7 % de cellules avec des pontes) et les trois suivantes (16 %, 20 % et 20 %), indiquant une augmentation du nombre de pontes dans le temps. Cette augmentation significative des pontes au niveau des cellules est aussi visible sur *A. pistolochia* entre la première date (pas de ponte) et les deux dernières (10 et 11 % de cellules avec des pontes) ainsi qu'entre les dates 2 et 4 (3.5 % et 11 %).

Que ce soit sur *A. rotunda* ou *A. pistolochia*, ces augmentations « tardives » de pontes, en particulier au niveau des dates 3 et 4 sont probablement pour la plupart liées à l'envol de *Z. rumina* qui commence début mai alors que *Z. polyxena* ne vole plus. L'observation de la morphologie des « nouveaux œufs » confirme cette interprétation. Ainsi, et sachant que les dates 1 et 2 coïncident avec le vol de *Z. polyxena* et les dates 3 et 4 avec celui de *Z. rumina*, il apparaît que *Z. polyxena* pond principalement sur *A. rotunda* et très rarement sur *A. pistolochia* alors que, même si *Z. rumina* pond principalement sur *A. pistolochia*, elle pond aussi sur *A. rotunda* de manière non

négligeable. Dans ce site, *Z. polyxena* paraît donc plus spécialisée que *Z. rumina*.

Pour le site du bois des Lens (couple G5-P2), on n'observe aucune différence significative dans le nombre de placettes ou de cellules avec des œufs entre les quatre dates sur *A. rotunda* et *A. pistolochia* (tableau 5 ; figures 8b et d). À partir de la première date, le nombre de nouvelles pontes sur *A. rotunda* n'augmente pas dans les placettes et presque plus dans les cellules et ne diminue pas en fin de saison. En parallèle, les pontes augmentent seulement très légèrement sur *A. pistolochia* au niveau des cellules pour les deux dernières dates de suivi (de six pontes pour 68 cellules en date 1 à 13 pontes pour 91 cellules en date 4). Au vu du décalage des périodes de vol des deux papillons, ces résultats suggèrent que *Z. polyxena* pond principalement sur *A. rotunda* mais proportionnellement, elle pond presque autant sur *A. pistolochia* durant sa période de vol. Ensuite *Z. rumina* va la remplacer et pondre en proportion encore plus équilibrée sur *A. pistolochia* et *A. rotunda*. Dans ce site, les deux papillons semblent utiliser plus ou moins également les deux plantes-hôtes.

Discussion

Préférence et flexibilité des *Zerynthia* pour les *Aristoloches*

Les références du tableau 1 présentent les papillons du genre *Zerynthia* avant tout comme des spécialistes pour leurs plantes-hôtes. Dans chacune des régions où ils sont étudiés, ils montrent une préférence marquée pour une espèce d'*Aristoloches* : *Z. polyxena* privilégie *A. rotunda* dans le sud de la France et *A. clematitidis* en Hongrie. Partout, *Z. rumina* pond préférentiellement sur *A. pistolochia*, sauf dans le sud de l'Espagne où elle choisit *A. paucinervis*. *Z. cassandra* pond sur *A. rotunda* en Italie, *Z. cretica* sur *A. cretica* en Crète et *Z. cerizy* sur *A. clematitidis* en Grèce et en Roumanie. Certaines références mentionnent néanmoins le caractère opportuniste d'une partie de ces espèces. Dans le sud de la France, *Z. polyxena* pond occasionnellement sur *A. clematitidis*, *A. pistolochia* et *A. paucinervis*, et *Z. rumina* sur *A. rotunda*. Dans le sud de l'Espagne *Z. rumina* peut parfois se développer sur *A. baetica* et *Z. cassandra* pond ponctuellement sur *A. lutea* sur l'île

d'Elbe. Le présent travail corrobore ces observations ponctuelles de pontes sur l'ensemble des autres *Aristoloches* en présence dans le cas de *Z. polyxena* et sur *A. rotunda* dans le cas de *Z. rumina*.

Z. polyxena comme sa plante-hôte sont décrites dans deux grands contextes écologiques où nous les avons étudiées. Si la densité d'*Aristolochia rotunda* est plus importante sur les sites littoraux, le nombre de pontes de *Z. polyxena* est proportionnellement plus important dans les sites d'arrière-pays. Plusieurs caractéristiques de la plante et du papillon peuvent expliquer ces différences entre contextes. Dans l'arrière-pays, les papillons bénéficient peut-être de conditions météorologiques plus favorables leur permettant de concentrer leurs pontes (moins de vent). La distribution des taches d'*Aristoloches* y est aussi plus discontinue et, *Z. polyxena* étant très peu mobile (Puissauve 2009 ; Dapporto 2010 ; Čelik 2012), elle concentre peut-être ses pontes sur un faible nombre de plantes. À l'inverse l'étalement spatial des pontes sur le littoral où la ressource est plus importante peut limiter les dégâts en cas d'impacts localisés sur les *Aristoloches* et accroître les ressources locales disponibles pour les chenilles qui peuvent, localement, consommer une fraction importante des parties aériennes des plantes.

Notre étude confirme certaines caractéristiques de la ponte observées pour d'autres espèces de *Zerynthia* et même d'autres genres de papillons qui sont spécialisés sur le genre *Aristolochia* avec, notamment, une structuration spatiale marquée de la ponte, une majorité de pontes avec un seul œuf, une localisation préférentielle des pontes sur la face inférieure des feuilles et une proportion importante de plantes-hôtes qui ne sont pas utilisées pour la ponte (Rausher 1979 ; 1983 ; Vovlas *et al.* 2014). Ainsi *Z. polyxena* semble être assez sélective pour la ponte et cette sélectivité pourrait augmenter avec la densité de la plante-hôte. Dans notre étude la proportion de plantes occupées par des œufs est significativement plus importante lorsque l'occupation de l'espace par la plante est plus faible (sites de l'arrière-pays). Ce résultat est similaire à d'autres études qui montrent qu'à partir d'une certaine densité de plantes-hôtes le taux d'occupation par des pontes diminue (Rausher 1983). Ces résultats suggèrent une tendance accrue à l'agrégation spatiale des pontes au sein des petites populations de plantes-hôtes par rapport aux grandes populations.

En situation de parapatrie, *Z. polyxena* et *Z. rumina* maintiennent une préférence marquée pour leurs propres plantes-hôtes mais utilisent chacune l'hôte de l'autre comme hôte secondaire. Cependant, *Z. polyxena* semble rester plus spécialisée que *Z. rumina* et cette spécialisation paraît même varier entre sites. En 2016, aux sources du Lamalou (site G4-P1), aucune ponte de *Z. polyxena* n'a été observée sur *A. pistolochia* lors des premières dates de suivi alors qu'au bois des Lens (site G5-P2) des pontes ont été dénombrées sur *A. pistolochia* alors que *Z. rumina* ne volait pas encore. Cette différence entre sites peut reposer sur leur configuration spatiale encore associée à la faible mobilité des papillons. Alors qu'au bois des Lens les placettes sont localisées à plat, dans une bande de 30 m de large longeant un ruisseau sur 500 m de long, aux sources du Lamalou elles s'échelonnent perpendiculairement au ruisseau sur 300 m de long avec une cinquantaine de mètres de dénivelé. Dans ce second site, les plantes d'*A. pistolochia* sont au moins à une centaine de mètres de la ripisylve, comme une partie des *A. rotunda* qui poussent en garrigue sèche dans l'habitat classique d'*A. pistolochia* et de *Z. rumina*, à l'extrémité du transect (600 m de long).

Implications pour la conservation

Les habitats d'*A. rotunda* sont régulièrement détruits par divers types de programmes d'aménagement sur le littoral et à travers la plaine méditerranéenne. Dès 1995, Boireau et Braconnot désignent l'urbanisation liée à l'extension des villes côtières, l'aménagement d'infrastructures routières et de complexes touristiques comme étant à l'origine de l'éradication de nombreuses populations de *Z. polyxena* (23 % des populations connues à ce moment-là) dans les Alpes-Maritimes et le Var entre 1960 et 1990.

Si la fragmentation des habitats en lien avec les nombreux aménagements du littoral méditerranéen fragilise beaucoup d'espèces animales comme végétales en limitant les échanges entre les populations, elle peut aussi favoriser d'autres espèces en augmentant les surfaces de lisières. Dans le cas de *Z. polyxena*, qui vole sur de très faibles distances, nous avons pu observer que les pontes sont moins concentrées sur le littoral que sur les taches plus restreintes d'*Aristolochia* de l'arrière-pays. Ce contraste soulève l'importance qu'il y a à maintenir l'unité et

l'intégrité des grandes pelouses littorales où le papillon ne va pas saturer sa ressource mais distribuer ses pontes sur un plus grand nombre de plantes, limitant ainsi les risques inhérents à un impact environnemental.

Dans l'arrière-pays, *Z. polyxena* peut coloniser des taches d'*Aristolochia* de taille restreinte. Il est donc fondamental de maintenir, voire de favoriser ces taches de plantes-hôtes, même dans des habitats éphémères et artificiels (digue, bords de fossés, de routes ou de train, friches...). En effet, elles pourraient permettre la persistance de *Z. polyxena* dans des habitats fragmentés (Čelik 2012) en remplissant le rôle de tremplin ou de ponts entre taches plus importantes lorsque les corridors sont limités aux éléments linéaires du paysage qui sont supposés faciliter la dispersion des imagos.

Il est généralement considéré que les espèces généralistes, avec une niche écologique large, supportent mieux la fragmentation des habitats que les espèces spécialistes en raison de leur capacité à se satisfaire de ressources trophiques diversifiées et de besoins en habitats plus larges (Steffan-Dewenter & Tschamtko 2000). Cependant, plusieurs études récentes montrent que la dégradation des habitats a un effet plus négatif que leur fragmentation sur les communautés de lépidoptères (Thomas *et al.* 2001 ; van Halder *et al.* 2015 ; Harmonis & Saud 2017 ; MacDonald *et al.* 2018). Au printemps, il semble fondamental d'éviter l'utilisation des fertilisants et des pesticides, de limiter le nombre de fauches et de ne pas gérer les bordures de champs par le feu ni le défrichage. Une gestion du milieu adaptée à la croissance et à la reproduction de la plante-hôte est un élément nécessaire de la gestion des habitats du papillon. La préservation de la population de la plante-hôte est fondamentale pour le papillon et l'identification d'un agencement spatial favorable des taches de plantes pour la ponte du papillon constitue aussi un élément clé pour la persistance locale des espèces du genre *Zerynthia*.

Enfin, les sites mixtes, où les *A. rotunda* et *A. pistolochia*, hôtes respectives de *Z. polyxena* et de *Z. rumina* se retrouvent en mélange ou en proximité étroite, présentent un intérêt fondamental pour la conservation des deux papillons. En effet, même si les échanges de plantes-hôtes sont rares, ils restent possibles et pourraient permettre à chacun des deux papillons de limiter les risques en cas de déclin dans l'abondance d'une des espèces de plante-hôte une année donnée.

Remerciements

Nous remercions ASF qui a financé cette étude (convention de coopération n° 093034), les Écologistes de l'Euzière, qui nous y ont initialement impliqués, et la Réserve naturelle nationale de l'Estagnol, le Conservatoire d'espace naturels Languedoc-Roussillon, le Conservatoire du littoral et la Tour du Valat qui nous ont gentiment permis d'accéder à leurs sites. Nous remercions aussi tout spécialement Françoise Lienhart qui nous a accompagnés à plusieurs reprises et fait découvrir le délicieux site du bois des Lens.

Bibliographie

- Baliteau, L. & Denise, C. (2008). Les Thaïs: la Proserpine et la Diane. Fiches insectes protégés. *Insectes* 149, 11-13.
- Baliteau, L., Deschamps, P., Denise, C. & Legal, L. (2013). Répartition et contribution à l'écologie des Papilionidae de l'Aveyron (Lepidoptera, Rhopalocera). *Lépidoptères – Revue des lépidoptéristes de France* 22(55), 54-70.
- Barka V. (2018). Natural historic distribution of *Aristolochia clematitis* L in Romanian southern Dobrogea, implications for conservation. *Proc. Rom. Acad. Series B* 20(1), 13-22.
- Batary, P., Orvossy, N., Korosi, A. & Peregovits, L. (2008). Egg distribution of the Southern Festoon (*Zerynthia polyxena*) (Lepidoptera, Papilionidae). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 54, 401-410.
- Bence, S. (2020). Atlas des papillons de jour et zygènes : Provence-Alpes-Côte d'Azur. Naturographe, Gap.
- Bernier, C. & Hentz, J.L. (2006). *Avis de recherche n° 4 : Diane, Proserpine et Aristoloches. Enquêtez sur deux papillons protégés et neuf plantes méditerranéennes*. Observatoire naturaliste des écosystèmes méditerranéens, Prades-le-Lez.
- Boireau, P. & Braconnot, S. (1995). Régression de *Zerynthia polyxena* dans le département des Alpes-Maritimes. *Riviera Scientifique*, 7-14.
- Bourgon, A. (2009). Contribution à l'étude de la répartition de *Zerynthia rumina* (Linnaeus, 1758), espèce en limite d'aire dans les Alpes-Maritimes (Lépidoptères Papilionidae). *Riviera scientifique* 92, 23-24.
- Braud, Y. (2012). Quelques observations notables de lépidoptères diurnes dans les régions Rhône-Alpes et Provence-Alpes-Côte d'Azur (Lep. Papilionidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Zygaenidae, Arctiidae). *Oreina* 17, 35-37.
- Camerini, G., Groppali, R. & Minerbi, T. (2018). Observations on the ecology of the endangered butterfly *Zerynthia cassandra* in a protected area of Northern Italy. *J. Insect. Conserv.* 22, 41-49. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0036-6>
- Carrière, J. (1987) Quelques considérations sur un biotope à *Zerynthia polyxena* (Schiffermüller & Denis, 1775) en zone littorale languedocienne (Lepidoptera Papilionidae). *Sciences Nat.* 53 : 1-12.
- Čelik, T. (2012). Adult demography, spatial distribution and movements of *Zerynthia polyxena* (Lepidoptera: Papilionidae) in a dense network of permanent habitats. *Eur. J. Entomol.* 109, 217-227.
- Chew, F.S. & Robbins, R.K. (1989). Egg-laying in butterflies. In: *The biology of butterflies*. (eds Ackery, P.R. & Vane-Wright, R.I.). Princeton University Press, Princeton, pp. 65-79.
- Cini, A., Bordoni, A., Ghisolfi, G., Lazzaro, L., Platania, L., Pasquali, L., Negroni, R., Benetello, F., Coppi, A., Zanichelli, F. & Dapporto, L. (2019) Host plant selection and differential survival on two *Aristolochia* L. species in an insular population of *Zerynthia cassandra*. *J. Insect Conserv.* 23(2), 239-246.
- Commerçon, R., Longieras, A. & Maurel, N. (2013). La Proserpine en Haute-Provence : un lycée agricole entreprend de restaurer l'habitat de cette espèce menacée. *Le Courrier de la nature* 274, 27-33.
- Dapporto, L. (2010). Speciation in Mediterranean refugia and post-glacial expansion of *Zerynthia polyxena* (Lepidoptera, Papilionidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 48, 229-237
- Demergès, D. (2002). *Le peuplement des lépidoptères de la Réserve naturelle de l'Estagnol*. OPIE, Montferrier-sur-Lez.
- Demergès, D. & Delvigne, A. (2009). La Diane (*Zerynthia polyxena* D. & S.) en Ariège. Un scoop ! (Lep. Papilionidae). *Oreina* 9, 12-13.
- Dennis, R.L.H. (1996). Oviposition in *Zerynthia cretica* (Rebel, 1904): loading on leaves, shoots and plant patches (Lepidoptera, Papilionidae). *Nota Lepidopterologica*, 18(1), 3-15.
- Dennis, R.L.H. (2004). Just how important are structural elements as habitat components? Indications from a declining lycaenid butterfly with priority conservation status. *Journal of Insect Conservation* 8, 37-45.
- Dozières, A., Varlacher, J. & Clément, Z. (2017). Papillons des jardins, des prairies et de champs. Guide de terrain pour les observatoires de sciences participatives. <https://www.sciences-participatives-au-jardin.org/pdf/Guide-papillons.pdf>
- Ehrlich, P.R. (1989). The structure and dynamics of butterfly populations. In: *The biology of butterflies* (eds Ackery, P.R. & Vane-Wright, R.I.). Princeton University Press, Princeton, pp. 25-40;
- Ghesini, S., Magagnoli, S. & Marini, M. (2019) Biology and conservation of *Zerynthia cassandra* (Lepidoptera, Papilionidae) in semi-natural environments and agricultural landscapes. *J. Insect Conserv.* 22, 151-161. doi: 10.1007/s10841-018-0049-9
- Harmonis, H. & Saud, O.R. (2017) Effects of habitat degradation and fragmentation on butterfly biodiversity in West Kotawaringin, Central Kalimantan, Indonesia. *Biodiversitas* 18(2), 500-506.
- Hentz, J.L. (2008). Les Aristoloches de Diane et Proserpine. *La Garance voyageuse* 83, 43-45.
- Hentz, J.L., Bernier, C. & Herry, C. (2010). *Compléments d'étude sur la Diane concernant le projet de doublement de la RD 61 dans le site Natura 2000 FR 9101408 « Étang de Mauguio », sur la commune de Marsillargues (34)*. Gard Nature, Beaucaire.
- Hentz, J.L., Bernier, C., Puissauve, R., Lebeau, E. & Hozelle, B. (2014). *La Diane Zerynthia polyxena à Pompignan (Gard). Étude de population 2008-2010*. Gard Nature, Beaucaire.
- Janz, N. (2002) Evolutionary ecology of oviposition strategies. In: *Chemoecology of insect eggs and*

- egg deposition (eds Hilker, M. & Meiners, T.). Blackwell, Berlin, pp. 349-376.
- Jordano, D. & Gomariz, G. (1994). Variation in phenology and nutritional quality between host plants and its effect on larval performance in a specialist butterfly, *Zerynthia rumina*. *Entomol. Exp. Appl.* 71, 271-277.
- Lafranchis, T. (2000). *Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope, Mèze.
- Lafranchis, T., Jutzeler, D., Guilloson J.Y., Kan, P. & Kan B. (2014). *La vie des papillons : écologie, biologie et comportement des Ropalocères de France*. Diatheo, Paris.
- MacDonald, Z.G., Anderson, I.D., Acorn, J.H. & Nielsen, S.E. (2018). Decoupling habitat fragmentation from habitat loss: butterfly species mobility obscures fragmentation effects in a naturally fragmented landscape of lake islands. *Oecologia* 186, 11-27.
- Nazari, V. & Carbonell, F. (2006). *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermueller, 1775). Version 07 July 2006 (under construction). http://tolweb.org/Zerynthia_polyxena.
- Ochoa-Hueso, R., Ranea, D.D.L.P. & Viejo, J.L. (2014). Comparison of trends in habitat and resource selection by the Spanish Festoon, *Zerynthia rumina*, and the whole butterfly community in a semi-arid Mediterranean ecosystem. *J. Insect Sci.* 14(51).
- Örvössy, N., Körösi, A., Batáry, P., Vozár, A. & Peregovits, L. (2014). Habitat requirements of the protected Southern Festoon (*Zerynthia polyxena*); adult, egg and larval distribution in a highly degraded habitat complex. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 60(4), 371-387.
- Örvössy, N., Körösi, A., Vozar, A., Batary, P. & Peregovits, L. (2005). Microhabitat preference of the Southern Festoon (*Zerynthia polyxena*). In: *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe* (eds Kühn, E., Feldmann, R., Thomas, J.A. & Settele, J.). Pensoft Publishers, Sofia, pp. 24.
- Puissauve, R. (2009). *La Diane (Zerynthia polyxena) [Lepidoptera, Papilionidae] et son habitat dans la plaine de Pompignan (France, Gard), définition d'un protocole d'étude*. MASTER 1 IEGB, Montpellier.
- R Development Core Team 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rausher, M.D. (1979). Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology* 60, 503-511.
- Rausher, M.D. (1983). Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host plant density. *Ecology* 64, 1028-1034.
- Singer, M. (1989). Butterfly-hostplant relationships: host quality, adult choice and larval success. In: *The biology of butterflies*. (eds Ackery, P.R. & Vane-Wright, R.I.). Princeton University Press, Princeton, pp. 81-88.
- Slancarova, J., Vrba, P., Platek, M., Platek, M., Zapletal, M., Spitzer, L. & Konvicka, M. (2015). Co-occurrence of three *Aristolochia*-feeding Papilionids (*Archon apollinus*, *Zerynthia polyxena* and *Zerynthia cerisy*) in Greek Thrace. *J. Nat. Hist.* 49, 1825-1848. doi: 10.1080/00222933.2015.1006281
- Stefanescu, C. (2005). The Spanish Festoon *Zerynthia rumina*, a burst of spring colour. *Cynthia, Bull. Catalan Butterfly Monitoring Scheme* 5, 6-7.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2000). Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Lett.* 3, 449-456. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2000.00175.x>.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., et al. (2001). The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *P. Roy. Soc. B-Biological Science* 268, 1791-1796.
- Tison, J.M., Jauzein, P. & Michaud, H. (2014). *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publications, Turriers.
- Van Halder, I., Barnagaud, J.Y., Jactel, H. & Barbaro, L. (2015) Woodland habitat quality prevails over fragmentation for shaping butterfly diversity in deciduous forest remnants. *For. Ecol. Manag.* 357, 171-180.
- Van Swaay, C., Warren, M., & Loï, G. (2006). Biotope use and trends of European butterflies. *J. Insect Conserv.* 10, 189-209.
- Van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Lopez Munguira, M., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M. & Wynhof, I. (2010). *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Vovlas, A., Balletto, E., Altini, E., Clemente, D. & Bonelli, S. (2014). Mobility and oviposition site-selection in *Zerynthia cassandra* (Lepidoptera, Papilionidae): implications for its conservation. *J. Insect Conserv.* 18, 587-597.