

BIŁAN DE 30 ANS D'ÉTUDES SCIENTIFIQUES DANS LE MARAIS DE LAVOURS

(1984-2014)



Travaux scientifiques réalisés et ouvrage publié avec les soutiens de :

Ministère de l'Écologie, du
Développement durable et de
l'Énergie



Région Rhône-Alpes

Rhône-Alpes Région

L'Ain, Conseil Général

L'ain
Conseil général

Union européenne



Leader
Programme européen de
développement rural



Compagnie Nationale du Rhône



Syndicat Mixte Pays du
Bugey



Entente Interdépartementale
Rhône-Alpes pour la
Démoustication



Les papillons du genre *Maculinea* : 20 ans d'études menées en biologie de la conservation dans la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours (Ain)

Yves Rozier et Cécile Guérin

Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours, 31 chemin des Prés de la Tour, 73310 Chindrieux - contact@reserve-lavours.com

Résumé. – Le marais de Lavours est l'un des derniers marais français à abriter les trois espèces de *Maculinea* inféodées aux zones humides. Deux d'entre elles, *M. teleius* (Bergsträsser, 1779) et *M. nausithous* (Bergsträsser, 1779), sont inscrites aux annexes II et IV de la Directive Habitats Faune-Flore et à l'annexe II de la convention de Berne. Elles sont, avec *M. alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775), strictement protégées en France. Différentes études ont été entreprises, depuis une vingtaine d'années, pour améliorer nos connaissances sur la biologie et le mode de vie particulièrement complexe de ces espèces myrmécophiles et dépendantes de plantes-hôtes spécifiques. L'objectif est de dégager des méthodes de gestion adaptées visant le maintien et le bon état de conservation des différents éléments du cycle : papillons, plantes et fourmis.

Mots-clés. – papillon, *Maculinea*, fourmi, *Myrmica*, gestion conservatoire, marais de Lavours.

Large blue butterflies : studies in conservation biology in the Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours (Ain, France)

Abstract. – The Lavours marsh is one of last French wetlands where the three *Maculinea* species live. Two of them *M. teleius* (Bergsträsser, 1779) and *M. nausithous* (Bergsträsser, 1779) are listed in appendix II and IV of the Habitats Directive and appendix II of the Bern Convention. They are with *M. alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) strictly protected in France. Various studies have been undertaken over the past twenty years to improve our knowledge of the biology and particularly complex lifestyle of these myrmecophilous species each dependent on a specific host plant. The objective is to identify adaptive management approaches for the preservation of the butterflies, plants and ants.

Key words. – butterfly, *Maculinea*, ants, *Myrmica*, conservation, Lavours marsh.

INTRODUCTION

Dans le passé, les activités traditionnelles pratiquées dans les milieux humides (exploitation de la tourbe ; fauche de la blache ; pâturage par les grands herbivores) occasionnaient une grande diversité de biotopes renfermant un important cortège d'espèces floristiques et faunistiques rares. Mais à la suite de l'abandon de ces activités et de modifications anthropiques – aménagement hydrauliques (endiguements, barrages), drainages, conversion en culture, etc. – on note des changements importants et progressifs des conditions hydrologiques et pédologiques de ces milieux entraînant la disparition des strates herbacées caractéristiques des zones humides et conduisant à une banalisation de la flore et la raréfaction de nombreuses espèces. Depuis une vingtaine d'années, des études sont menées pour mieux comprendre la biologie et les traits d'histoire de vie des papillons du genre *Maculinea* et de ses hôtes en vue d'appliquer une gestion conservatoire permettant leur maintien. Des suivis sont programmés chaque année afin de contrôler les fluctuations des effectifs suite aux différentes interventions effectuées sur la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours.

Une récente étude de phylogénie moléculaire sur l'ensemble des espèces eurasiatiques des genres *Maculinea* Van Eecke, 1915 et *Phengaris* Doherty, 1891 montre que l'ensemble des espèces forme un groupe monophylétique et que le genre *Phengaris* Doherty, 1891, décrit avant le genre *Maculinea* Van Eecke, 1915, doit être le taxon de référence pour ce groupe (FRIC *et al.*, 2007). Cependant, le changement de nom reste contesté (BALLETO *et al.*, 2010). Pour plus de clarté, nous garderons donc ici le nom de *Maculinea*.

LE CYCLE BIOLOGIQUE DES *MACULINEA*

Des cinq espèces européennes de *Maculinea*, trois sont inféodées aux zones humides : l'Azuré de la sanguisorbe (*Maculinea teleius*), l'Azuré des paluds (*M. nausithous*) et l'Azuré des mouillères (*M. alcon*).

Chaque été, les adultes de *Maculinea* volent durant trois à quatre semaines. En général, les premiers mâles sortent quelques jours avant les premières femelles. L'accouplement s'effectue après deux ou trois jours de vie chez les mâles et souvent aussitôt après l'éclosion chez la femelle.

Chaque espèce de *Maculinea* est associée à une espèce végétale sur laquelle les femelles pondent leurs œufs. Ceux-ci sont généralement déposés sur les fleurs ou boutons floraux. Suivant la température, les jeunes chenilles éclosent au bout de quatre à dix jours. Elles se nourrissent de la plante-hôte puis, après environ trois semaines, elles quittent les fleurs pour se laisser tomber au sol. Elles se cachent alors dans les anfractuosités du sol jusqu'à ce qu'elles soient trouvées, par hasard, par les fourmis. Dans la nature, lorsque la plante-hôte est trop éloignée de la fourmilière, la chenille a peu de chance d'être trouvée par une fourmi et meurt au bout de 24 heures environ (ELMES & THOMAS, 1987).

Les espèces de *Maculinea* sont associées aux fourmis du genre *Myrmica*. Si les chenilles ne sont pas adoptées par ces fourmis, elles sont considérées comme des proies. Elles sont tuées puis mangées. Par contre, si elles sont trouvées par leur hôte spécifique, elles sont emportées au nid où elles sont léchées et soignées durant les dix mois suivants. Elles seront tolérées grâce à la production de substances hydrocarbonées qu'elles fournissent aux fourmis. Une fois dans le nid, les chenilles sont nourries directement par les fourmis, à partir de régurgitations (trophallaxie) ou de nourriture solide. Il arrive toutefois que les chenilles dévorent également du couvain lorsque leur nombre dans la fourmilière est important et que les fourmis ne peuvent pas s'occuper de chacune d'elles.

Vers la fin de l'été, les températures baissent et les phénomènes métaboliques ralentissent dans la fourmilière. Les larves des fourmis cessent leur croissance et entrent en diapause. Pendant l'hiver, les chenilles arrêtent aussi leur alimentation ; elles consomment lentement les réserves de graisses accumulées pendant leur première période de croissance et perdent jusqu'à 50 % de leur poids (THOMAS & WARDLAW, 1992). Elles reprennent leur activité en même temps que les fourmis, au printemps, lorsque les températures remontent. Au début de l'été suivant, dans le nid, à quelques centimètres sous la surface du sol, les chenilles se transforment en chrysalides pour se métamorphoser quelques semaines plus tard. Les papillons sortent rapidement des fourmilières sinon, n'étant pas protégés comme l'étaient leurs chenilles, ils finiraient par être tués par les fourmis. Une fois à l'extérieur, après avoir déployé et laissé durcir leurs ailes, ils partent à la recherche du partenaire de sexe opposé pour perpétuer le cycle (Figure 1).

Une telle faculté de s'associer avec les fourmis, appelée myrmécophilie, permet essentiellement aux papillons de se protéger des prédateurs et des parasitoïdes. Chez les *Maculinea*, l'association étant obligatoire, les plantes-hôtes et les fourmilières-hôtes doivent se développer à proximité les unes des autres et exigent donc des milieux aux conditions bien spécifiques. Certains auteurs considèrent ce cycle de vie comme étant le plus spécialisé observé chez l'ensemble des papillons (THOMAS *et al.*, 1989). La biologie particulière de ces Lycaenidae les inféode par conséquent fortement à leur milieu, ce qui en fait des lépidoptères parmi les plus menacés d'Europe.

La plante-hôte de *Maculinea teleius* et *M. nausithous* est la sanguisorbe (*Sanguisorba officinalis*), tandis que celle de *M. alcon* est la gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*). Dans les années 1980, les différents travaux publiés tendaient à démontrer que chaque espèce de *Maculinea* était associée préférentiellement à une espèce de fourmi-hôte (THOMAS *et al.*, 1989). Ainsi, il était décrit que la fourmi-hôte de *M. teleius* était principalement *Myrmica scabrinodis* alors que celle de *M. nausithous* était *M. rubra*. Concernant *M. alcon*, il était admis que sa fourmi-hôte pouvait être différente selon le secteur biogéographique du papillon. En France, son hôte principal semblait être *Myrmica scabrinodis* (ELMES *et al.*, 1998) mais une confirmation au niveau de la région Rhône-Alpes devait être envisagée.



Figure 1. Tirée de Darinot *et al.* (2003).

LE CONTEXTE

L'extinction locale des papillons résulte essentiellement de la modification de leur habitat même si d'autres facteurs tels que les collectionneurs, les insecticides, les problèmes génétiques, la pollution de l'air, les conditions climatiques exceptionnelles, voire les intrusions d'espèces exotiques prédatrices ou porteuses de pathogènes et de parasites, peuvent y contribuer (PYLE *et al.*, 1981 ; FEBER & SMITH, 1995). Certaines espèces sont même extrêmement sensibles aux modifications de l'habitat car elles dépendent non pas d'un seul hôte mais de plusieurs. C'est donc le cas du genre *Maculinea* qui a un cycle de vie complexe puisque dépendant de deux hôtes différents. Malgré la présence en densités favorables des plantes-hôtes, de nombreuses populations de *Maculinea* ont disparu (THOMAS, 1980). Le deuxième hôte, la fourmi indispensable au développement du papillon, était peu ou mal connu. Pendant longtemps, on observa le déclin des papillons sans en connaître les causes. Il a fallu mieux connaître la biologie du papillon, beaucoup plus spécialisé que ce que l'on supposait pour permettre de nouvelles explications et prendre des mesures de conservation efficaces. Un grand nombre d'espèces de papillons de la famille des Lycaenidae sont myrmécophiles (FIEDLER, 1995) et la diversité des besoins (en particulier les plantes-hôtes pour la nourriture et la ponte, les fourmis-hôtes pour le développement des chenilles) détermine si l'habitat est convenable ou non. Dès

lors, il semble acquis que la conservation des espèces en voie de disparition ne peut se faire sans une bonne gestion de leur environnement. Cela passe par une connaissance approfondie de la biologie des populations des différentes espèces de *Maculinea* et de leurs hôtes mais aussi des habitats. Le maintien des papillons dépendra non seulement d'une densité appropriée des hôtes mais également de leur répartition spatiale. Les chances de survie des chenilles seront accrues si les plantes croissent dans les zones de prospection des fourmis.

C'est dans ce contexte qu'un suivi des différentes espèces du cycle a été initié en 1994 afin de développer des méthodes de gestion conservatoire impliquant alors les deux espèces connues de *Maculinea* sur la réserve naturelle : *M. teleius* et *M. nausithous*. L'objectif était de mettre en place des protocoles expérimentaux et de suivi précis afin de déterminer les meilleures stratégies de gestion permettant le maintien de ces espèces en voie de disparition. Dès 1998, la découverte dans les communaux de Ceyzérieu de pontes sur les gentianes puis d'adultes de *M. alcon* (ROZIER, 1998) a poussé à intégrer cette espèce dans le suivi (étude de la phénologie de la plante-hôte dans les différentes stations, comptage hebdomadaire des gentianes le long des transects et comptage du nombre d'œufs sur un échantillon représentatif de pieds de gentianes) et à déterminer l'espèce de fourmi-hôte qui lui est préférentiellement associée pour orienter les modes de gestion en conséquence. Cette détermination est réalisée en 2001 avec la mise en place de fourmilières artificielles, en laboratoire, contenant deux espèces différentes de *Myrmica* et dans lesquelles on introduit quelques chenilles.

DESCRIPTION DES STATIONS D'ÉTUDE ET ÉVOLUTION AU COURS DU TEMPS

- Historiquement, en 1994, cinq stations font l'objet d'un suivi (Figure 2) :
- la station 1 est soumise à un pâturage extensif par des bovins Highland Cattle ;
 - la station 2 est, au début du suivi, composée d'une mosaïque de milieux ouverts à végétation herbacée et de milieux plus fermés à la suite du développement des ligneux. Le transect *Ceyzérieu*, initialement d'une longueur totale de 1 000 m est, quelques années plus tard, ramené à une longueur d'environ 200 m ;
 - la station 3 est entretenue par une fauche régulière. Le transect *Béon 1* mesure dans un premier temps 100 m puis, dans un second temps, 200 m ;
 - dans la station 4, une fauche régulière limite le développement du solidage sur les 500 m du transect *Culoz* ;
 - la station 5, située à l'est de la Réserve naturelle sud, est fauchée chaque année.

Depuis l'été 2004, les stations 1 et 5 ne font plus l'objet d'un suivi mais d'une surveillance de présence-absence des papillons.

À partir de 2009, la longueur des transects est réajustée (le transect de la station 2 est réduit à environ 1/5 de sa longueur initiale soit 208 m) et d'autres sont ajoutés (*Béon 2*, *Béon 3*, *Béon 4* et *Béon 5*) pour répondre à de nouveaux besoins (étude concernant la réponse des invertébrés à trois types de gestion différents : le brûlage dirigé, le pâturage et la fauche).

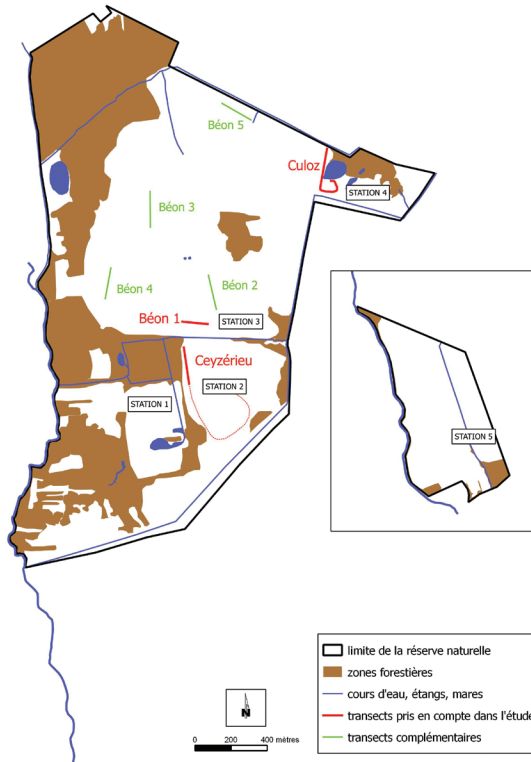


Figure 2. Carte de localisation des stations et des transects.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le comptage des papillons

Le comptage des adultes est réalisé suivant la méthode des transects qui permet de calculer des indices relatifs d'abondance. Il s'effectue sur un parcours précis, identique chaque année, afin de procéder à des comparaisons inter-annuelles et donc de déceler les changements temporels dans l'abondance des papillons (ROZIER, 1999).

Chaque transect est placé dans des sections de végétation homogène. Le long de chaque transect, on compte les papillons sur une bande d'une largeur définie (de 1999 à 2003, tous les papillons sont donc comptés le long des transects sur 5 mètres de part et d'autre du transect soit une distance raisonnable de perception de l'espèce). Il est possible de quitter la ligne de transect pour valider une détermination. Le transect doit être effectué à une vitesse constante d'environ 2 km/h. Il s'agit d'aller suffisamment doucement pour prendre le temps de compter correctement mais suffisamment vite pour ne pas trop se faire dépasser par des individus et limiter ainsi les risques de doubles comptages. Dans la pratique, il faut accélérer en terrain difficile (zone à touradons) et ralentir sur les parcours aisés (secteurs à végétation rase). De même, l'observateur doit veiller à ne pas accélérer sa vitesse lors des périodes de faible présence de rhopalocères. Bien que la détermination se fasse essentiellement à vue, certains individus nécessitent une capture temporaire afin de vérifier un critère. Les papillons capturés au filet sont généralement déterminés directement dans la poche du filet. L'observateur doit parfois courir après un individu pour le capturer. Dans ce cas, le transect est interrompu le temps de la détermination (qui doit être réduit au minimum) et repris à l'endroit précis de son interruption.

Cette technique ne conduit pas à une densité mais à un effectif d'animaux vus par unité de distance parcourue. Elle ne donne pas une réponse exacte sur le nombre d'individus de la population mais une base comparative d'un jour à l'autre ou d'une année à l'autre si le même protocole est conservé à chaque comptage. Les transects, situés aux mêmes endroits depuis 1999, sont parcourus durant la période de vol des *Maculinea* c'est-à-dire entre la mi-juillet et la fin du mois d'août. A partir de 2004, seuls sont comptés les papillons qui sont présents sur une distance de 2,5 m de part et d'autre de l'opérateur (soit une largeur de 5 m, et dans les 5 m devant l'observateur, Figure 3) mais le principe reste le même. L'observateur est libre de se déplacer dans la bande des 5 m. A partir de 2009, le protocole de suivi des papillons de jour mis en place par Réserves Naturelles de France (DEMERGES & BACHELARD, 2002 révisé par LANGLOIS & GILG, 2007) et compatible avec le STERF (Suivi Temporel des Espèces de Rhopalocères de France) (MANIL & HENRY, 2007) est appliqué. Certains transects sont conservés, d'autres modifiés et quelques-uns ajoutés. Les relevés sont alors espacés au maximum de 14 jours. Ce réajustement n'interfère pas sur l'objectif qui est de comparer les variations interannuelles des effectifs.

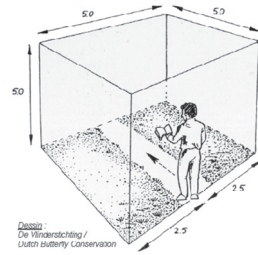


Figure 3. Surface de comptage des papillons.

Le comptage des plantes-hôtes et des fourmis-hôtes

Le comptage des sanguisorbes a été effectué sur des placettes de 25 m de long sur 2 m de large dans lesquelles toutes les plantes ont été recensées et cartographiées afin de déterminer la structure spatiale de la plante à grande échelle (ROZIER, 1999). Les fourmilières sont recherchées et cartographiées sur ces mêmes placettes afin d'étudier la répartition spatiale des hôtes entre eux.

Le comptage, le long des transects, du nombre de pieds de gentianes et du nombre d'œufs par gentiane n'est pas détaillé ici. Par contre, les gentianes ont fait l'objet d'une cartographie très récente à l'échelle de la réserve. Il ne s'agissait pas de dénombrer les pieds de gentianes mais d'avoir une vision plus précise de ses zones de présence.

La détermination des fourmis-hôtes de *M. alcon*

La détermination de l'espèce de *Myrmica*-hôte de *Maculinea alcon* a nécessité la fabrication de 30 fourmilières artificielles. Le nid est un bloc de plâtre coulé dans une boîte en plastique de deux litres. Sur la face supérieure, une alvéole est creusée et constitue la chambre dans laquelle s'installent les fourmis et le couvain c'est-à-dire les œufs, les larves et les nymphes. Cette chambre est recouverte d'une plaque en verre et d'un filtre de couleur rouge permettant l'observation tout en maintenant la chambre dans l'obscurité, les insectes étant moins sensibles à cette longueur d'onde (Figure 4).

Le moule est conçu de sorte qu'une partie de la boîte en plastique ne reçoive pas de plâtre. Cet espace sert plus tard de réservoir à eau pour maintenir le nid en plâtre constamment humide. La fourmilière est placée dans un bac dont les bords sont enduits d'une substance anti-adhésive (le Fluon) empêchant les fourmis de s'évader. Une rampe en polystyrène dur est ensuite confectionnée pour permettre aux fourmis de se déplacer de la chambre vers le bac et inversement. Les fourmis ont ainsi accès à la nourriture et à la boisson déposées à l'extérieur du nid, dans le bac.

Les nids doivent être alimentés en eau plusieurs semaines avant l'introduction des fourmis afin que le plâtre soit bien humide. Les fourmilières sont récupérées dans la nature à l'aide d'un grand couteau à lame souple. Elles sont ramenées au laboratoire dans de grands sacs plastiques puis dépiautées de façon à récupérer les ouvrières, les reines et le couvain. L'ensemble est déposé dans le bac et intègre progressivement la chambre, les fourmis recherchant l'endroit le plus humide.

Sur les trente nids ainsi confectionnés en 2001, quinze ont reçu des fourmis de l'espèce *Myrmica rubra* et quinze de l'espèce *M. scabrinodis*.

Parallèlement, un certain nombre de gentianes pneumonanthes ayant des œufs de *Maculinea alcon* sont cueillies et mises dans des vases contenant un conservateur pour maintenir leur état de fraîcheur le plus longtemps possible. Les vases sont placés dans un bac dont le fond est tapissé de papier filtre constamment imbibé d'eau pour que les chenilles qui tombent des fleurs ne se dessèchent pas. Chaque jour, les chenilles présentes dans le bac sont récupérées et déposées à l'extérieur des nids artificiels, sur le filtre rouge.

Le comptage des chenilles de *M. alcon* s'effectue au moins une semaine après l'introduction de la dernière chenille. Afin de faciliter le comptage, on immobilise les fourmis grâce à un anesthésiant. Le temps du comptage, on peut ainsi soulever la vitre qui recouvre la chambre, pour être certain de ne pas oublier de chenilles. L'anesthésiant est du CO₂ que l'on répand dans le bac que l'on a préalablement recouvert d'une vitre. Le comptage² est réalisé en matinée lorsque les fourmis sont peu actives et majoritairement rassemblées à l'intérieur du nid en plâtre.

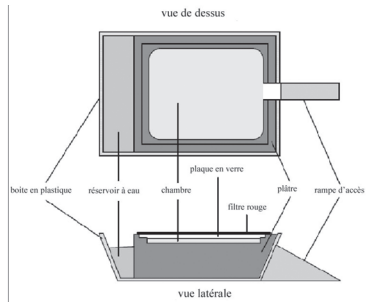


Figure 4. Vues d'un nid artificiel.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le comptage des papillons

Une bonne image des variations de l'abondance relative des *Maculinea* dans le temps (dynamique des populations) et dans l'espace (préférence des espèces pour certains milieux et/ou modes de gestion) ne peut être envisagée qu'après un grand nombre d'années de suivi (minimum dix ans). Pour cela, le protocole préconisé par RNF indique que l'analyse n'est robuste que si les passages se font à intervalles réguliers durant, au minimum, toute la période de vol des papillons. Or, ce protocole n'est appliqué que depuis 2009 dans la réserve. Nous n'avons donc pas encore le recul nécessaire pour une analyse fine des données mais des tendances peuvent être estimées. De même, afin de pouvoir comparer les transects, il faut que ceux-ci soient composés de sections ayant le même poids donc de même longueur. A la suite des ajustements de protocoles, nous n'avons pas l'information pour toutes les années. La longueur des sections peut avoir une très forte influence dans le calcul des indices d'abondance, notamment pour les espèces rares, et l'interprétation des indices peut être erronée si le nombre d'observations est faible.

Le nombre de contacts sur la longueur parcourue peut toutefois être calculé, sur la période 1999-2013, sur les trois transects (*Ceyzérieu*, *Béon 1* et *Culoz*) qui ont été régulièrement suivis et pouvant faire l'objet d'une étude sur les variations interannuelles.

Ces trois transects sont cumulés. Les résultats sont présentés, d'une part, pour *Maculinea nausithous* et, d'autre part, pour le complexe *M. teleius* et *M.alcon*. En effet, ces deux espèces sont morphologiquement très ressemblantes et leur différenciation est très délicate en vol et reste même difficile, pour certains individus, après capture au filet. N'ayant pas un degré de détermination suffisant certaines années, il a été choisi de regrouper ces deux espèces.

Sur les quinze années de relevés, il apparaît que, sur la réserve naturelle, la période de vol des *Maculinea* a lieu essentiellement durant les mois de juillet et août. 98 % des observations de *M. nausithous* sont même réalisées entre le 12 juillet et le 16 août tandis que 95 % des observations de *M. teleius* + *M.alcon* le sont durant cette courte période. Le pic d'activité maximum de *M. teleius* + *M.alcon* se situe autour du 24 juillet (Figure 5).

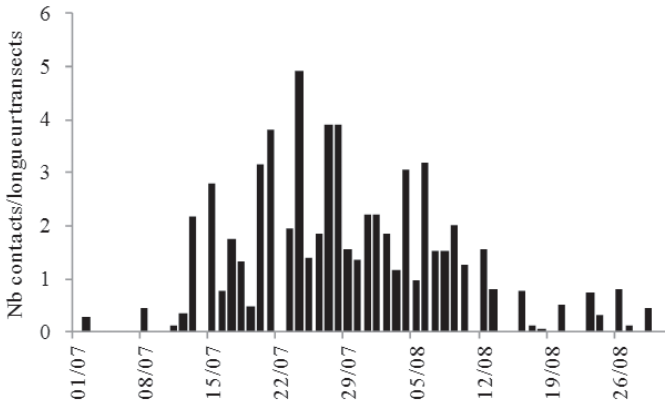


Figure 5. Phénologie de *M. teleius* + *M.alcon* sur la période 1999-2013.

Celui de *M. nausithous* est légèrement plus tardif et se trouve au début du mois d'août (Figure 6).

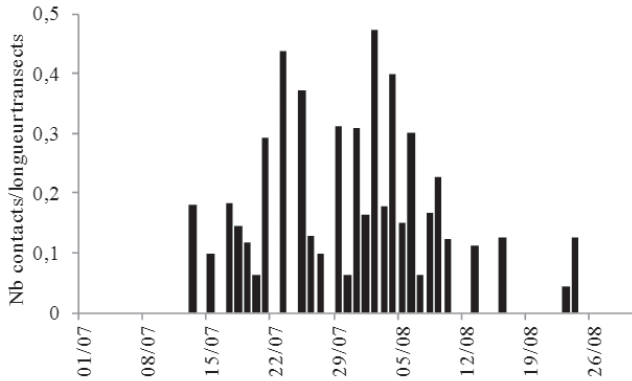


Figure 6. Phénologie de *M. nausithous* sur la période 1999-2013.

Pour chaque année, on peut calculer un indice d'abondance (IA) moyen. Concernant le groupe *M. teleius* + *M.alcon*, on constate que cet indice varie beaucoup sur le long terme avec notamment une période de plus faibles effectifs à partir de 2008 (Figure 7). Ceci peut s'expliquer en partie par le fait que le transect Ceyzérieu n'est, ces dernières

années, plus favorable aux papillons suite au développement du solidage et de la bourdaine et donc à la régression de la plante-hôte.

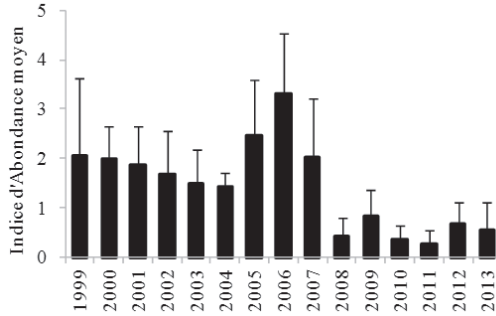


Figure 7. Évolution de l'indice moyen de *M. teleius* + *M. alcon*.

Il est également possible d'évaluer les tendances d'évolution des populations à partir du coefficient de corrélation entre les indices d'abondance annuels et les années de comptage. Il s'agit de comparer les résultats obtenus avec ceux d'une régression linéaire.

Le coefficient de corrélation ($r = -0,721$) indique que la tendance est significativement à la baisse ($p < 0,02$; Figure 8).

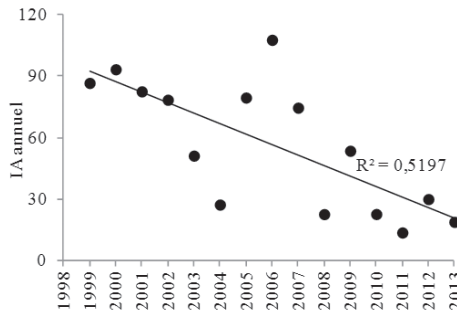


Figure 8. Évolution de l'IA annuel de *M. teleius* + *M. alcon*.

Le coefficient de corrélation ($r = -0,721$) indique que la tendance est significativement à la baisse ($p < 0,02$).

L'azuré des paluds reste assez peu observé le long des transects. Les effectifs sont variables au cours du temps (Figure 9).

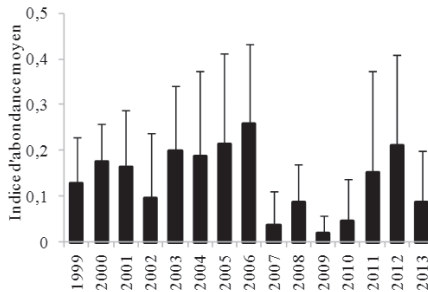


Figure 9. Évolution de l'indice moyen de *M. nausithous*.

Pour cette espèce, les IA annuels ne sont pas corrélés ($r = -0,158$) aux années de comptages (Figure 10). Du fait des faibles effectifs, nous ne pouvons pas conclure sur la dynamique de la population.

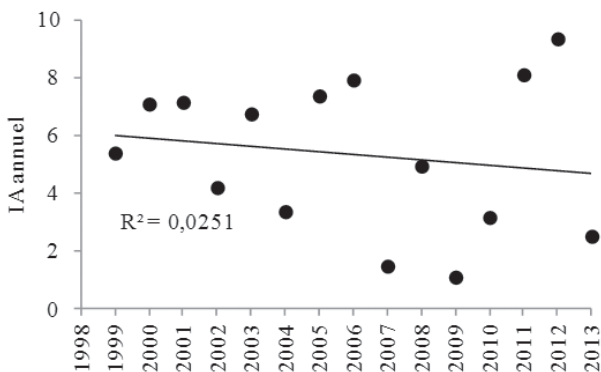


Figure 10. Évolution de l'IA annuel de *M. nausithous*.

Il faut rester prudent quant aux conclusions à tirer puisque le protocole a évolué durant toutes ces années de suivi (longueur de transects différentes, intervalles de passage variables d'une année sur l'autre...). Cette méthode d'analyse ne permet d'écarter les variations dues aux fluctuations naturelles des effectifs que si le même protocole est répété sur de longues années. Même si la démarche est sensiblement la même depuis 1999, la méthode n'est réellement standardisée que depuis cinq ans.

De plus, il n'est actuellement pas possible de déterminer si ces tendances observées sont dues à un effet de la gestion ou si elles sont le résultat de facteurs environnementaux plus larges (facteur climatique, dynamique générale de l'espèce en France ou en Europe...). Il faudra pour cela comparer nos tendances avec celles obtenues dans des réserves utilisant la même méthodologie (LANGLOIS & GILG, 2007). Cette méthode des transects montre toutefois ses limites lorsqu'elle est utilisée sur des sites de grandes superficies où les populations peuvent facilement se déplacer en fonction de l'évolution des habitats. Nous pouvons avoir une image biaisée des effectifs si le milieu traversé par le transect devient défavorable (comme cela a pu être le cas) aux papillons et que ceux-ci trouvent refuge sur des zones convenables proches. Il est toujours délicat de corréliser une action de gestion avec une variation d'effectifs, d'où l'importance de conserver des milieux hétérogènes et donc de gérer le milieu de manière à maintenir une structure en mosaïque.

Le suivi des plantes-hôtes

La sanguisorbe est présente, parfois en forte densité, sur l'ensemble des cariçaies et des moliniaies de la réserve naturelle. Un suivi pluriannuel sur quelques placettes a été réalisé (ROZIER, 1999) afin de déterminer comment réagit la plante aux actions de gestion. En effet, selon leur intensité, les perturbations du milieu par la fauche ou le pâturage jouent un rôle plus ou moins favorable sur la densité des plantes-hôtes. Il a été décrit, dans la réserve, que le pâturage entraîne une diminution progressive des pieds de sanguisorbes et de gentianes (MORAND *et al.*, 1994). Si la fauche semble, dans un premier temps, provoquer une augmentation de la densité des sanguisorbes, à long terme, la plante ne supporte ni l'exploitation intensive ni l'amendement de ses surfaces. Un fauchage régulier et pluriannuel se traduit par la diminution de la taille des plants, par

une diminution progressive du nombre de pousses florifères, puis par la disparition de la plante (THOMAS, 1984). A l'inverse, un embroussalement trop intense du milieu est également néfaste au développement de la plante.

Nous avons mis en évidence une fluctuation interannuelle de la densité en sanguisorbes (ROZIER, 1999). Cette densité au mètre carré a toutefois sans doute moins d'importance que la répartition spatiale des plantes. En effet, elles doivent être assez dispersées car si elles sont trop concentrées, les papillons risquent de pondre sur des plantes très proches les unes des autres et les chenilles seront recueillies par un trop petit nombre de fourmilières et mourront de faim après avoir épuisé les réserves du couvain (ELMES & THOMAS, 1987). A l'inverse, un nombre trop restreint de sanguisorbes peut entraîner un nombre de pontes trop élevé sur chaque plante et donc potentiellement vulnérables aux prédateurs et aux parasitoïdes. De plus, il y a également un risque de surexploitation des fourmis-hôtes. Outre ces cas extrêmes de densité, il est possible de trouver de fortes populations de *Maculinea* dans des sites où les fourmis sont abondantes et les plantes-hôtes rares à condition qu'elles soient correctement réparties (THOMAS *et al.*, 1991). La répartition spatiale des plantes par rapport aux fourmilières est primordiale et la densité plutôt secondaire.

Nous avons donc cartographié les sanguisorbes et les fourmilières dans trois placettes de cinquante mètres carrés. Nous n'avons pas décelé de corrélation entre le nombre de fourmilières et le nombre de sanguisorbes comptées dans des placettes de un mètre carré (Figure 11) (ROZIER, 1999). De la même façon, il n'y a pas de corrélation entre le nombre de sanguisorbes dans une placette et le nombre de fourmilières dont les ouvrières sont susceptibles de venir prospecter dans ladite placette. Cette corrélation reste nulle pour des tailles de placettes plus grandes. Toutefois, cette analyse n'a été effectuée que sur la station 1, le nombre de

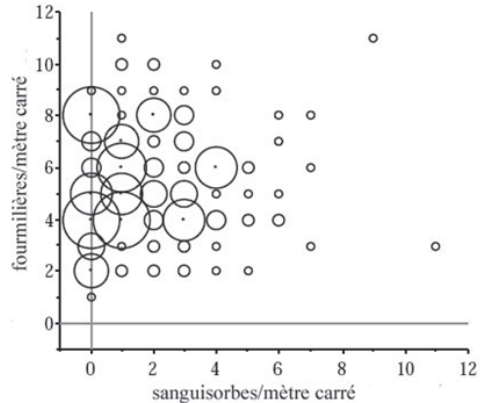


Figure 11. Corrélation du nombre de fourmilières et de sanguisorbes.

fourmilières total (épigés et endogés) étant difficile à estimer sur les autres stations. Sur cette station, le nombre de fourmilières détectées est suffisant et réparti de telle manière que les secteurs examinés sont entièrement prospectés par les ouvrières. Les sanguisorbes seront donc nécessairement à proximité d'un nid. Certains auteurs ont montré que les paramètres les plus sensibles pour la population de *Maculinea* sont : la densité des nids de fourmis, le nombre de papillons élevé par nid et la survie au parasitisme (HOCHBERG *et al.*, 1992). Les paramètres de sensibilité intermédiaire sont : le nombre d'œufs pondus par papillon, la survie des œufs et des chenilles sur les plantes et dans les nids et la surface à explorer par les fourmis pour rechercher les chenilles. Enfin, les paramètres les moins sensibles sont : le nombre de plantes par hectare et le nombre moyen de chenilles qu'une plante peut supporter. La densité des fourmilières-hôtes est donc le facteur le plus déterminant sur la plupart des sites tandis que la densité des plantes-hôtes ne limite pas la population des papillons.

Sur la réserve naturelle, contrairement aux sanguisorbes, les gentianes sont plus

localisées et souvent en moins fortes densités. La cartographie des zones de présence montre toutefois une bonne répartition de la plante (Figure 12) (PILLAUD, 2012). Cette espèce fleurit essentiellement à partir de la deuxième quinzaine du mois d'août sur la réserve naturelle. Les adultes de *Maculinea alcon* sont généralement déjà sortis et il est fréquent d'observer des pontes sur les gentianes en boutons voire encore en fleurs.

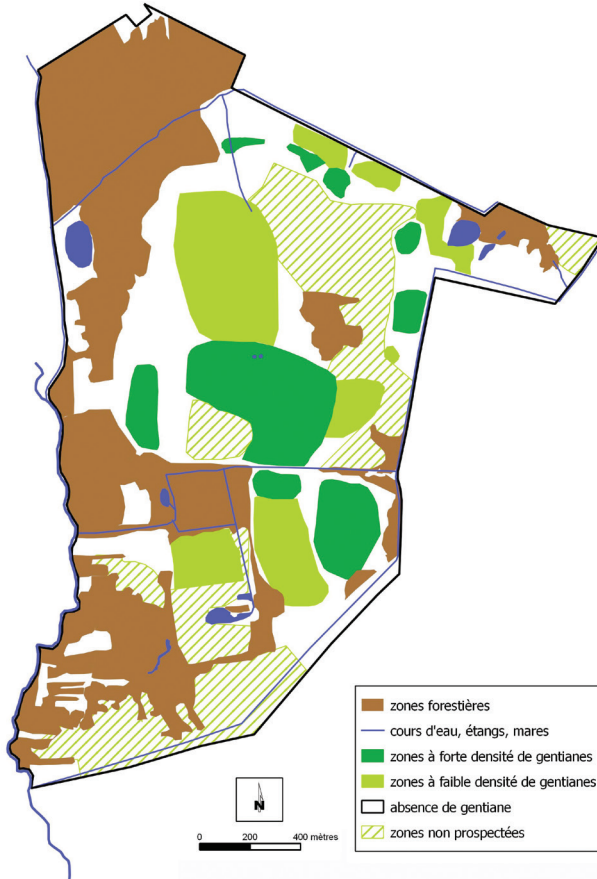


Figure 12. Répartition des gentianes dans la réserve nord.

La détermination des fourmis-hôtes de *M. alcon* en laboratoire

Les consignes de gestion pouvant être différentes selon les espèces de *Myrmica* à favoriser, il est apparu important de déterminer l'espèce principale fourmi-hôte de l'azuré des mouillères dans la réserve naturelle.

La récolte des chenilles

Les chenilles proviennent de pieds de gentianes pneumonanthes présentant de nombreux œufs de *Maculinea alcon* afin d'obtenir un nombre suffisant de larves. Sur un total de 791 œufs, nous avons récupéré, entre le 24 août et le 22 septembre, 518 chenilles soit 65 % d'éclosions. Il est probable que quelques chenilles aient quitté les gentianes avant le 24 août mais sans doute assez peu, les autres n'ont pu terminer leur développement.

La sortie des chenilles

Chaque jour, les chenilles sorties des gentianes et tombées dans le bac sont récoltées au pinceau. On note un pic de sorties des chenilles fin août puisqu'en 24 heures, près d'une cinquantaine de larves (n=47) sont récoltées le 31 août. On observe ensuite une lente décroissance du nombre de sorties puis un deuxième pic, plus faible, autour du 7-10 septembre puis de nouveau une décroissance (Figure 13).

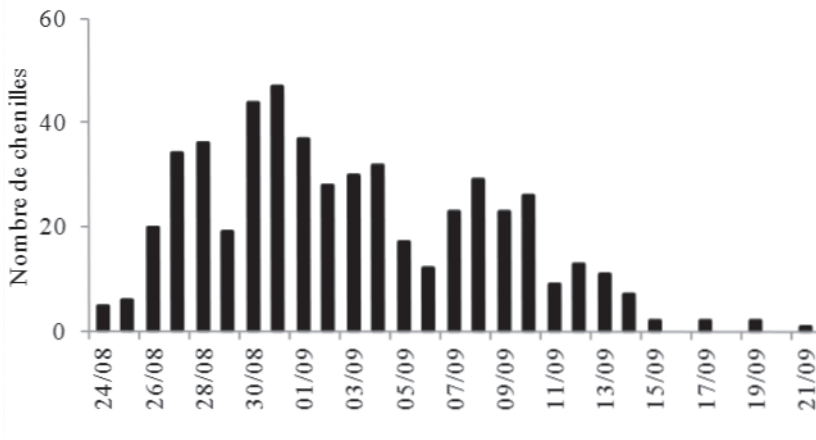


Figure 13. Nombre journalier de chenilles sortant des gentianes.

Le recrutement des chenilles par les fourmis

Onze chenilles sont déposées sur la vitre de chacune des fourmilières artificielles. On note alors le temps qu'il faut aux fourmis pour découvrir la chenille, le nombre d'ouvrières qui portent un intérêt à la chenille, le temps nécessaire à la récupération de la chenille (temps du cérémonial entre la découverte et la prise entre les mandibules) et le temps de retour au nid. Chez les deux espèces de fourmis, la découverte de la chenille est relativement rapide puisque dans plus de 90 % des cas, elle n'excède pas trois minutes. La période entre la découverte et la récupération de la chenille est un peu différente entre *M. rubra* et *M. scabrinodis* : 70 % des *M. rubra* saisissent la chenille après moins d'une minute (92 % après moins de trois minutes) alors que seulement une *M. scabrinodis* sur deux la prend en moins d'une minute (mais 89 % en moins de trois minutes). On note également que le temps de récupération maximum pour *M. rubra* est de huit minutes (huit observations supérieures à trois minutes, n=99) alors qu'il est de 65 minutes pour *M. scabrinodis* (quatre observations entre 10 et 20 minutes et trois observations entre 21 et 30 minutes, n=87).

Le nombre d'ouvrières attirées par la chenille est plus faible pour *M. rubra* ($2,64 \pm 0,52$, n=58) que pour *M. scabrinodis* ($3,30 \pm 0,53$, n=69).

Le délai entre le moment où la chenille est saisie par une ouvrière et l'entrée dans le nid est plus rapide chez *M. rubra* (94 % en moins de trois minutes, 100 % en moins d'un quart d'heure, n=47) que chez *M. scabrinodis* (82 % en moins de trois minutes, une jusqu'à 55 minutes, n=61).

Les durées des différentes étapes de récupération des larves (découverte, préhension et transport) sont parfois différentes entre les deux espèces de *Myrmica*. Dans le cas de *M. rubra*, la rapidité des actions et le comportement souvent « agressif » laissent penser que les fourmis considèrent les chenilles comme des proies. Dans le cas de *M. scabrinodis*,

le processus de recrutement parfois long et les différentes palpations pourraient signifier qu'il existe un « cérémonial » entre la chenille et les fourmis. Cependant, dans la plupart des cas, les différentes étapes de récupération des chenilles n'excèdent pas trois minutes même chez *M. scabrinodis*.

La survie des chenilles dans les nids

Trois semaines après l'introduction de la dernière chenille, on note le pourcentage de survie des onze chenilles dans chacun des nids artificiels contenant les deux espèces de *Myrmica*.

Aucune fourmilière de *M. rubra* n'offre une survie des onze chenilles introduites. Six nids, soit 40 %, n'ont même plus aucune chenille vivante. Sur les 165 chenilles introduites dans les nids de *M. rubra*, seulement 46 sont encore en vie après trois semaines soit 28 %.

Seul un nid de *M. scabrinodis* ne présente plus aucune chenille vivante. Dans plus de 90 % des nids, au moins 45 % des chenilles sont encore vivantes trois semaines après leur introduction. La survie des chenilles dans les nids de *M. scabrinodis* est donc nettement supérieure puisque 124 chenilles sur les 165 introduites, soit 75 %, sont encore vivantes trois semaines après l'introduction (Figure 14).

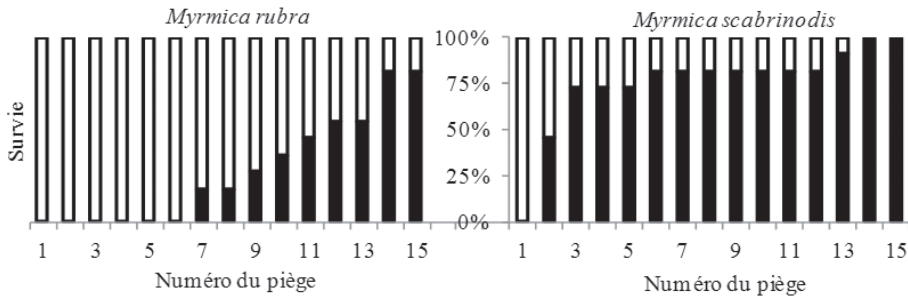


Figure 14. Survie des chenilles dans les fourmilières artificielles.

Il est donc très net que la survie des chenilles à l'intérieur des nids artificiels des deux espèces de *Myrmica* est différente. Un peu plus d'un quart des chenilles survit dans les nids de *M. rubra* alors que trois quarts d'entre elles survivent dans les nids de *M. scabrinodis*. Il existe une forte spécificité dans la relation entre *M. alcon* et *M. scabrinodis*. Les chenilles peuvent également survivre dans les nids de *M. rubra* mais avec un taux de réussite bien inférieur signifiant que la spécificité dans la relation est plus faible. On retrouve la même tendance dans l'ouest et le centre de la France où les biotopes à *M. alcon* hébergent, comme dans la réserve naturelle, essentiellement *M. scabrinodis* (ROJO DE LA PAZ, 2000 ; STOECKEL & MERCIER, 2001). Il semblerait qu'il existe une adaptation spécifique du papillon à la fourmi la plus abondante dans son biotope au niveau local. Ceci augmenterait considérablement la probabilité de récupération et de survie des chenilles par les fourmis. Il est même de plus en plus admis que ce soit le cas pour toutes les espèces de *Maculinea* et que, contrairement à ce qui était fréquemment avancé jusqu'à il y a une quinzaine d'années (ELMES *et al.*, 1998), aucune espèce ne soit dépendante d'une seule espèce de *Myrmica*. De récents travaux semblent confirmer cette plasticité (SIELEZNIOW & STANKIEWICZ, 2008 ; SIELEZNIOW *et al.*, 2010 ; WITEK *et al.*, 2010) dans la relation avec la fourmi-hôte.

CONCLUSION

Avec 64 espèces de lépidoptères rhopalocères recensées, la réserve naturelle présente une bonne richesse spécifique. On peut estimer qu'environ 80 % des espèces les plus fréquemment rencontrées sur les zones humides de la région Rhône-Alpes ont été repérées sur les différents milieux (boisements, ripisylves, prairies...) de la réserve naturelle. Toutefois, sur les zones typiques de marais (cariçaies, prairies à molinie ou à cladium...), 90 % des observations sont données par seulement une dizaine d'espèces. Ceci est assez caractéristique de ce type de milieux dans lesquels ce sont surtout les espèces de papillons qui ont développé des cycles de vie hautement spécialisés qui trouvent des conditions adéquates pour leur développement. Les transects sont donc volontairement placés sur des secteurs ouverts. Si la diversité spécifique est réduite (53 % de la totalité des espèces sont observées sur les sept transects de suivi lors de la période 2009-2013), plusieurs espèces présentant un fort intérêt patrimonial sont souvent rencontrées. Ainsi, les *Maculinea* contribuent à 45 % des observations sur les transects. La méthode des transects sert également à suivre les effectifs du fadet des tourbières, *Coenonympha oedippus*, autre espèce rare inféodée aux milieux humides. Ce sont donc les lépidoptères qui ont su s'adapter à ces milieux qui sont les plus abondants tandis que les espèces moins exigeantes se maintiennent surtout dans les zones fleuries, riches en ressources nectarifères pour les adultes.

On souligne donc l'importance de préserver les zones humides et son cortège spécifique de papillons. La conservation des espèces et de leurs habitats est un des défis posés par diverses instances politiques, économiques et culturelles. Toutefois, si l'idée de conservation des espèces est toujours au centre des débats, elle est souvent difficile à mettre en œuvre. Outre les problèmes politiques ou économiques, le gestionnaire se heurte à des problèmes purement biologiques qui ont été sans doute sous-estimés dans le passé. La difficulté du maintien d'une espèce est accrue lorsqu'elle a un cycle de vie complexe et qu'elle dépend de plusieurs hôtes. Ainsi, pour le système *Maculinea* - Plante-hôte - *Myrmica*, il existe de nombreuses interactions directes et indirectes entre les différents partenaires. La complexité de ces interactions est accentuée lorsqu'il existe plusieurs espèces de *Maculinea*. Gérer un habitat avec des objectifs multiples, et en partie contradictoires, devient rapidement complexe. C'est pourquoi même si la situation des *Maculinea*, comme sur de nombreux sites européens, reste précaire les actions de gestion menées dans la réserve naturelle permettent le maintien des trois espèces. La fauche des prairies à *Maculinea* est effectuée de manière précoce ou tardive, en dehors des périodes de vol des papillons et de développement des chenilles dans les plantes-hôtes. Le rythme des fauches est également important et doit concilier l'ouverture du milieu, pour favoriser le développement des plantes-hôtes, et une couverture herbacée pas trop rase, pour permettre l'installation de certaines *Myrmica*-hôtes (GUÉRIN & DARINOT, 2005). Outre la période et la fréquence des interventions, celles-ci ne sont réalisées que sur une partie de la surface totale afin de préserver des zones refuges pour les papillons et les fourmis. La tendance à la baisse des indices d'abondance observée n'est qu'une image d'une situation à un endroit donné et n'exprime pas une diminution inexorable des effectifs. La réserve naturelle est suffisamment vaste et la pratique d'une gestion raisonnée engendrant la création et/ou le maintien de milieux favorables va induire une occupation de l'espace des *Maculinea* qui va évoluer au cours du temps. À l'échelle de la région, seul un autre marais, au nord-est du département de l'Ain, héberge conjointement ces trois espèces.

La Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours joue donc un rôle essentiel dans la préservation et le maintien de ces azurés rares et emblématiques pour lesquels un plan national d'actions a récemment été rédigé (DUPONT, 2010).

Remerciements. – Nous remercions F. Darinot, A. Culat et tous les stagiaires pour leur participation aux suivis ainsi que A. Rojo de la Paz pour les plans ayant servi à la confection des fourmières artificielles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALLETTO E., BONELLI S., SETTELE J., THOMAS J.A., VEROVNIK R. & WAHLBERG N., 2010. Case 3508 : *Maculinea* Van Eecke, 1915 (Lepidoptera: Lycaenidae): proposed precedence over *Phengaris* Doherty, 1891. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 67 : 129-132.
- DARINOT F., ROZIER Y. & ROJO DE LA PAZ A., 2003. *Maculinea*, Menacé de disparition. *Espaces Naturels*, 4 : 29-31.
- DEMERGES D. & BACHELARD P., 2002. Proposition de mise en place d'une méthode de suivi des milieux ouverts par les Rhopalocères et Zygaenidae dans les réserves naturelles. *Réserves Naturelles de France*, 29 p.
- DUPONT P., 2010. *Plan national d'actions en faveur des Maculinea*. Office pour les insectes et leur environnement - Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 138 p.
- ELMES G.W. & THOMAS J.A., 1987. Le genre *Maculinea*. In *Les papillons de jours et leur biotope*. L.S.P.N., Bâle, 354-365.
- ELMES G.W., THOMAS J.A., WARDLAND J.C., HOCHBERG M.E., CLARKE R.T. & SIMCOW D.J., 1998. The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *J. Insect Conserv.*, 2: 67-78.
- FEBER R.E. & SMITH H., 1995. Butterfly conservation and arable farmland. In *Ecology and conservation of butterflies*, A.S. Pullin (ed.), Chapman and Hall, London: 84-97.
- FIEDLER K., 1995. Lycaenid butterflies and plants: is myrmecophily associated with particular hostplant preferences ? *Ethology Ecology & Evolution*, 7: 107-132.
- FRIC Z., WAHLBERG N., PECH P. & ZRZAVY J., 2007. Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology*, 32: 558-567.
- GUÉRIN C. & DARINOT F., 2005. *Les prairies humides à gentiane des marais et Maculinea*. Les cahiers techniques, CREN. 20 p.
- HOCHBERG M.E., THOMAS J.A. & ELMES G.W., 1992. A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *J. Insect Conserv.*, 61: 397-409.
- LANGLOIS D. & GILG O., 2007. *Méthode de suivi des milieux ouverts par les rhopalocères dans les Réserves Naturelles de France*. RNF, 33 p.
- MANIL L. & HENRY P.Y., 2007. *Suivi Temporel des Espèces de Rhopalocères de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 10 p.
- MORAND A., MAJCHRZAK Y., MANNEVILLE O. & BEFFY J.L., 1994. Papillons du genre *Maculinea* (Lycaenidae) et pastoralisme : aspects antagonistes d'une gestion conservatoire. *Ecologie*, 25 : 9-18.
- PILLAUD S., 2012. *Suivi des populations de l'Azuré des Mouillères, Maculinea alcon, et de sa plante-hôte, la gentiane pneumonanthe, dans la Réserve naturelle du Marais de Lavours*. Rapport stage, Univ. Paul Sabatier, Toulouse III, 18 p.
- PYLE R.M., BENTZIEN M. & OPLER P.A., 1981. Insect conservation. *Annual Rev. Entomol.*, 26: 233-258.
- ROJO DE LA PAZ A., 2000. Spécificité de la relation entre le papillon myrmécophile *Maculinea alcon* (Lepidoptera : Lycaenidae) et les fourmis du genre *Myrmica* (Hymenoptera : Formicidae) en Sarthe (France) : résultats préliminaires. *Actes des Colloques des Insectes Sociaux*, 13 : 151-155.
- ROZIER Y., 1998. Les *Maculinea* (Lepidoptera, Lycaenidae) des zones humides : l'exemple de la Réserve naturelle du Marais de Lavours (Ain, France). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 67 (10) : 291-294.
- ROZIER Y., 1999. *Contribution à l'étude de la biologie de la conservation de Maculinea sp. (Lepidoptera, Lycaenidae) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône*. Univ. Claude Bernard Lyon I, Thèse Doct., 231 p.
- SIELEZNIOW M., DZIKANSKA I. & STANKIEWICZ-FIEDUREK A.M., 2010. Multiple host-ant use by the predatory social parasite *Phengaris* (= *Maculinea*) *arion* (Lepidoptera, Lycaenidae). *J. Insect Conserv.*, 14: 141-149.
- SIELEZNIOW M. & STANKIEWICZ A.M., 2008. *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae) not necessary for the survival of *Phengaris (Maculinea) arion* (Lepidoptera: Lycaenidae) in eastern Poland: Lower host-ant specificity or evidence for geographical variation of an endangered social parasite ? *Europ. J. Entom.*, 105: 637-641.

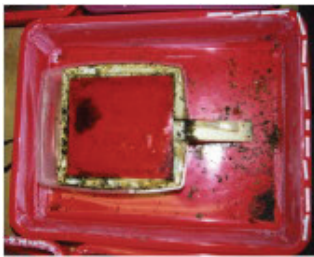
- STOECKEL S. & MERCIER J.-L., 2001. *Maculineaalcon* (Lepidoptera, Lycaenidae) en Brenne : analyse des relations entre la plante-hôte *Gentiana pneumonanthe* et la fourmi-hôte *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae). *Symbioses*, 4 : 11-17.
- THOMAS J.A., 1980. Why did the large blue become extinct in Britain? *Oryx*, 15: 243-247.
- THOMAS J.A., 1984. The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *Maculinea teleius* (the scarce large blue) in France. *Biology Conservation*, 28: 325-347.
- THOMAS J.A., ELMES G.W., WARDLAW J.C. & WOYCIECHOWSKY M., 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, 79: 452-457.
- THOMAS J.A., MUNGUIRA M.L., MARTIN J. & ELMES G.W., 1991. Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily ? *Biological J. Linn. Soc.*, 44: 175-184.
- THOMAS J.A. & WARDLAW J.C., 1992. The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia*, 91: 101-109.
- WITEK M., NOWICKI P., ŚLIWINSKA E. B., SKORKA P., SETTELE J., SCHÖNRÖGGE K. & WOYCIECHOWSKI M., 2010. Local host ant specificity of *Phengaris (Maculinea) teleius* butterfly, an obligatory social parasite of *Myrmica* ants. *Ecological Entomology*, 35: 557-564.



Maculinea nausithous sur sa plante-hôte



Maculineaalcon sur *Gentiana pneumonanthe*



Fourmière artificielle de *Myrmica*



Maculinea teleius sur *Sanguisorba officinalis*



*Chenille de *M.alcon* soignée par les fourmis



*Chenille de *M.alcon* dévorant le couvain de *Myrmica*

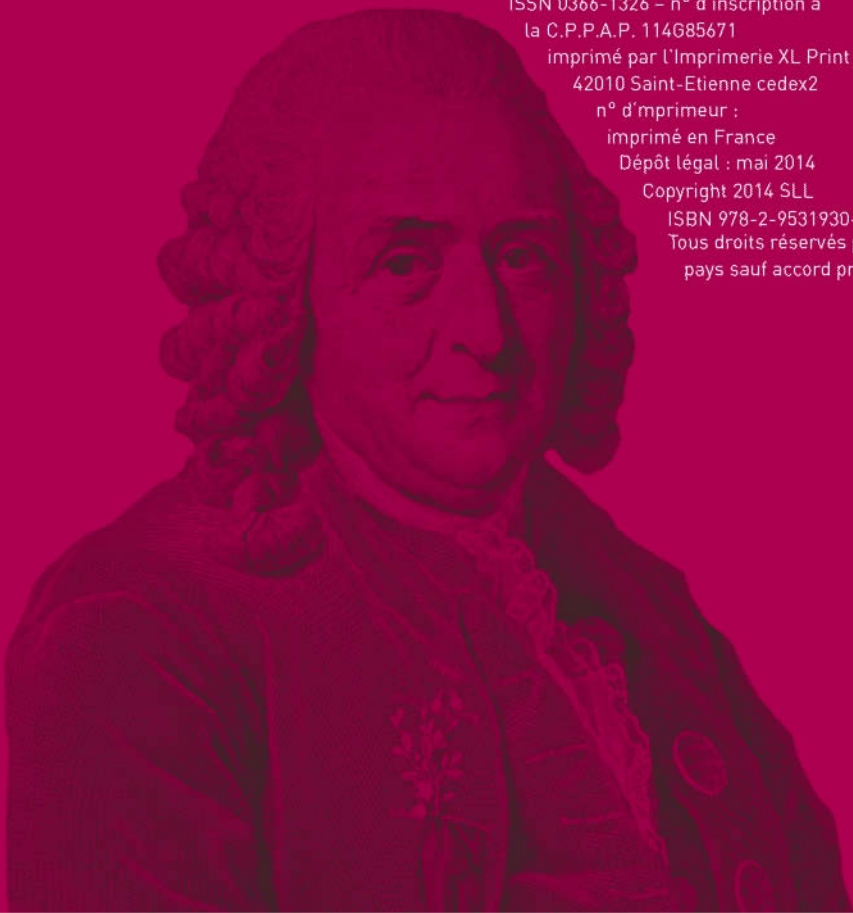
Qu'il me soit permis de rendre hommage aux fondateurs de la réserve naturelle, qui ont tant œuvré pour la protection du marais de Lavours et le développement des recherches scientifiques sur cet écosystème exceptionnel : Guy Pautou, Raymond Gruffaz, Emmanuel Boutefeu, Philippe Lebreton, Guy Ain, Hubert Tournier. Ce bulletin scientifique de la Société linnéenne de Lyon leur est dédié.

F. DARINOT, mars 2014.

Bastien Rouzier : photographies de la couverture et des p. 4 et 271
Cécile Guérin et Fabrice Darinot : infographie

Pour citer cet ouvrage :

DARINOT Fabrice, coordinateur. Bilan de 30 ans d'études scientifiques dans le marais de LAVOURS (1984-2014). *Bull. Soc. linn. Lyon, hors-série n°3, 2014.*



ISSN 0366-1326 – n° d'inscription à
la C.P.A.P. 114685671
imprimé par L'Imprimerie XL Print
42010 Saint-Etienne cedex2
n° d'imprimeur :

imprimé en France

Dépôt légal : mai 2014

Copyright 2014 SLL

ISBN 978-2-9531930-8-4

Tous droits réservés pour tous
pays sauf accord préalable



Réserve Naturelle
MARAIS DE LAVOURS

