

Nouveaux points de vue sur la position taxonomique des cinq populations insulaires du complexe d'*Hipparchia wyssii* CHRIST (1889) se basant sur la connaissance de leurs états pré-imaginaux (*Lepidoptera* : *Nymphalidae*, *Satyrinae*)

par David JUTZELER ⁽¹⁾, Peter RUSSELL ⁽²⁾ et Guido VOLPE ⁽³⁾

Summary

The morphological features of all the pre-imaginal stages of the five populations of the *wyssii* complex, being indigenous to the Canary Islands of Tenerife, Gran Canaria, La Gomera, El Hierro and La Palma, are compared for the first time, with the aim of reassessing their taxonomic rank. KUDRNA (1977) and RUSSELL & TENNENT (2005) failed to provide a satisfactory answer because their studies were based mainly on wing morphology and male genitalia, both of which showed considerable variation between individuals within each island population. WIEMERS (1991) was the first person who raised four of the five *wyssii* populations to species rank. His conclusion appeared to be somewhat speculative because of his examination of only small numbers of ova and larvae. In contrast, this study presents the results of rearing many ova simultaneously from each of the five island populations through to imago. Surprisingly the pre-imaginal stages of all the five taxa differ markedly from one another, suggesting that they could be regarded as separate species. Descriptions of the insular habitats, a survey of the taxonomic position of the *wyssii* group since its first mention in 1838 and the difficulties encountered in procuring the livestock are included. Some larvae from four different populations produced imagines between October 2003 and January 2004, representing a partial second generation ; this unusual phenomenon is discussed.

Résumé

Les caractères morphologiques de tous les états pré-imaginaux des cinq populations du groupe d'*H. wyssii*, endémiques de cinq des îles canariennes – Tenerife, Gran Canaria, La Gomera, Hierro et La Palma – sont comparés dans le but d'apprécier à nouveau leur rang taxonomique. Ni KUDRNA (1977) ni RUSSELL & TENNENT (2005) n'avaient réussi à fournir une réponse satisfaisante à cette question en examinant principalement les caractères alaires et les armatures génitales ♂♂, les deux présentant une variation considérable parmi les individus de chacune des populations insulaires. WIEMERS (1991) a été le premier à élever quatre des cinq populations du groupe *wyssii* au rang d'espèce. En se basant sur l'étude de très peu d'œufs et de jeunes chenilles de ces taxons, cette conclusion paraît quelque peu spéculative. Par contre, pour le travail actuel, des élevages simultanés à partir de nombreux œufs de chacune des cinq populations insulaires ont été menés à bien jusqu'à l'obtention des imagos. Il était frappant de constater des différences aussi marquées entre les états pré-imaginaux de ces cinq taxons, fait suggérant que chacun d'eux représente une entité

spécifique distincte. L'étude actuelle a été complétée par les descriptions des habitats insulaires, elle donne une vue générale de la position taxonomique du groupe de *wyssii* depuis sa première mention en 1838 et elle relate les difficultés rencontrées à se procurer des imagos. Plusieurs chenilles de quatre populations différentes ont donné des imagos d'octobre 2003 à janvier 2004, ce qui correspond à une seconde génération partielle. Ce phénomène particulier est discuté.

Riassunto

I caratteri morfologici di tutti gli stadi preimaginali delle cinque popolazioni del gruppo *H. wyssii*, endemiche delle Isole Canarie : Tenerife, Gran Canaria, La Gomera, El Hierro, La Palma, sono stati messi a confronto con lo scopo di fare una nuova valutazione del loro rango tassonomico. KUDRNA (1972) e RUSSELL & TENNENT (2005) non sono riusciti a fornire una risposta soddisfacente perché i loro studi si sono basati principalmente sulla morfologia alare e sui genitali maschili, entrambi mostrano una variazione considerevole tra individui della popolazione della stessa isola. WIEMERS (1991) fu il primo a elevare quattro delle cinque popolazioni del gruppo *wyssii* al rango di specie. La sua conclusione è apparsa essere piuttosto speculativa perché si basa sull'esame solo di poche quantità di uova e larve. Al contrario, questo studio presenta i risultati di molti allevamenti di uova fatti simultaneamente attraverso immagini di ciascuna popolazione provenienti dalle cinque isole. Sorprendentemente, gli stadi preimaginali di tutti i cinque taxa differiscono notevolmente gli uni dagli altri, suggerendo che ciascuno rappresenta una entità specifica distinta. Lo studio attuale è stato completato con le descrizioni degli habitat, con l'esame generale della posizione tassonomica del gruppo *wyssii* a partire dalla prima menzione nel 1838 e delle difficoltà incontrate nell'acquisire il materiale. Alcune larve di quattro popolazioni differenti hanno prodotto imagini da ottobre 2003 a gennaio 2004, ciò corrisponde a una seconda parziale generazione ; questo particolare fenomeno viene discusso.

(1) D.J., Rainstrasse 4, CH-8307 Effretikon : texte excepté certains chapitres de P.R., élevages, photographies, mise-en-page, rédaction, "Zusammenfassung".

(2) P.R., Oakmeadow, Wessex Avenue, East Wittering, West Sussex, PO20 8NP, G.B. : conception, matériel d'élevage, chapitres «descriptions des îles» et «obtention du matériel», photographies, bibliographie, «summary».

(3) G.V., Viale delle Mimose, Torre Orientale 1, I-81030 Castel Volturno (Caserta) : préparations et photographies des genitalia, "riassunto".

Zusammenfassung

Erstmals werden die morphologischen Merkmale sämtlicher Präimaginalstadien der auf den fünf kanarischen Inseln Teneriffa, Gran Canaria, La Gomera, El Hierro und La Palma beheimateten Populationen des *wyssii*-Komplexes miteinander verglichen, mit dem Ziel einer Neubewertung ihres taxonomischen Rangs. KUDRNA (1977) und RUSSELL & TENNENT (2005) konnten auf diese Fragestellung keine befriedigende Antwort finden, weil sie ihre Studien hauptsächlich auf Merkmalen der Flügel und der männlichen Genitalien aufgebaut hatten, die in beiden Fällen innerhalb jeder Inselpopulation individuell beträchtlich variieren. WIEMERS (1991) erhob als erster vier der fünf *wyssii*-Populationen in Artrang. Dieser Befund erscheint etwas spekulativ, weil er auf nur wenigen untersuchten Eiern und Jungraupen der betreffenden Populationen beruht. Im Gegensatz dazu wurden für die vorliegende Studie zahlreiche Eier aller fünf Inselpopulationen gleichzeitig bis zum Falter gezüchtet. Es war verblüffend zu sehen, dass sich ihre Präimaginalstadien so deutlich von einander unterscheiden, dass man geneigt ist, in ihnen Arten zu sehen. Beigefügt werden Beschreibungen der Inselhabitats, ein Überblick über die taxonomische Stellung der *wyssii*-Gruppe seit ihrer erstmaligen Erwähnung im Jahr 1838 und es wird über die Schwierigkeiten der Zuchtmaterialbeschaffung berichtet. Einige der Raupen von vier verschiedenen Populationen ergaben den Falter bereits zwischen Oktober und Januar, was einer partiellen zweiten Generation entspricht. Diese aussergewöhnliche Erscheinung wird diskutiert.

Resumen

Los caracteres morfológicos de todas las fases preimaginales de las cinco poblaciones del complejo *H. wyssii*, endémico de las islas Canarias (Tenerife, Gran Canaria, La Gomera, El Hierro y La Palma) son comparadas con el propósito de reconsiderar su nivel taxonómico. Ni KUDRNA (1977) ni RUSSELL & TENNENT (2005) han proporcionado respuestas satisfactoria a este problema empleando caracteres alares y del andropigio, ya que ambos presentan considerable variación individual en las poblaciones de cada isla. WIEMERS (1991) fue el primero en elevar a rango específico cuatro de las cinco poblaciones de *H. wyssii*; sus conclusiones parecen algo especulativas, dado que se apoyan en un pequeño número de ejemplares y larvas de los primeros estadios. Por el contrario, el presente estudio se basa en un elevado número de huevos de cada una de las cinco poblaciones insulares, que fueron criados simultáneamente hasta la fase de imago. Sorprendentemente, se encontraron diferencias marcadas entre los estados preimaginales de los cinco taxones, que sugieren que cada población tiene entidad específica. El presente estudio se completa con una descripción de los hábitats insulares, un resumen general de la posición taxonómica del grupo *wyssii* desde su primera mención en 1838, y describe las dificultades de la obtención de material. Numerosas larvas de cuatro de las poblaciones produjeron imagos entre octubre de 2003 y enero de 2004, lo que corresponde a una segunda generación parcial. Este fenómeno se discute específicamente.

Introduction

Les auteurs n'ont connaissance d'aucune étude traitant de la biologie et de la morphologie des chenilles et des chrysalides des cinq populations insulaires du groupe *wyssii*. L'initiative de combler

ce manque revient à Peter RUSSELL. Selon le résultat de son étude sur la taille et le dessin des populations du groupe *wyssii* (RUSSELL et TENNENT, 2005), aucun caractère alaire ne permet une classification certaine de chaque imago de ces cinq populations.

Peter RUSSELL espérait que la connaissance des états pré-imaginaires des cinq populations apporterait une réponse plus claire sur leur statut taxonomique. Déjà WIEMERS (1991) avait pris en considération les états pré-imaginaires dans son étude sur le complexe d'*Hipparchia wyssii* dont les résultats se retrouvent en partie dans son article sur les papillons des îles Canaries publié dans *Linneana Belgica* en 1995. Les efforts de cet auteur pour faire pondre les ♀♀ de 4 populations (toutes à l'exception de celle de Gran Canaria) furent couronnés de succès. Malheureusement, il ne put s'occuper suffisamment de son matériel d'élevage et perdit toutes les chenilles dès le deuxième stade larvaire. La découverte d'une différenciation nette en particulier parmi les œufs fit penser à WIEMERS que chaque population pourrait avoir atteint le rang spécifique suite à des processus évolutifs indépendants de longue durée.

En juillet 2002, Peter RUSSELL visita les cinq îles en compagnie de son épouse Penny et de John W. TENNENT dans le but d'obtenir des ♀♀ de chacune des cinq populations insulaires pour la ponte. Il se révéla impossible de faire pondre les ♀♀ au cours du voyage et celles-ci furent envoyées par courrier à David JUTZELER en Suisse et aussi à Jim PATEMAN en Angleterre. En 2003-2004, D.J. réussit à élever toutes les populations de l'œuf à l'imago et à obtenir des individus des deux sexes. Contrairement aux dessins alaires des imagos, les œufs, chenilles et chrysalides de toutes les populations présentaient un nombre important de caractères distinctifs facilement reconnaissables. Ces observations conduisent à considérer les cinq populations insulaires comme des entités spécifiques.

Description des cinq îles et leurs habitats

Gran Canaria est la plus orientale des îles Canaries occupées par une population du genre *Hipparchia* FABRICIUS, 1807. Elle est située dans l'Océan Atlantique à une distance d'environ 200 km de la côte d'Afrique Occidentale et sa superficie est d'env. 1525 km². L'île est de forme presque circulaire. Elle a un rayon d'env. 25 km centré au point le plus élevé de l'île : le Pico de las Nieves (1949 m). De ce sommet, on peut admirer des crêtes de montagne sillonnées de vallées profondes partant dans toutes les directions et descendant vers la plaine littorale qui entoure l'île et dont la largeur varie de 2 à 5 km. Une véritable Laurisylve manque contrairement aux 4 autres îles. *H. tamadabae* OWEN et SMITH (1992) [L.T. : Pinar

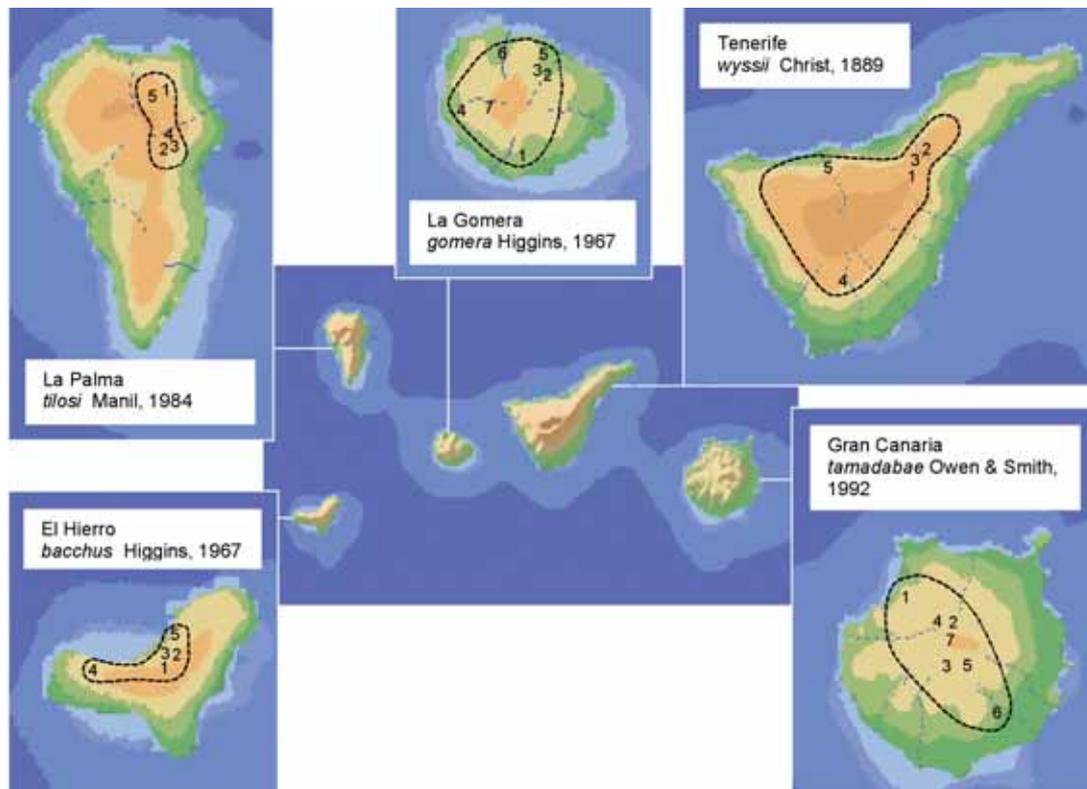


FIG. 1 : carte présentant les cinq îles Canaries qui sont peuplées par des taxons du complexe d' *Hipparchia wyssii*. **Lignes rayées** : aires de dispersion estimées de chaque population. **Numéros** : sites mentionnés dans cette publication : **La Palma** : 1 : Pinar de Tamadaba, 2 : Parador Nac. de Cruz de Tejada, 3 : Bco de Los Ahogaderos, 4 : Artenara, 5 : Cercados de Araña, 6 : Bco de Tirajana, 7 : Roque de Nublo ; **Tenerife** : 1 : route TF 25, Izaña, 2 : route TF 25, entre Mt Colorada et Mt Crucita, 3 : Camino de Candelaria, 4 : Vilaflor, 5 : source du Bco de Castro ; **La Gomera** : 1 : Pastrana, 2 : Embalse Mulagua, 3 : route Hermigua-El Cedro, 4 : vallée de Gran Rey, 5 : Risco de las Sulas près d'Agulo, 6 : Vallehermoso, 7 : Chipude ; **El Hierro** : 1 : Frontera, 2 : Opié del Risco, 3 : Los Mocanes, 4 : Sabinosa, 5 : Risco de Tibataje ; **La Palma** : 1 : Bco del Agua, 2 : Bco de las Nieves, 3 : Bco de la Madera, 4 : Tagoja, 5 : Los Tilos. **Abréviation** : Bco = Barranco. Carte : Peter RUSSELL et Martin GASCOIGNE-PEES

de Tamadaba, 1400 m] peut être trouvé à partir de début avril à basse altitude (400 m) (cf. VERHULST, 1994 et WIEMERS, 1995) jusqu'en septembre dans les zones élevées, comme aux environs d'Artenara à 1500 m. L'espèce est largement répandue mais, en général, elle paraît peu abondante, se posant sur des surfaces humides ou se reposant à l'ombre des rochers et des troncs d'arbres pendant la chaleur diurne. On observe parfois l'espèce en plus grand nombre, ainsi près de Cercados au début de juillet vers 19 heures, lorsque de nombreux individus des deux sexes sortirent de leurs abris pour boire aux petites flaques du barranco. «Au début, ils revenaient rapidement sur les roches humides si on les effarouchait, mais plus tard en fin de journée, vers 20 heures, les papillons dérangés s'envolaient hors de portée de vue sur les flancs rocheux en pente raide du barranco où ils passaient sans doute la nuit.» Ils ne redescendaient vers les endroits humides, les buissons et les laiches au fond du barranco que le lendemain.

Tenerife : il s'agit de la plus grande île des Canaries. Elle est située à 55 km au nord-ouest de Gran Canaria, elle est de forme triangulaire avec

une pointe vers le sud et a une superficie de 2050 km². Proche du centre de l'île se trouve le point culminant, le sommet volcanique du Pico del Teide qui est souvent couvert de neige en hiver. Il culmine à 3718 m, c'est la plus haute montagne d'Espagne. À une altitude de 2000-2500 m s'étend autour de ce sommet un vaste plateau de débris volcaniques couvert de nombreuses plantes endémiques et constituant le «Parque Nacional de las Cañadas del Teide». À l'exception d'une crête s'étendant au nord-est, les terres autour de ce Parc descendent vers la mer en pente raide et sont constituées de débris et de cendres volcaniques, couvertes de pins et d'eucalyptus sur les contreforts. Le côté nord-ouest de ce plateau et la crête qui descend graduellement en direction du nord-ouest jusqu'aux environs de la ville de la Cristóbal de la Laguna sont couverts d'une Laurisylve dense entre 400 m et 1300 m (= limite des pentes en cendres volcaniques). La Laurisylve se prolonge au nord-ouest de cette ville, couvrant la crête qui surplombe le village de Las Mercedes à 600 m d'altitude. *Hipparchia wyssii* CHRIST (1889) [L.T. : Tenerife] vole sur les pentes extérieures du plateau central

entre 1400 m et 2000 m. Nous l'avons trouvé en abondance vers la fin juillet entre 1750 et 2000 m le long de la route TF24 qui suit la crête à partir du plateau en direction du nord-est. Il volait surtout le matin entre 8 et 10 heures et à nouveau plus tard, entre 16 et 19 heures, ♂♂ et ♀♀ patrouillant le long de la route. À la fin juin-début juillet, J. TENNENT n'y avait observé que peu de ♂♂. Les papillons utilisent cette route apparemment comme corridor et aire de rendez-vous : il s'agirait d'un comportement alternatif, au lieu de se rencontrer sur les crêtes avant de s'accoupler (hill-topping). Nombreux étaient les papillons tués par la circulation automobile, à en juger par la quantité de cadavres non négligeable observée.

La Gomera : cette île de forme plus ou moins circulaire est située seulement à quelques 25 km au sud-ouest de Tenerife. Son rayon est d'environ 11 km, centré au «Alto de Garajonay» (1490 m), et sa surface est de 380 km². Le plateau assez ras de Garajonay est complètement entouré de vallons profonds ; ceux qui sont du côté du nord sont couverts d'une Laurisylve tandis que sur le versant méridional prédominent des pinèdes et des landes à bruyères arborescentes. Au nord-est du sommet il y a un cratère profond hébergeant El Cedro, village où une source alimente un ruisseau, cette dernière n'aurait jamais cessé de couler de mémoire d'homme. Sur les terrasses environnantes sont cultivés kiwis et pommiers produisant des fruits même pendant les étés les plus chauds et secs. Dans ce ruisseau pousse en abondance un «cresson aquatique» qui est récolté pour préparer une soupe de «Gofio» (farine de maïs), spécialité reconnue comme «plat national de La Gomera» et servie notamment par le café «El Cedro». Au-dessous de cet établissement on a récemment construit un barrage sur le ruisseau, y formant un réservoir pour la population de la ville d'Hermigua. *Hipparchia gomera* HIGGINS (1967) [L.T. : La Gomera] vole localement entre 200 et 600 m dans des barrancos rocheux, sur des pentes broussailleuses et dans des vignobles. Dès le mois de mai, il fréquente les vallons les plus chaudes du côté méridional de l'île. Près de Pastrana par exemple, des spécimens déjà usés furent capturés à la mi-juillet (RUSSELL & TENNENT 2005). L'activité des imagos dure jusqu'au septembre (WIEMERS, 1995). Nous avons trouvé les deux sexes en abondance entre 550 et 600 m le long d'un sentier traversant une pente broussailleuse au sud et en amont d'Hermigua, les ♂♂ étant assurément plus abondants. Le long de la route menant à El Cedro au-dessus de cette ville, des ♂♂ qui se posaient sur la roche affleurante furent observés s'envolant pour pourchasser tout ce qui passait devant eux tandis que les ♀♀ restaient calmement à l'ombre dans un vignoble voisin en pente.

El Hierro : cette île est située à quelque 125 km au sud-ouest de Tenerife et, par sa latitude de 27°45' N et sa longitude de 18° W, parfois considérée comme le point le plus méridional d'Europe (bien qu'il faille la considérer en fait, avec le reste des îles Canaries, comme appartenant géographiquement au continent africain). Elle a approximativement la forme d'un triangle qui rappelle plus ou moins celle de l'île de Tenerife. Ses trois côtés sont longs de 29, 24 et 21 km et sa superficie est d'environ 280 km². Une crête montagneuse de forme semi-circulaire se trouve presque au centre de l'île, dont les volcans éteints du Malpaso (1500 m), du Tenerife II (1417 m) et de l'Asomadas (1371 m) constituent les points culminants. Sur le versant nord-ouest de la partie la plus élevée de cette crête, il y a une unique petite aire couverte d'une Laurisylve. Une rangée de falaises escarpées, avec la ville de Frontera et des vignobles étendus à leur pied, se trouve à l'extrémité nord-occidentale de cette crête, à 2 ou 3 km derrière le rivage. Sur la plaine littorale se trouvent des cultures de pamplemoussiers. C'est l'un des très rares endroits en Europe où ils sont cultivés en plein air. *H. bacchus* HIGGINS (1967) [L.T. : Hierro] ne fut trouvé qu'en petit nombre à la fin de juillet et en août dans les vignobles et sur les falaises entre Los Mocanes et Sabinosa (WIEMERS, 1995) ; nous l'avons trouvé au début de juillet. Les ♀♀ continuèrent de pondre jusqu'en septembre.

La Palma : cette île est située à quelque 75 km au nord-ouest de Tenerife. Elle a une superficie de 725 km² et la forme d'un triangle isocèle inverse dont la base mesure plus ou moins 30 km et dont les deux côtés ont environ 45 km. Elle est la plus escarpée des îles Canaries. Au nord de son centre se trouve la Caldera de Taburiente, grand cratère semi-circulaire avec un sommet à 2400 m qui descend vers l'océan. La distance la plus courte entre le sommet et l'Océan Atlantique est par endroits, inférieure à 10 km. Les côtés nord et est de ce cratère sont constitués de barrancos profonds couverts d'une Laurisylve dense. À l'ouest, où le terrain est plus plat, se trouvent des plantations de bananiers. En direction du sud s'étend une chaîne de montagnes atteignant une altitude de presque 2000 m avec les deux volcans encore actifs de San Antonio et de Teneguía à son extrémité méridionale, près du village de Fuencaliente. Ceux qui veulent parcourir l'île d'est en ouest peuvent choisir entre les routes longeant le littoral septentrional ou méridional et l'unique route directe traversant cette chaîne de montagnes par un tunnel entre El Paso et S^{ta} Cruz de la Palma. *H. tilosi* MANIL (1984) [L.T. La Palma] ne fut trouvé qu'en peu de stations sur les flancs raides des barrancos du secteur nord-occidental de la caldera (Barranco del Agua, B. del Rio de las Nieves et B. de la

Madera). Nous avons observé *tilosi* du 18 au 22 juillet entre 550 et 600 m dans les deux derniers barrancos cités. Pendant la chaleur diurne, on n'a presque jamais vu d'imagos sauf à l'ombre de crevasses ou à l'abri de rochers. On a cependant observé des individus des deux sexes, les ♂♂ sans doute en surnombre, volant dans le lit asséché des barrancos de haut en bas tard dans l'après-midi, de 17 à 21 heures. Apparemment, les barrancos servent de lieu de rendez-vous pour les papillons, d'une manière analogue à la route mentionnée à Tenerife. Si deux ou plusieurs individus se rencontraient, ils se pourchassaient mutuellement. Les groupes composés uniquement de ♂♂ se séparaient rapidement et les papillons s'envolaient dans différentes directions. Par contre, si l'un des individus était une ♀ fécondée, alors les ♂♂ la poursuivaient jusqu'à ce qu'elle aille se poser sur un rocher, souvent à l'ombre d'herbes afin de ne pas attirer l'attention d'autres ♂♂. La ♀ isolée observée près de Tagoja à 1800 m sur un talus, en bord de route, dissimulée dans l'herbe sèche, était presque certainement à la recherche de sites pour pondre, bien que la ponte elle-même ne fut pas observée. Le vol des ♀♀ s'étend certainement jusqu'en septembre comme WIEMERS (1995) le suggère, et peut-être même au-delà.

Historique de la taxonomie du groupe d'*Hipparchia wyssii*

À partir de la découverte du complexe *wyssii* dans l'île de Tenerife, plusieurs auteurs traitèrent :

- 1) de l'origine du groupe *wyssii* (*s.l.*) et
- 2) du statut taxonomique des cinq populations insulaires.

Cette étude est consacrée à la deuxième question. Les principes de la division infra-spécifique du groupe *wyssii* remontent à HIGGINS (1967) par sa description des ssp. *bacchus* et *gomera*.

Les publications les plus importantes traitant de la découverte et de la taxonomie du groupe *wyssii* ont été compilées et brièvement discutées ici. Nous présentons également les biographies brèves de trois éminents naturalistes qui furent parmi les premiers à découvrir et/ou décrire des populations du groupe *wyssii*.

BRULLÉ [1838] : notre Satyrine que CHRIST (1889) désignera plus tard comme «var. *wyssii*» parvint au Muséum de Paris dans une récolte de l'île de Tenerife par Philip Barker WEBB et Sabin BERTHELOT (1) et fut mentionné en premier dans le chapitre «*Animaux articulés*» publié en 1838 (2) dans le recueil «*Histoire naturelle des Îles Canaries*» par WEBB (1836-1850) composé de trois volumes. Auguste BRULLÉ (1809*-1873†), auteur responsable des insectes et crustacés, déterminait les

exemplaires de ce papillon comme «*Satirus Fidia* LIN.» en le qualifiant d'«Espèce du midi de l'Europe». Cette estimation était probablement liée aux préoccupations des auteurs qui souhaitaient expliquer l'origine des espèces des îles Canaries.

CHRIST (1889) : dans le bulletin suisse «*Mitteilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft*», CHRIST avait publié en 1882 une première liste incomplète des lépidoptères des îles Canaries. Dans cette seconde liste, le taxon de Tenerife que BRULLÉ avait nommé «*Sat. Fidia* LIN.» fut décrit par CHRIST comme «*Satyrus Fidia* L. Var. *Wyssii mihi*». CHRIST justifia la séparation d'avec *fidia* en se référant à de différences considérables du dessin alaire qu'il avait décrit en détail. Aucun exemplaire de *wyssii* examiné par CHRIST n'avait été capturé par lui-même. Il en avait reçu plusieurs en 1886 de Fr. v. WYSS qui les avait pris «dans les régions forestières supérieures de Tenerife près de Vila Flor (*sic*) et près de la source au-dessus du barranco (3) de Castro». Hermann HONEGGER lui avait donné un spécimen ♀ (4).

REBEL et ROGENHOFER (1894) : la présence de populations dans quatre îles était déjà connue à la fin du XIX^{ème} siècle. Leur découverte remonte à Oskar SIMONY, mathématicien et physicien de Vienne. Ci-dessous une traduction abrégée du texte original allemand par REBEL et ROGENHOFER :

«*Satyrus Wyssii* CHRIST ... Prof. SIMONY rencontra cette forme intéressante d'abord, au début de septembre 1888, sur **Tenerife** à 1500-2000 m d'alt. dans les pinèdes des environs de Vilaflor. Les individus se rassemblaient préférentiellement sur les troncs ensoleillés de *Pinus Canariensis* afin de s'y reposer et leur vol ressemblait à celui de *Sat. Alcyone* S.V. (=DEN. & SCHIFF.). Dans l'île **El Hierro**, le papillon volait le 29.VIII.1889 entre 400 et 700 m d'alt. sur le versant du Risco de Tibataje qui descend vers la mer en pente escarpée (2 ♂♂). *Pinus Canariensis* ne se trouve qu'en altitude. Sur **Gomera** on a capturé un ♂ le 8.IX.1889 à 420 m

(1) P.B. WEBB (1793-1854) : homme de lettres anglais et naturaliste. S. BERTHELOT (1794-1880) : consul français et amateur enthousiaste de la nature. De 1800 plantes vasculaires à présent connues de l'archipel des Canaries, ces naturalistes en avaient déjà décrit plus de 1000 dans la partie «*Phytographia canariensis*» de leur «*Histoire naturelle des Îles Canaries*» (KUNKEL, 1993 : 22).

(2) 1838 est l'année correcte de publication selon des examens de Gérard LUQUET du Muséum national d'histoire naturelle de Paris. HORN et SCHENKELING (1928) datent la publication de 1839.

(3) barranco : lit sec et pierreux d'un cours d'eau se trouvant souvent au fond d'une ravine.

(4) Les collections d' H. HONEGGER et d' H. CHRIST sont conservées au Musée d'histoire naturelle de Bâle. Du matériel des types mentionnés par CHRIST, KUDRNA (1977) ne retrouva que la ♀ dans la collection de HONEGGER réunie avec un ♂ et une autre ♀.



FIG. 2 : Portrait d'Hermann CHRIST (1833-1933) paru dans «*Verh. Schw. Natf. Ges.*, 115. Jahresversammlung. Teil III, Nekrologe und Biographien, 1934)». Photo : D. JUTZELER



FIG. 3 : Portrait d'Oskar SIMONY (1852-1915) sur sa pierre tombale au «*Währinger Friedhof*» (= cimetière de Währingen) à Vienne. Photo : R. PILS

1) Hermann CHRIST-SOCIN (H.C.) (1833-1933) vécut à Bâle et décéda peu de semaines avant son centième anniversaire. Il était un juriste célèbre et un éminent botaniste amateur qui s'intéressait aussi aux papillons. Carrière professionnelle : 1857 notaire, 1859 greffier du tribunal civil, 1871 membre de la chambre des causes matrimoniales et du tribunal des bâtiments, représentant du ministère public, 1895-1897 membre de la cour d'appel. Il fut promoteur de la législation internationale des transports ferroviaires. H.C. laissa 321 traités botaniques et des livres jalonnant 80 ans d'activité. Parmi ses principaux travaux botaniques se trouve le recueil «*Das Pflanzenleben der Schweiz*» (1882) (= la vie végétale en Suisse) comprenant 488 pages et 2 études se référant aux îles Canaries (1885, 1886). Comme systématique, H.C. s'occupa d'abord des conifères, ensuite des laiches, pendant trois décennies des roses et pendant quatre décennies des fougères. Ses études systématiques parvinrent à leur apogée dans les recueils «*Die Rosen der Schweiz*» (= les roses suisses), 216 p. (1873) et «*Die Farnkräuter der Erde*» (= les fougères du monde), 388 p. (1897). [Renseignements provenant de : SENN (1934), SCHRÖTER et SENN (1934)]. C'est grâce à *Erebia christi*, découvert par le maître pasteur RÄTZER en 1882 dans la vallée de Laquin au versant sud du col du Simplon, que le nom de CHRIST est bien connu de beaucoup de lépidoptéristes (cf. RÄTZER, 1890 et SONDEREGGER, 2005). Dans leur «*Index Litteraturae Entomologicae*» se référant à la période de 1864-1900, DERKSEN et SCHEIDING-GÖLLNER (1963) indiquent 14 travaux lépidoptérologiques de H.C. dont deux titres se réfèrent aux îles Canaries. Autre source : HÜRTER (1998) (biographie).

2) Gaspard-Auguste BRULLÉ (1809-1873) : BRULLÉ fut attaché au Muséum de Paris de 1833 à 1839 en qualité d'aide naturaliste auprès de la chaire d'entomologie. En 1832, il contribua à la création de la «*Société Entomologique de France*» dont il fut dès l'origine secrétaire-adjoint et, à partir de 1837, secrétaire. À partir de 1839, il occupa la chaire de zoologie et d'anatomie comparée qui venait de lui être confiée à Dijon. La plupart des publications de M. BRULLÉ se rapportent à l'entomologie descriptive. DESMAREST (1872) liste 32 titres. Sources : DESMAREST (1872), GIRARD (1873), FAUVEL (1874).

3) Oskar SIMONY (O.S.) (1852-1915) vécut à Vienne. Il était le fils de Friedrich SIMONY, investigateur célèbre du massif «*Dachstein*» en Autriche et premier professeur de géographie à l'Université de Vienne. Carrière professionnelle d'O.S. : 1870 : début des études de mathématiques et physique à l'Université de Vienne avec agrégation en 1875. La même année, l'École supérieure d'agriculture de Vienne (Wiener Hochschule für Bodenkultur) lui offrit une chaire de mathématiques et physique théoriques et il devint professeur appointé à partir de 1880. Outre cela, O.S. avait une passion pour l'alpinisme et la photographie qu'il conjugua avec ses intérêts pour les sciences naturelles. À partir de 1888, il participa à l'achèvement de la célèbre monographie sur le massif du Dachstein (Dachstein-Monographie) dont la première édition fut publiée en 1893 par son père Friedrich, la complétant de photographies de qualité extraordinaire faites à l'occasion de ses excursions alpêtres (SIMONY, F., 1889). En 1888-1890, O.S. conduisit trois voyages scientifiques dans les îles Canaries qu'il a également illustré par des photographies (SIMONY, O., 1901). En 1898, il participa à l'expédition dans le Sud de l'Arabie appelée : «*Südarabische Expedition*» comme botaniste, le menant à Socotra (MÜLLER, D.H., 1899). En 1913, O.S. acheva son recueil sur les nombres premiers se composant de 45 volumes (SIMONY, 1885-1910). En 1915, il a eu une attaque d'apoplexie paralysant son côté droit. Le 6.IV.1915, il se jeta par la fenêtre de son appartement situé au 2^{ème} étage.

À part de nombreuses publications traitant de problèmes mathématiques, physiques et astronomiques, SIMONY a également publié des travaux dédiés aux sciences naturelles dont plusieurs se rapportent aux îles Canaries (p. ex. SIMONY, 1890). Il laissa l'évaluation d'une partie de ses observations à des confrères, ainsi la découverte du lézard géant dans l'île El Hierro : «*Lacerta simonyi*» (actuellement rattaché au genre *Gallotia*) à STEINDACHNER (1889), les Crustacés à KOELBEL (1892) et l'observation d'*H. wyssii* dans les cinq îles à REBEL et ROGENHOFER (1894).

Autres sources : MÜLLER, E., 1930 (bibliographie), REBEL, 1915 (nécrologie), PILS, 2003, 2004 (biographie).



sur les bandes herbeuses du Risco de las Sulas près d'Agulo qui descend en pente raide. Dans l'île de **Gran Canaria** le papillon était commun en août et en septembre 1890 dans la partie supérieure du barranco de Tirajana au bord de la rivière coulant rapidement à travers le fond du barranco et dans des pinèdes claires ; un seul exemplaire fut pris le 4.VIII.1890 encore à 1820 m près du sommet central non loin du Roque de Nublo. Au total 21 individus majoritairement en bon état et parmi ceux-ci 5 ♀♀ sont à notre disposition ⁽⁵⁾. – Dr. CHRIST a déjà présenté et discuté en détail cette forme, mais je ne peux pas suivre son opinion selon laquelle il s'agirait d'une variété de *Fidia* L. *Wyssii* appartient sans doute au groupe de formes de *Statilinus* HUFN. et il ne se laisse que difficilement distinguer de maints spécimens de *Fatua* FRR. ... *Wyssii* désigne une forme insulaire différenciée proche parente de *Fatua* FRR. Il ne serait pas approprié de la mettre simplement au rang de variété ...»

HOLT-WHITE (1894) a désigné *wyssii* comme *Hipparchia statilinus* dans son livret «The Butterflies and Moths of Tenerife».

STAUDINGER et REBEL (1901): dans le catalogue de 1901, *wyssii* fut attribué par STAUDINGER à *fatua* comme ssp. et conformément à cela nommé «*Satyryx fatua* FREY., var. *Wyssii* CHRIST». De même **SEITZ [1908]** et **GAEDE (1931)** ont suivi cette opinion. Dans son étude personnelle sur la faune de lépidoptères des îles Canaries publiée en séries continues, **REBEL** n'a pas cessé de considérer *wyssii* comme une espèce (voir **REBEL** 1896, 1917, 1939). Dans la série de 1939, il se réfère à **NORDMANN (1935)** qui a confirmé son opinion. Par l'examen des armatures génitales ♂♂, ce dernier réussit à démontrer que *wyssii* et *fatua* ne pouvaient pas être des taxons conspécifiques.

←

PLANCHE 1 : photographies d'élevage d'*H. wyssii* provenant de l'île de **Tenerife** : 1 : œufs, à gauche avancé et à droite en début d'incubation ; 2 : un œuf de taille particulièrement grande ; 3 : L1 fraîchement éclos ; 4 : L1 après avoir commencé à se nourrir de *Festuca* ; 5 : L2 ; 6 : chrysalide à coloris sombre ; 7 : ♂ ; 8 : ♀ ; 9 : L3 lors de la consommation de *Dactylis glomerata* ; 10 : L4 ; 11 : abdomen d'une chenille adulte ; 12 : capsule céphalique du dernier stade larvaire ; 13-16, 21,22 : des chenilles adultes. La chenille de la fig. 13 se trouve dans une phase précoce, les larves des figs 14-16 dans une phase moyenne et celles des figs 21,22 dans une phase tardive de ce stade reconnaissable au éclaircissement graduel des éléments sombres du dessin. L'individu représenté fig. 14 montre un coloris nettement plus gris que ceux des autres figs montrant la chenille adulte dont la robe est teintée de brunâtre clair. Les chenilles de toutes les séries qui avaient été nourries avec *Dactylis glomerata* après l'hibernation présentaient une robe brunâtre ; 17 : pré-chrysalide ; 18-20 : des chrysalides en positions différentes. L'exemplaire figuré est de couleur relativement claire. Des exemplaires plus sombres comme celui représenté fig. 6 et figuré au frontispice étaient plus fréquents.

Photos : D. JUTZELER

AGENJO (1946) a créé le genre *Pseudotergumia* auquel il rattacha, en plus de *fidia* LINNÉ, les taxons *wyssii* CHRIST, *pisidice* KLUG (Syrie, Liban) et *tewfiki* WILTSHIRE (Arabie du sud-ouest). Il avait observé que les armatures génitales ♂♂ des espèces de ce genre sont munies d'un appendice dit *uncus anticus* sortant dorsalement du tegumen en arrière, caractère les distinguant des espèces du genre *Hipparchia* [cf. aussi DE LESSE (1951 : 51), HIGGINS (1967), KUDRNA (1977 : figs 143, 155, 156), FERNÁNDEZ-RUBIO (1978 : fig. 73/895) et WIEMERS (1991 : figs 2-5)].

DE LESSE (1951) : dans son traité «Sur une espèce de *Satyridae* mal connue : *Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii* CHRIST», DE LESSE a pareillement débattu de la systématique du taxon *wyssii* en se basant sur les caractères des armatures génitales ♂♂ et ♀♀ qu'il compara avec celles de certains taxons voisins. Il démontra que les armatures génitales ♂♂ des espèces *fidia* LINNÉ, *wyssii* CHRIST, *pisidice* KLUG et *tewfiki* WILTSHIRE qu'AGENJO avait rattachées au genre *Pseudotergumia* en se basant sur l'appendice du tegumen, présentent encore d'autres caractères analogues de moindre importance : ainsi le tegumen muni de grands lobes latéraux, la forme rectiligne de l'*uncus* et sa forte sclérisation par rapport au tegumen, l'organe de JULLIEN de forme homogène... Le rattachement à un genre différent ne serait pas correct parce que le tegumen des espèces telles que *statilinus* HUFNAGEL, *fatua* FREYER et *stulta* STAUDINGER (Turkestan) présenterait également un appendice (*uncus anticus*). D'ailleurs, même les genitalia ♀♀ des taxons du groupe *Pseudotergumia* présenteraient des analogies avec celles de *statilinus*, *fatua* et d'autres espèces d'*Hipparchia*. DE LESSE considère «*Wyssii* CHRIST» comme une espèce différente de *fidia* L. On observerait non seulement une concordance faible des caractères alaires de *wyssii* et *fidia* d'origine européenne en particulier, mais aussi les armatures génitales ♂♂ ressembleraient plus à celles de *pisidice* de la Syrie et du Liban qu'à celles de *fidia*. Ainsi, l'appendice du tegumen de *wyssii* et *pisidice* se composerait de deux lobes alors qu'il est simple chez *fidia*.

Le rabaissement de *Pseudotergumia* au rang de sous-genre, proposé par DE LESSE, ne fut que partiellement accepté par les spécialistes. Parmi eux se trouvent HIGGINS (1967), SCHMIDT-KOEHL (1971), KUDRNA (1977), MANIL (1984), OWEN et SMITH (1995) ainsi que RUSSELL & TENNENT (2005). HIGGINS & RILEY (1970), FERNÁNDEZ-VIDAL (1986)

(5) Les séries de *wyssii* que SIMONY avait capturées sont conservées au Muséum d'histoire naturelle de Vienne (KUDRNA, 1977 : 164).

et TOLMAN & LEWINGTON (1997) par contre n'ont pas cessé de se servir du nom de *Pseudotergumia* au sens générique (6).

GUICHARD (1967) nous rapporte avoir visité les îles Canaries (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera et El Hierro), du 15.VI au 18.VIII.1966 en compagnie de Peter WARD du département d'entomologie du BMNH. Une des espèces recherchées était *H. wyssii* (*sensu lato*), espèce connue de ces lépidoptéristes britanniques uniquement de l'île de Tenerife. Ils avaient l'espoir de la découvrir aussi dans les autres îles. Les 17 et 18.VII.1966, ils observèrent *H. wyssii* près d'une plantation de pins (7) du plateau des Cañadas à Tenerife. Les papillons volaient de 8h00 à 11h00 et après 16h30. Les 31.VII et 1.VIII, ils observèrent *wyssii* dans l'île d'Hierro sur les coteaux près de Frontera à 300 m et les 3.-7.VIII, dans l'île de La Gomera près d'Agulo (300 m), Chipude (1200 m), dans la vallée de Gran Rey (200 m) et près de Vallehermoso (400-800 m) (cf. HIGGINS, 1967).

HIGGINS (1967) : GUICHARD présenta son matériel de *wyssii* des îles d'El Hierro et de La Gomera à HIGGINS. Celui-ci décrit ces populations comme de nouvelles sous-espèces en désignant les individus provenant de La Gomera comme «*Pseudotergumia wyssii gomera ssp. nova*» et ceux d'El Hierro comme *P. w. bacchus ssp. nova*. GUICHARD lui avait proposé ce dernier nom parce qu'il ferait allusion à la prédilection de la population d'El Hierro pour les vignobles près de Frontera mais aussi à l'éclat pourpre des ailes. HIGGINS commenta la découverte des populations des îles d'El Hierro et de La Gomera par l'expression (traduite de l'anglais) : «Aucun papillon d'une apparence si différente n'a été découvert dans la région paléarctique occidentale depuis bien des années, ...». HIGGINS ignorait évidemment non seulement l'étude de REBEL et ROGENHOFER (1894) qui avaient signalé *wyssii* déjà de quatre îles (y compris El Hierro et La Gomera) mais aussi celle de NORDMANN (1935) qui avait également observé *wyssii* à La Gomera. HIGGINS attribua par erreur le nom d'auteur «CHRISTOPH» au nom spécifique de *wyssii* au lieu de celui de «CHRIST». Le nom de «*gomera*» ne fit pas son entrée ni dans les guides de HIGGINS et RILEY (1970) ni dans le volume traitant des genitalia par HIGGINS (1976). Dans ces sources, la population de La Gomera fut mise en synonymie avec la ssp. *bacchus*. Les raisons qui incitèrent HIGGINS à changer d'opinion restent inconnues.

MANLEY et ALLCARD (1970) : l'opinion présentée par ces auteurs sur les taxons du complexe de *wyssii* reprend entièrement celle d'HIGGINS (1967). Conformément à cela, ces auteurs ne présentent que les populations de Tenerife (ssp. *wyssii*), La Gomera (ssp. *gomera*) et d'El Hierro (ssp. *bacchus*) et les imagos qu'ils figurent sont

ceux ramenés par GUICHARD et WARD et conservés au BMNH.

KUDRNA (1977) a reconnu trois ssp. d'*H. wyssii* (*s.l.*) : ssp. *wyssii* comme forme nominale avec présence sur Tenerife et Gran Canaria, ssp. *bacchus* à El Hierro et ssp. *gomera* sur La Gomera. KUDRNA redonna à la population de La Gomera son statut de ssp. distincte *gomera* que HIGGINS (1970/76) avait rattachée à la ssp. *bacchus*. Selon KUDRNA, les trois ssp. peuvent être distinguées si l'on combine les caractères alaires avec ceux des androconies et des armatures génitales ♂♂. Il publia les photos d'un ♂ et d'une ♀ de *wyssii* de Tenerife et de la ssp. *bacchus* d'El Hierro et une seule photo de la ssp. *gomera* de La Gomera (figs 345-349) qui montre une ♀. Nous trouvons aussi des photos de préparations de genitalia ♂♂ de sa «ssp. *wyssii*» de Gran Canaria (fig. 143), de la ssp. *bacchus* (fig. 155) et de la ssp. *gomera* (fig. 156) et, dans le texte, des diagnoses différentielles détaillées. D'un point de vue actuel, KUDRNA commit l'erreur d'avoir considéré la population de Gran Canaria comme identique à celle de Tenerife en se référant à la série de «*wyssii*» de Gran Canaria du Muséum d'histoire naturelle de Vienne (7 ♂♂, 2 ♀♀ : tous *leg. SIMONY*) dont il avait préparé des armatures génitales ♂♂ qui ne sont, d'après lui, pas différentes de celles de la population de Tenerife. Pour cette raison KUDRNA n'a figuré qu'une seule armature, celle d'un ♂ de Gran Canaria (fig. 143), et aucune de Tenerife.

J.M. FERNÁNDEZ (1978) : dans sa 2^{ème} édition de «Los lepidópteros diurnas de las Islas Canarias» FERNÁNDEZ indique la capture d'*H. wyssii* dans l'île de La Palma par A. SANTOS. FERNÁNDEZ rattache cette observation à la ssp. *bacchus*.

BACALLADO et PINKER (1982) : dans leur catalogue des Macrolépidoptères de l'archipel canarien, ces auteurs n'indiquent que *H. wyssii* avec les ssp. *wyssii*, *gomera* et *bacchus*.

(6) **Remarque de D. JUTZELER** : si l'on considère également les premiers états, on constate une parenté très proche entre *Hipparchia fatua* de Grèce et *fidia* de la France méridionale dont les chenilles et chrysalides montrent une ressemblance stupéfiante (ainsi un changement de la couleur larvaire du vert au brun après la 3^{ème} mue) et de nettes différences entre les mêmes stades de *fatua* et *fidia* et ceux de toutes les populations du complexe de *wyssii*. Autre preuve que la création du genre *Pseudotergumia* par AGENJO (1946) doit être remise en cause car fondée sur un seul caractère de l'état imaginal tandis qu'une majorité de critères potentiels dans tous les stades juvéniles restent ignorés.

(7) Cette plantation de pins se trouve à 2220 m non loin des fameux rochers «Los Roques» (cf. LEESTMANS, 1975). WIEMERS (1991) ne retrouvera plus ce bois artificiel et isolé des Cañadas lors de son expédition en 1988. Il fut abattu pour des raisons de protection de l'environnement.

MANIL (1984) : les 25 et 26.VII.1983, MANIL découvrit 4 spécimens de «*wyssii*» au nord-est de l'île de La Palma à la base d'une paroi rocheuse d'un barranco près de Los Tilos à 450 m d'alt. Il ne réussit pas à en capturer plus de 2 ♂♂. Il les décrit comme «*Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii tilosi nova ssp.*» en se basant sur les caractères alaires et ceux des genitalia. La découverte de cette population incita MANIL à regrouper les cinq populations de *wyssii* en deux groupes. Celles des îles orientales – Tenerife et Gran Canaria – constitueraient l'un des deux groupes, peuplant l'aire élevée de *Pinus canariensis*, soit entre 1400 et 2300 m sur Tenerife et de 900 à 2000 m sur Gran Canaria. L'altitude moindre de Gran Canaria fut reprise de PINKER in LEESTMANS (1975 : 50) et se réfère à une observation de «*wyssii*» près de Santa Lucia en mai (*sic*). Ces deux populations auraient deux générations : la première en mai-juin et la seconde en août-septembre. Leur apparence serait la même, opinion erronée que MANIL avait adoptée de KUDRNA (1977) sans la vérifier. Le deuxième groupe se composerait des populations des trois îles occidentales : El Hierro, La Gomera et La Palma. Celles-ci peuplèrent l'étage des lauriers en dessous de 1000 m d'où elles se dispersent dans les formations rocheuses et les vignobles plus bas. Elles auraient une génération annuelle en juillet-août et peut-être une 2^{ème} au printemps. Les populations occidentales seraient de plus grande taille que celles des deux îles orientales, leurs individus auraient un apex plus arrondi et des ailes postérieures dont la bordure extérieure serait plus nettement festonnée et dont la face inférieure montrerait une ligne postdiscale plus marquée contrastant avec une zone blanche plus étendue et prononcée à l'extérieur.

E.H. FERNÁNDEZ-VIDAL (1986) : lors d'un projet de recherches entomologiques sur le plateau de Tejeda dans l'île de Gran Canaria pendant les années 1977-85, F.-V. réussit à prendre un seul ♂ de «*wyssii*» en bordure d'une petite pinède à l'est de l'hôtel «Parador Nacional de Cruz de Tejeda» le 18.VIII.1985, dernier jour de son voyage ! Cette découverte tardive consterna F.-V. Il avait concentré ses recherches exclusivement en terrain ouvert et le temps lui manquait pour élargir ses recherches à la zone des pinèdes qu'il avait jusque-là négligées. Les pinèdes aux environs du village de Tamadaba lui semblaient être particulièrement favorables à d'autres recherches. Par la suite, F.-V. se contenta de l'examen de son unique ♂ de «*wyssii*». Des descriptions et photos des imagos des autres populations insulaires étaient à sa disposition et lui permettaient une analyse comparative. F.-V. diagnostiqua des différences chez son unique individu ♂ par rapport aux caractères externes et aux genitalia des autres ssp. y compris la forme

«nominotypique» de Tenerife. Ce résultat fit naître chez lui des doutes par rapport à KUDRNA (1977) qui avait considéré les populations insulaires de Gran Canaria comme identiques à celles de Tenerife. F.-V. se demanda pourquoi une espèce qui constitue des populations bien différenciées dans 4 îles, ne ferait pas de même dans la cinquième : Gran Canaria. La diagnose de F.-V. fut remise en cause par WIEMERS (1991) qui compara la figure de l'armature génitale ♂ de Gran Canaria donnée par KUDRNA avec les genitalia de son matériel personnel de *wyssii* de Tenerife sans trouver de différences remarquables. WIEMERS en conclut que la diagnose de F.-V. se basait sur un matériel insuffisant.

WIEMERS (1991) : cette étude richement illustrée avec des photos d'habitats, d'imagos, des armatures génitales ♂♂ et qui inclut pour la première fois, une iconographie des œufs et des jeunes chenilles, est le résultat d'une expédition de cet auteur aux îles de Tenerife, La Gomera, El Hierro et La Palma du 19.VII au 7.VIII.1988. WIEMERS examina l'habitat, le comportement et la morphologie des imagos des populations de *wyssii* présentes dans ces quatre îles. Il fit pondre des ♀♀ des 4 populations dans l'intention d'en conduire des élevages et de comparer la morphologie de leurs états pré-imaginaux afin d'apprécier leur statut taxonomique. Les différences frappantes entre les œufs confortaient WIEMERS dans l'opinion que les quatre populations représenteraient des espèces proches parentes. Les niches écologiques et les conditions environnementales particulières dans chacune des îles auraient induit la formation de caractères morphologiques et biologiques différents. Afin de nous donner une idée de la durée de ces processus de spéciation, WIEMERS indique que Gran Canaria émergea il y a 14 millions d'années, La Gomera il y a 12 millions d'années, Tenerife il y a 5 millions d'années et El Hierro et La Palma il y a 2 millions d'années. Toutes ces îles sont d'origine volcanique. Elles sont séparées l'une de l'autre par des fonds de 1000 à 3000 m. Des connexions terrestres entre ces îles ou avec les îles de Fuerteventura et Lanzarote ou avec l'Afrique continentale n'ont jamais existé.

→

PLANCHE 2 : photos d'élevage d'*H. tamadabae* de l'île de Gran Canaria : 1 : œuf avec des côtes longitudinales virant au gris à la fin de l'incubation ; 2 : chenille néonate ; 3 : L1 se nourrissant de graminées ; 4 : L2 ; 5 : L3 ; 6 : L4 ; 7 : ♂ ; 8 : ♀ ; 9 et 18-21 : différentes chenilles au dernier stade. Les chenilles représentées figs 9 et 18 se trouvent au début du stade L5 tandis que le reste dans un stade de maturation plus avancé. L'individu de la fig. 19 présente une robe particulièrement contrastée ; 10, 11 : capsule céphalique de deux chenilles adultes ; 12 : pré-chrysalide et chrysalide fraîchement formée ; 13,14 : abdomen de deux chenilles adultes. 15-17 : chrysalide en différentes vues. Photos : D. JUTZELER



1



5



6



7



2



3



8



9



4



10



11



18



19



12



13



15



14



20



21



16



17

OWEN et SMITH (1992) : le but de l'étude de ces auteurs fut de vérifier l'hypothèse de KUDRNA (1977) selon laquelle la population de Tenerife serait identique à celle de Gran Canaria. En août 1990 et en juillet 1991, ils se rendirent à Gran Canaria afin de récolter la plus grande série possible d'imagos de «*wyssii*» de cette île pour une diagnose comparative. Au «Pinar de Tamadaba» à 1400 m⁽⁸⁾, ils réussirent à prendre 23 ♂♂ et 16 ♀♀ dont ils firent des descriptions détaillées des deux sexes en mettant en exergue les différences avec les *wyssii* de Tenerife. Dans le chapitre «Comment» (= commentaire), ils écrivent (traduit ici en français) : «La plupart des différences entre les cinq sous-espèces d'*H. wyssii* sont plutôt quantitatives que qualitatives. Chez *H. wyssii tamadabae*, le grand ocelle⁽⁹⁾ submarginal dans l'espace 5 du revers des ailes antérieures frappe par la présence constante d'une pupille blanche. Chez toutes les autres sous-espèces, cette tache n'est pas du tout pupillée ou bien elle ne présente qu'une petite pupille, comme c'est le cas chez environ un tiers de nos ♀♀ de *wyssii* de Tenerife. La raison pour laquelle on n'a pas reconnu auparavant la population de Gran Canaria comme une sous-espèce différente serait la rareté des spécimens en collection... La question de savoir s'il faut considérer les différentes populations insulaires comme des espèces, comme le propose WIEMERS (1991), ou bien comme des sous-espèces est sans importance. Il est par contre important de décrire la population de Gran Canaria comme entité différente des autres souches, c'est-à-dire de ne pas l'amalgamer à celle de Tenerife soit comme *H. wyssii* soit comme *H. wyssii wyssii* (cf. KUDRNA, 1977).»

Différenciation selon des caractères alaires

Voici une synthèse des caractères distinctifs tirée essentiellement de WIEMERS (1991), MANIL (1982)

(8) L'altitude de 400 m de ce site indiquée par ces auteurs serait fautive d'après RUSSELL et TENNENT (2005).

(9) Dans les descriptions de l'ornementation alaire, le terme «ocelle» désigne ici les marques de forme arrondie, avec ou sans pupille blanche, dans la zone alaire extérieure dite «submarginale» par OWEN et SMITH (1992) et WIEMERS (1991).

(10) RUSSELL et TENNENT (2005) ont adopté la numérotation des espaces appliquée par OWEN & SMITH (1992) et SMITH & OWEN (1995). Ces auteurs placent les deux grands ocelles des ailes antérieures dans les espaces 6 et 3. Selon le système de nervures d'HERRICH-SCHÄFFER, ces taches se trouvent dans les espaces 5 et 2. Si RUSSELL et TENNENT avaient appliqué ce système plus généralement admis (cf. HIGGINS et RILEY, 1970 ou TOLMAN et LEWINGTON, 1997), leur étude aurait provoqué des confusions puisqu'elle se rattache étroitement à celle d'OWEN & SMITH.

et OWEN et SMITH (1992). Les pourcentages se référant aux pupilles des grands ocelles⁽⁹⁾ submarginaires noirs des espaces 5 et 2⁽¹⁰⁾ de l'aile antérieure et aux halos teintés d'ocre qui les entourent souvent ainsi que les valeurs se référant à la longueur des ailes antérieures sont reprises de RUSSELL et TENNENT (2005). Ces auteurs ont découvert que les individus des populations du versant nord des îles de La Gomera et Gran Canaria atteignent une envergure supérieure à celle de ceux peuplant le versant méridional de ces îles. Ils expliquent ce phénomène par la plus grande pluviosité hivernale sur le côté nord de ces îles, causée par des vents du nord-ouest dominants. Les précipitations plus abondantes favoriseraient la croissance des Graminées et par conséquent, celle des chenilles qui s'en nourrissent. Le dessin des individus des deux sexes diffère considérablement à l'intérieur de chacune des populations insulaires, dépassant même, dans de nombreux cas, le degré de dissemblance entre les ♂♂ des différentes populations insulaires.

H. wyssii (Tenerife) : longueur de l'aile antérieure : ♂♂ : 29,67 mm (moyenne sur 52 individus), ♀♀ : 32 mm (34 individus). La côte des ailes antérieures est plus droite que celle des imagos des autres populations. La face inférieure n'est que faiblement contrastée, teintée de brun clair uniforme aux ailes antérieures et marbrée de gris brun aux postérieures. Les bandes postdiscales noires et la zone blanche adjacente ne sont que faiblement développées, le blanc étant parfois totalement absent. Des pupilles blanches ne sont visibles qu'au verso et surtout dans l'ocelle de l'espace 5 de l'aile antérieure chez environ 20% des individus des deux sexes. Au recto, la présence de halos ocres est largement limitée au sexe ♀ et concerne l'ocelle de l'espace 5 de 75% et celui de l'espace 2 de 25% des ♀♀. Au verso, tous les individus des deux sexes présentent des halos entourant ces 2 ocelles.

H. tamadabae (Gran Canaria) : longueur de l'aile antérieure : ♂♂ du versant nord de l'île : 29,51 mm (moyenne sur 20 individus) et du versant sud : 28,87 mm (57 individus) ; ♀♀ au nord : 30,47 mm (12 individus) et au sud : 29,85 mm (48 individus). La population de Gran Canaria se distingue nettement de toutes les autres par l'occurrence très fréquente de pupilles blanches, surtout dans l'ocelle de l'espace 5 de l'aile antérieure : au recto, environ 15% des ♂♂ et 70% des ♀♀ sont pupillés tandis qu'au verso, 100% des imagos des deux sexes y présentent une pupille blanche. L'ocelle de l'espace 2 est souvent pareillement pupillé, surtout au verso. *H. tamadabae* se distingue d'*H. wyssii* comme suit : la côte de l'aile antérieure est plus arrondie, la couleur de fond du verso des ailes antérieures est plus obscurcie, la bande postdiscale des ailes postérieures plus

obscurcie et plus large et la zone blanche adjacente plus étendue. Au recto des ♀♀, les 4 taches blanches des ailes antérieures sont plus prononcées et les points blancs des espaces 3-6 des ailes postérieures plus souvent visibles. Au recto, des halos ne se trouvent que chez les ♀♀ et le plus souvent autour de la tache de l'espace 5 (10-40% selon la population). Au verso, cet ocelle est toujours cerclé d'un halo chez les deux sexes et celui de l'espace 2 chez plus de 40% des ♂♂ et chez 80-100% des ♀♀ selon la population.

H. bacchus (El Hierro) : longueur de l'aile antérieure : ♂♂ : 31,58 mm (moyenne sur 42 individus), ♀♀ : 33,26 mm (18 individus). Les imagos des deux sexes ont la plus grande envergure alaire de toutes les populations insulaires. En comparaison avec *gomera* et *tilosi*, la couleur du fond du verso des ailes est souvent considérablement obscurcie, nettement plus contrastée et munie de bandes postdiscales noires marquées, plus fortement anguleuses et avec la zone blanche adjacente très prononcée. Sous un éclairage latéral, on remarque souvent un reflet bleu violet sur la face inférieure. La couleur du fond du recto est également souvent obscurcie et la tache blanche bordant la côte est bien marquée. Les ocelles des espaces 5 et 2 des ailes antérieures ne sont jamais pupillés de blanc. Au recto des ailes antérieures, on n'y observe pas de halos tandis qu'au verso, l'ensemble des individus des deux sexes présente des halos entourant l'ocelle de l'espace 5 et 17% des ♂♂ et 28% des ♀♀ des halos autour de l'ocelle de l'espace 2.

H. gomera (La Gomera) : longueur de l'aile antérieure : ♂♂ du versant nord : 30,01 mm (moyenne sur 99 individus) et du versant sud : 28,26 mm (8 individus) ; ♀♀ au nord : 31,54 mm (26 individus) et au sud : 28,99 mm (11 individus). Comparés à ceux de la ssp. *bacchus*, les spécimens de la ssp. *gomera* présentent une envergure moyenne ou faible. Leur couleur du fond n'est jamais obscurcie sur les deux faces. Au recto de l'aile antérieure des ♀♀, la tache blanche touchant la côte est étroite et au verso, les bandes postdiscales sont moins anguleuses et l'ocelle de l'espace 2 est bien plus souvent entouré d'un halo. On observe une variation du dessin relativement importante de sorte que l'on rencontre parfois des individus ressemblant à des imagos très clairs de *bacchus*. Sur les deux faces, les ocelles des espaces 5 et 2 ne sont pas pupillés de blanc. Au recto, on n'observe pas de halos chez les ♂♂ et rarement parmi les ♀♀. Au verso, l'ensemble des individus des deux sexes présente des halos autour de l'ocelle de l'espace 5 et plus de 85% des ♂♂ et ♀♀ autour de celui de l'espace 2.

H. tilosi (La Palma) : longueur de l'aile antérieure : ♂♂ : 30,74 mm (moyenne sur

86 individus), ♀♀ : 32,07 mm (23 individus). Les spécimens de cette population sont bien caractérisés au verso par l'ocelle de l'espace 2 des ailes antérieures qui est souvent largement cerclé d'une teinte ocre confluyente vers l'intérieur avec la bande postdiscale blanche. La face inférieure est similaire à celle de *bacchus*, mais elle est plus uniformément teintée de brun foncé. La bande postdiscale est toujours plus anguleuse et sa zone claire est large et élargie en particulier dans les espaces 2 et 5 des ailes antérieures. Seulement 30% des ♀♀ présentent parfois une pupille dans l'ocelle de l'espace 5 au verso. Au recto, uniquement les ♀♀ présentent des ocelles cerclés de halos dans les espaces 5 et 2. Placées (à env. 5 mm) devant le bord interne de ceux-ci se trouvent des taches blanches (postdiscales) dont celle de l'espace 2 est mieux marquée que chez les ♀♀ de toutes les autres populations insulaires. Quant au verso, les ocelles des espaces 5 et 2 sont cerclés d'un halo chez 100% des individus.

Différenciation selon les armatures génitales ♂♂

Pour la préparation des armatures génitales ♂♂, G. VOLPE disposait d'environ 60 exemplaires aux ailes abîmées des cinq taxons capturés par P.R. dans la nature et élevés par D.J. D'autres armatures génitales ♀♀ conservées dans l'alcool furent obtenues des ♀♀ que P.R. avait envoyées en Suisse à D.J. pour la ponte. G. VOLPE prépara environ 70 armatures des deux sexes qui furent en grande partie utilisées pour illustrer ce travail.

Armatures génitales ♂♂ : la différenciation la plus marquée et constante se manifeste sur la partie distale des valves et concerne le bord apical entre le processus dorsal et le prolongement terminal et la forme de ceux-ci. Les taxons d'*H. wyssii* et d'*H. tamadabae* endémiques des îles les plus orientales ont des armatures génitales très similaires. Le bord apical est en effet courbé et continu entre les extrémités dorsales et celle du prolongement terminal. Des indentations ne se trouvent que sur l'extrémité dorsale et parfois isolément au bord apical des valves de *tamadabae*. La ressemblance des armatures génitales de *wyssii* et *tamadabae* fut



PLANCHES 4-9 : armatures génitales ♂♂ et ♀♀ des cinq taxons du complexe de *wyssii*. Dans les préparations obtenues des individus élevés «*ab ovo*» (*a.o.*), la date se réfère à l'éclosion de l'individu concerné et le nom désigne l'éleveur. Le numéro entre parenthèses correspond à une numérotation appliquée par G. VOLPE désignant l'ensemble de ses préparations. Préparations et leur photographie par G. VOLPE

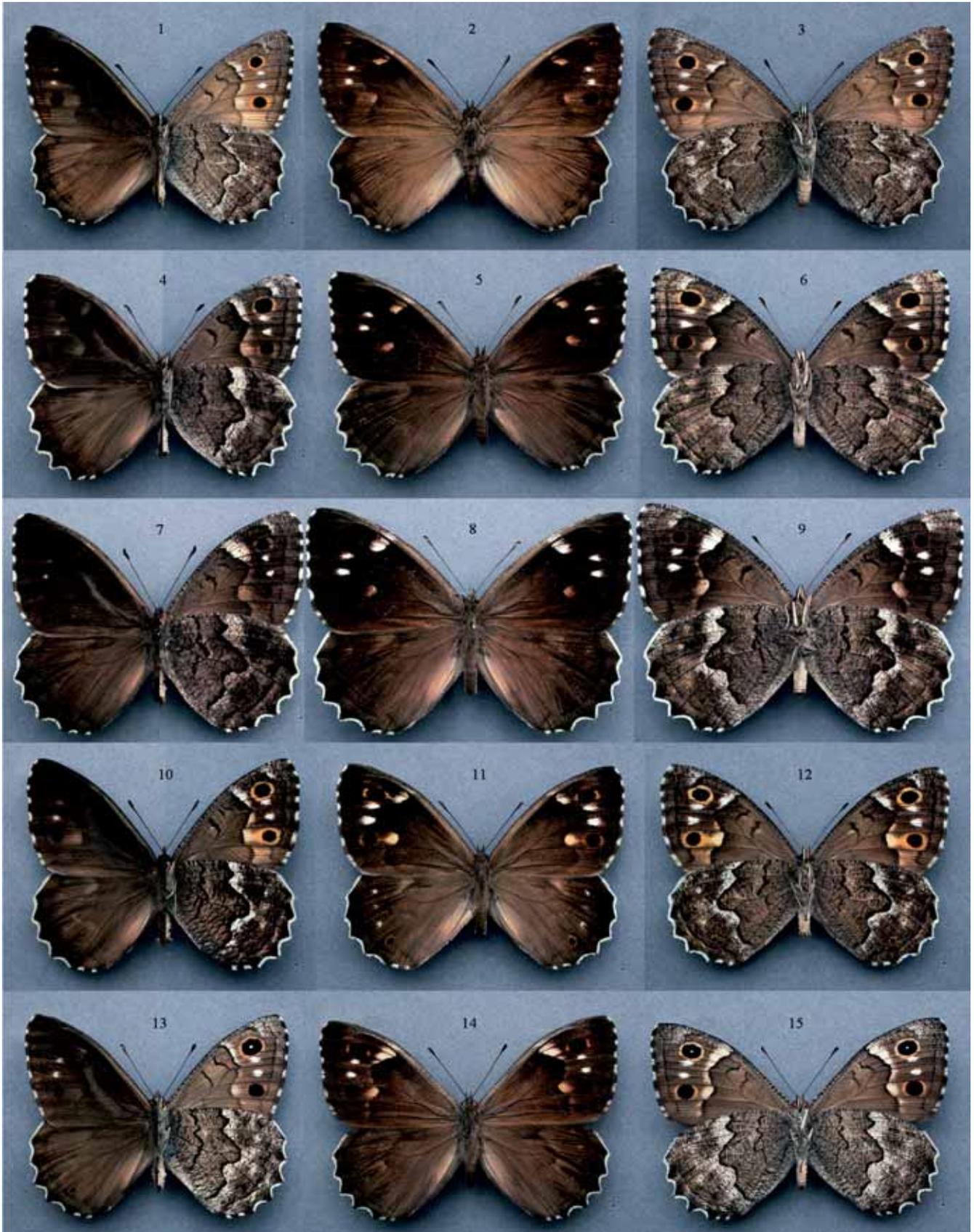


PLANCHE 3 : imagos d'*H. wyssii s.l.*, grandeur nature. **Rangée gauche** : ♂♂, face supérieure (moitié gauche) et verso (moitié droite) ; **les deux autres rangées** : ♀♀, recto (rangée du milieu) et verso (rangée droite). **Dates de capture** : figs 1-3 : **Tenerife**, 1 : 1850 m, route n° TF24 au Mt Izmana, 24.VII.2003 ; 2,3 : 1900 m, Ayosa, 28.VII.1995 ; figs 4-6 : **La Gomera**, 525 m, à 1 km au N.W. d' Embalse Mulagua, 13.VII.2003 ; figs 7-9 : **El Hierro**, 265 m, à 1 km au N.E. de Frontera, 9.VII.2003 ; figs 10-12 : **La Palma**, 600 m, Barranco de la Madera, 22.VII.2003 ; figs 13-15 : **Gran Canaria**, 950 m, Barranco los Ahogaderos (13 : 3.VII.2003 ; 14,15 : 26.VII.2003).

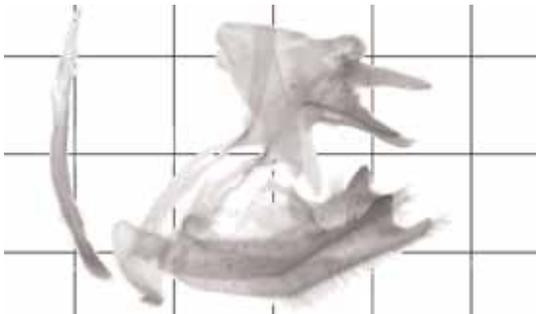


Fig. 1: *H. wyssii*, Tenerife, Mt Ismana - Mt Cruzita, 1700-1950m, 25/7/03, P.J.C. RUSSELL (1092).

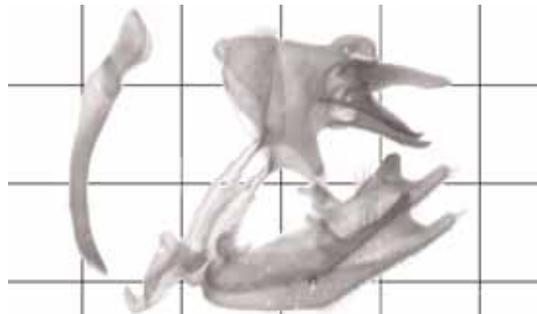


Fig. 2: *H. wyssii*, Tenerife, Mt Ismana - Mt Cruzita, 1700-1950m, 25/7/03, W.J. TENNENT (1093).

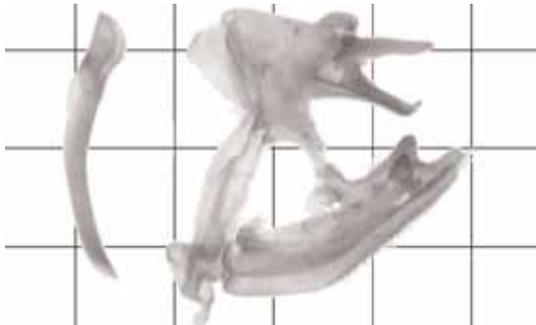


Fig. 3: *H. wyssii*, Tenerife, Camino de Candelaria, 1700-1950m, 25/7/03, W.J. TENNENT (1095).

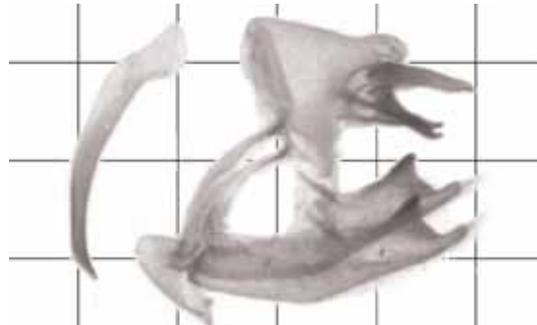


Fig. 4: *H. wyssii*, Tenerife, 01/06/04, e.o. D. JUTZELER (1266).

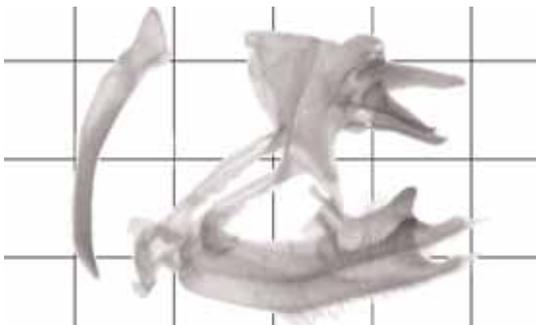


Fig. 5: *H. wyssii*, Mt Ismana - Mt Cruzita, 1700-1950m, 25/7/03, W.J. TENNENT (1094).

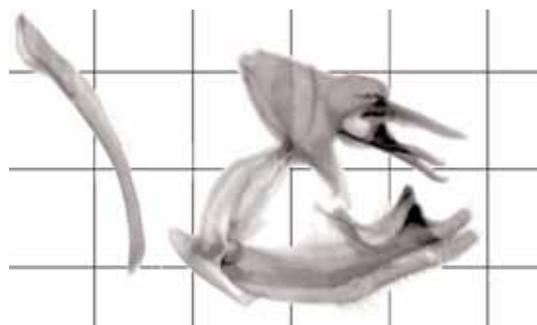


Fig. 6: *H. wyssii*, Tenerife, e.o. D. JUTZELER (1201).

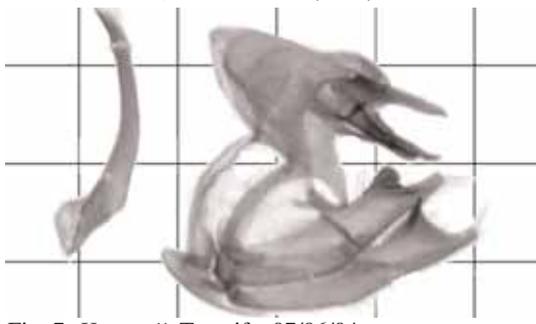


Fig. 7: *H. wyssii*, Tenerife, 07/06/04, e.o. D. JUTZELER (1213).

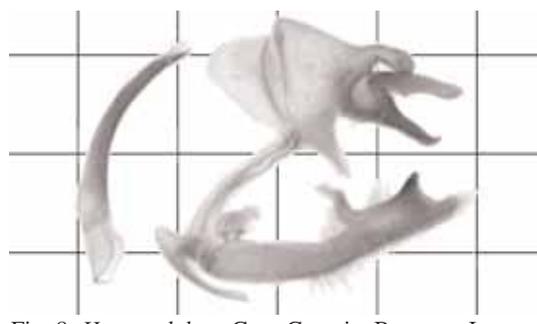


Fig. 8: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Barranco Los Ahogaderos 950m, 2/7/03, W.J. TENNENT (1086).

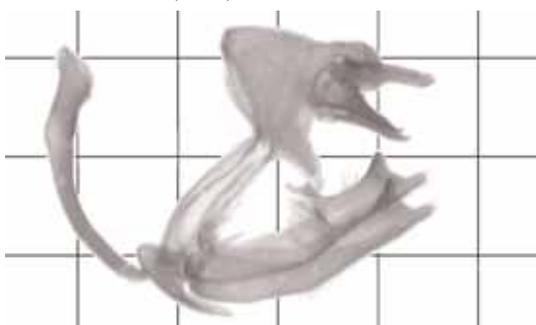


Fig. 9: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Artenara, 1130m, 1/7/03, W.J. TENNENT (1085).

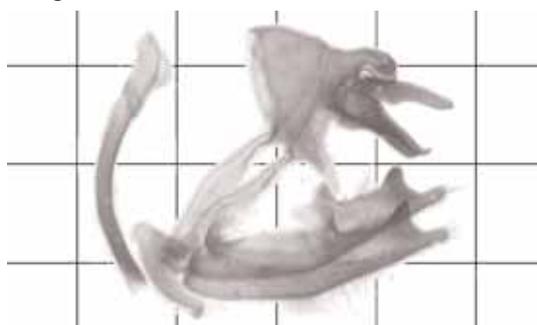


Fig. 10: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Barranco Los Ahogaderos, 950m, 3/7/03, P.J.C. RUSSELL (1089).

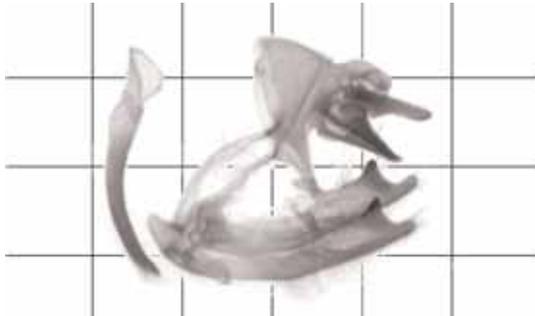


Fig. 11: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Barranco Los Ahogaderos, 950m, 3/7/03, P.J.C. RUSSELL (1091).

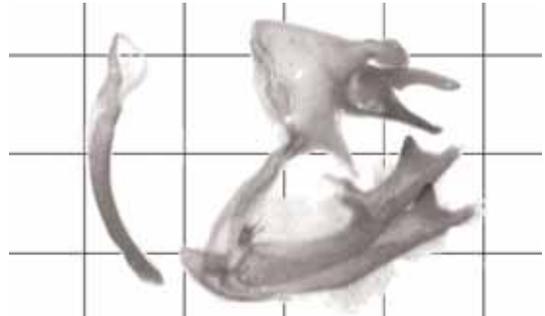


Fig. 12: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Barranco Los Ahogaderos, 950m, 3/7/03, P.J.C. RUSSELL (1090).

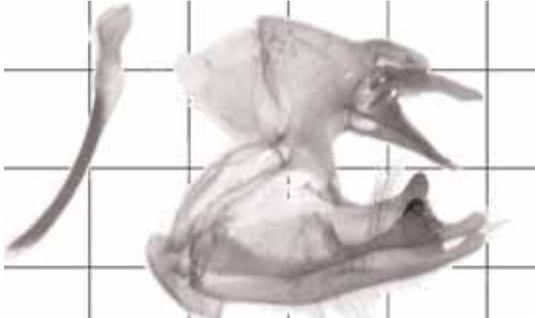


Fig. 13: *H. bacchus*, El Hierro, Frontera, 250m, 11/7/03, W.J. TENNENT (1075).



Fig. 14: *H. bacchus*, El Hierro, Frontera, 250m, 11/7/03, W.J. TENNENT (1076).

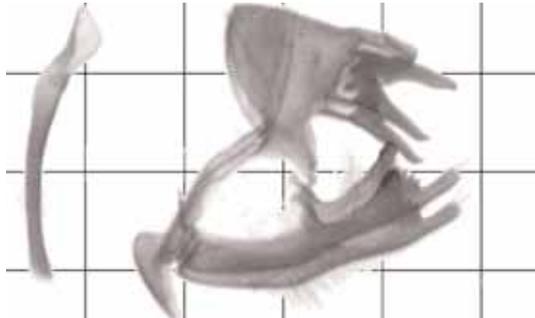


Fig. 15: *H. bacchus*, El Hierro, Frontera, 250m, 11/7/03, W.J. TENNENT (1077).



Fig. 16: *H. bacchus*, El Hierro, Frontera, 265m, 23/7/02, M. GASCOIGNE-PEES (1078).

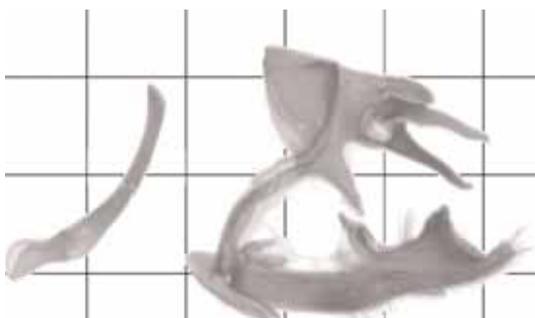


Fig. 17: *H. bacchus*, El Hierro, 9/7/04, e.o. D. JUTZELER (1195).

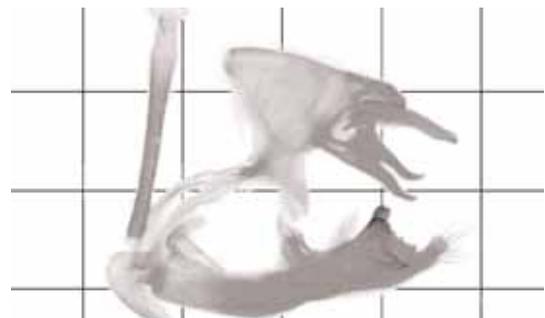


Fig. 18: *H. bacchus*, El Hierro, 9/7/04, e.o. D. JUTZELER (1262).



Fig. 19: *H. gomera*, La Gomera, Hermigua, 500m, 19/7/02, P.J.C. RUSSELL (1079).

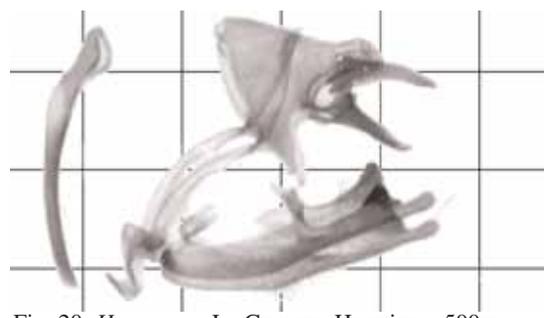


Fig. 20: *H. gomera*, La Gomera, Hermigua, 500m, 12/7/95, P.J.C. RUSSELL (1081).

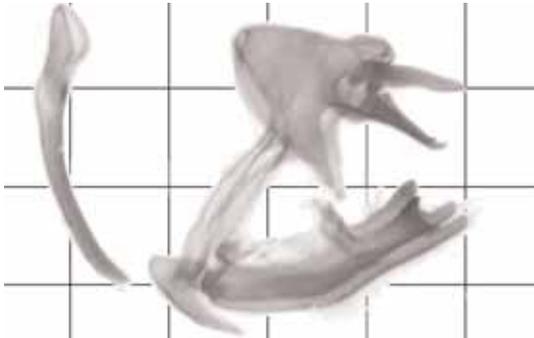


Fig. 21: *H. gomera*, La Gomera, Hermigua, 500m, 12/7/95, P.J.C. RUSSELL (1082).

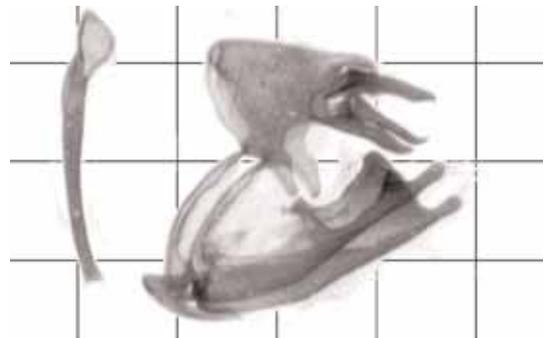


Fig. 22: *H. gomera*, La Gomera, 10/7/04, e.o. D. JUTZELER (1217).

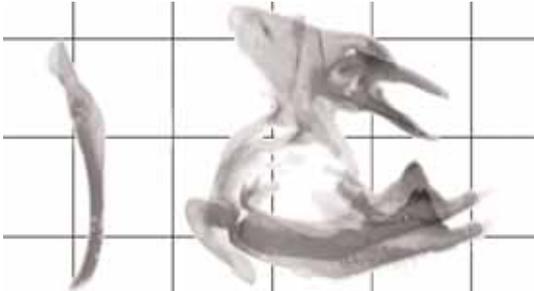


Fig. 23: *H. gomera*, La Gomera, 24-29/11/03, e.o. D. JUTZELER (1242).

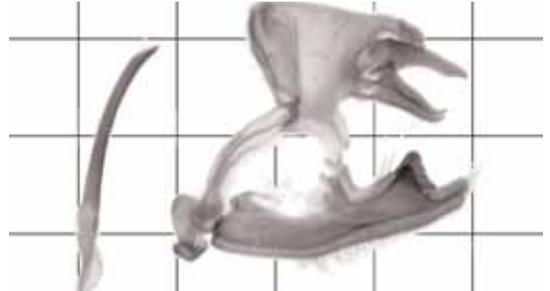


Fig. 24: *H. gomera*, La Gomera, 24-29/11/03, e.o. D. JUTZELER (1243).

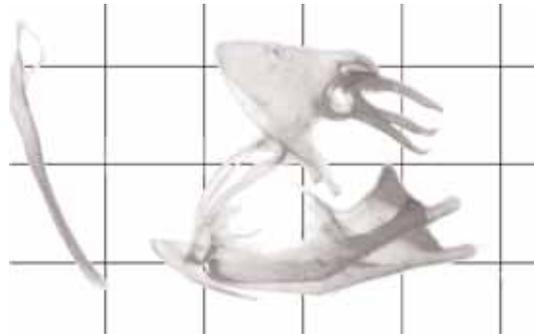


Fig. 25: *H. gomera*, La Gomera, 14/07/04, e.o. D. JUTZELER (1235).

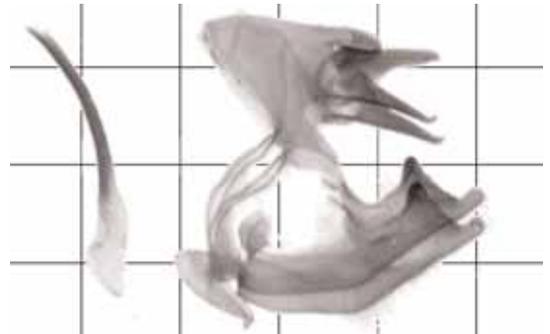


Fig. 26: *H. tilosi*, La Palma, 7/7/04, e.o. D. JUTZELER (1265).



Fig. 27: *H. tilosi*, La Palma, Barranco de la Madera, 550-650m, 22/7/02, P.J.C. RUSSELL (1100).

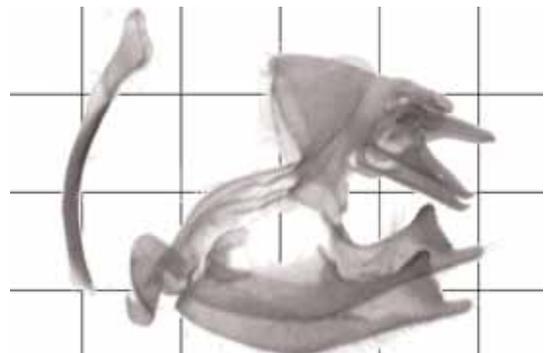


Fig. 28: *H. tilosi*, La Palma, Barranco de la Madera, 550-650m, 26/7/02, M. GASCOIGNE-PEES (1096).

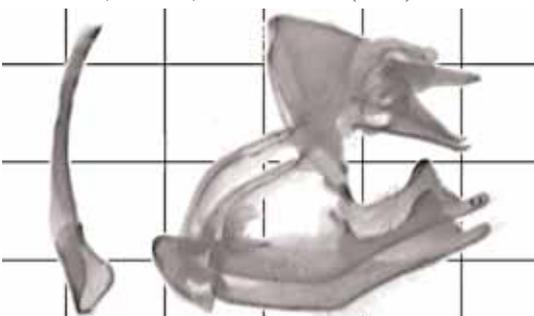


Fig. 29: *H. tilosi*, La Palma, Barranco de la Madera, 550-650m, 26/7/02, M. GASCOIGNE-PEES (1098).

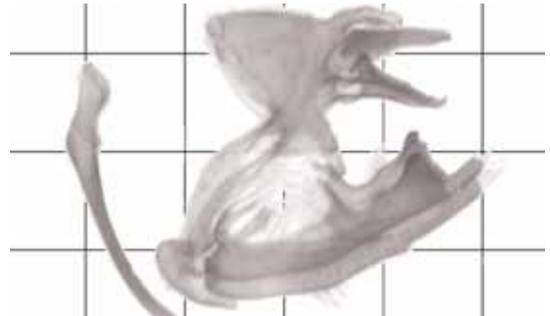


Fig. 30: *H. tilosi*, La Palma, Barranco de la Madera, 550-650m, 25/7/02, M. GASCOIGNE-PEES (1099).

Détails de l'extrémité de la valve

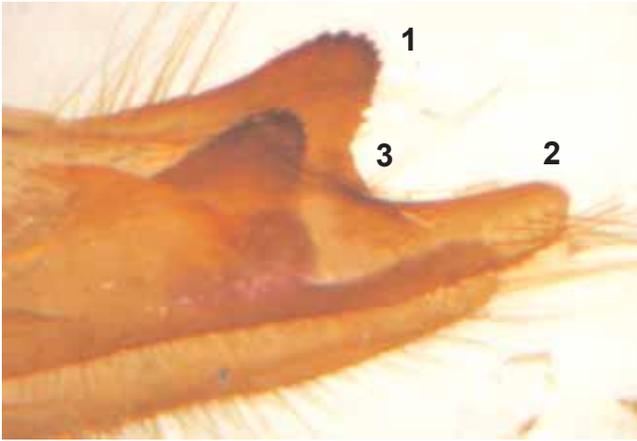


Fig. 1: *H. wyssii*, Tenerife (1095).

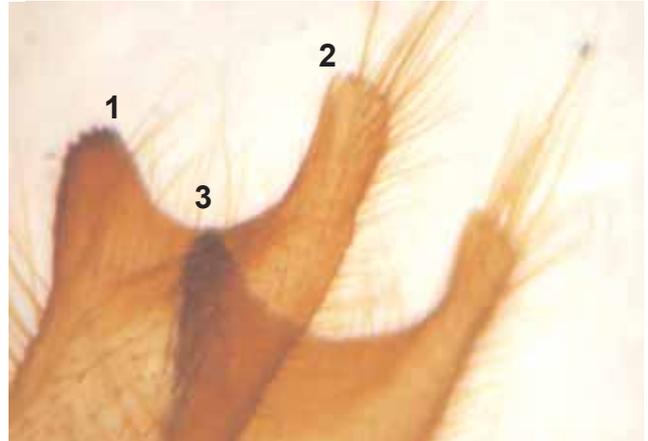


Fig. 2: *H. wyssii*, Tenerife (1094).

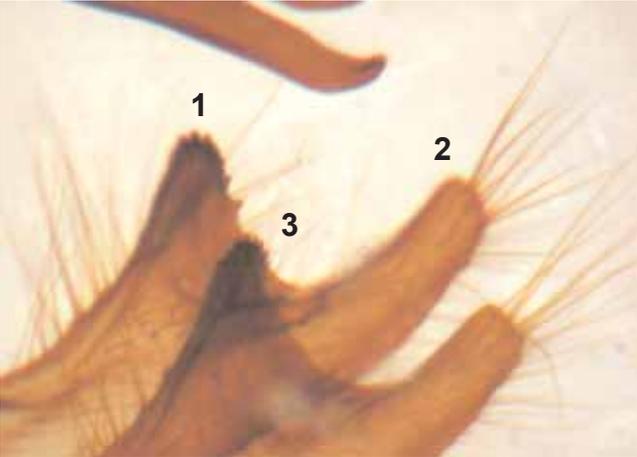


Fig. 3: *H. wyssii*, Tenerife (1201).

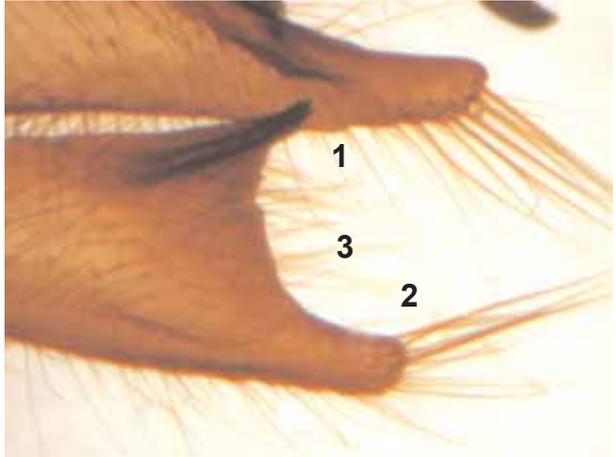


Fig. 4: *H. wyssii*, Tenerife (1213).

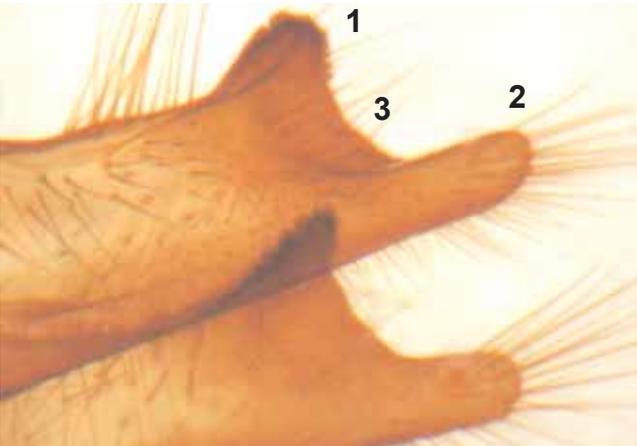


Fig. 5: *H. tamadabae*, Gran Canaria (1091).

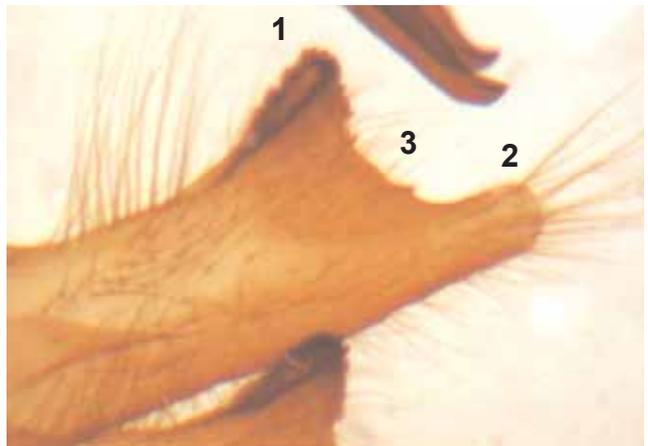


Fig. 6: *H. tamadabae*, Gran Canaria (1090).

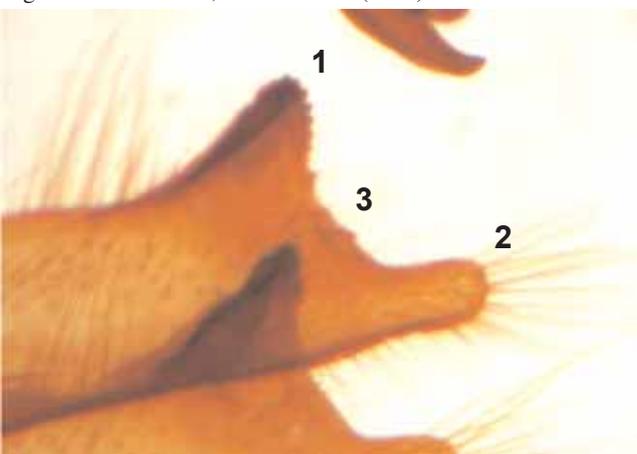


Fig. 7: *H. tamadabae*, Gran Canaria (1089).

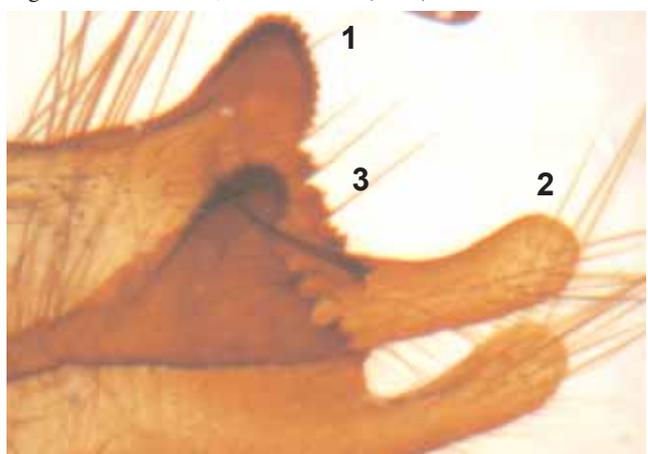


Fig. 8: *H. bacchus*, El Hierro (1075).

1 : processus dorsal

2 : bord apical

3 : prolongement terminal



Fig. 9: *H. bacchus*, El Hierro (1076).

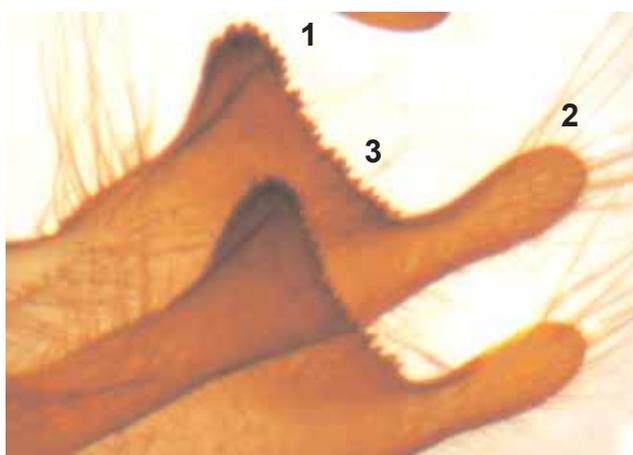


Fig. 10: *H. gomera*, La Gomera (1079).

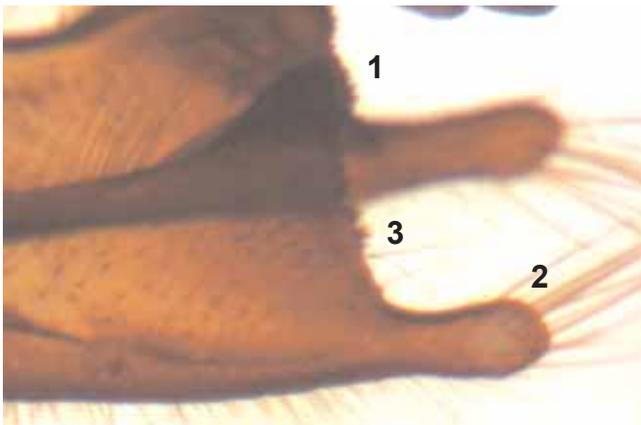


Fig. 11: *H. gomera*, La Gomera (1217).



Fig. 12: *H. gomera*, La Gomera (1080).

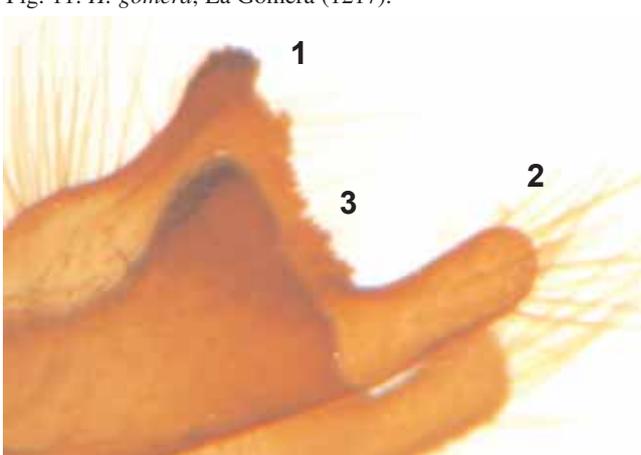


Fig. 13: *H. tilosi*, La Palma (1099).

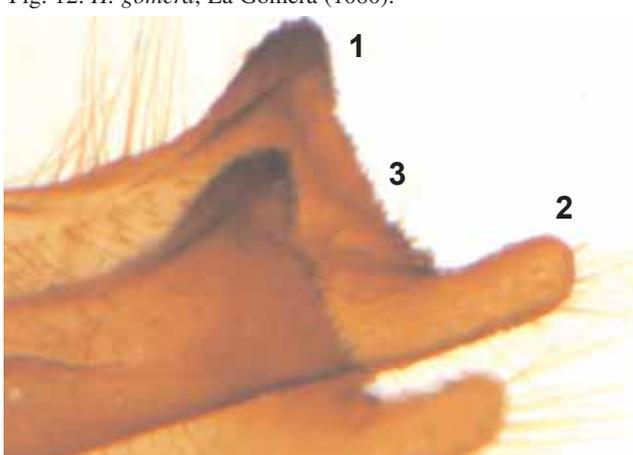


Fig. 14: *H. tilosi*, La Palma (1265).

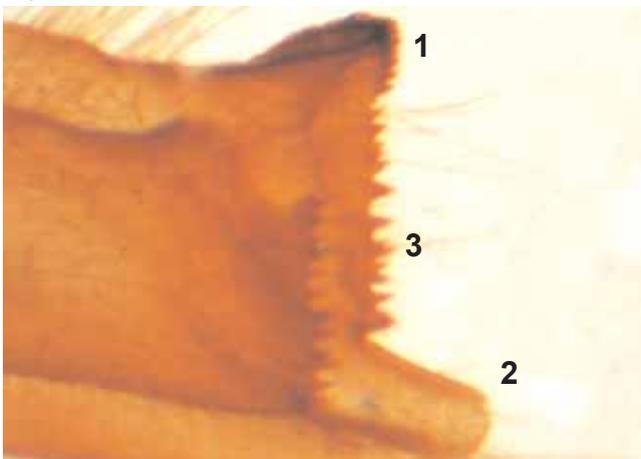


Fig. 15: *H. tilosi*, La Palma (1097).

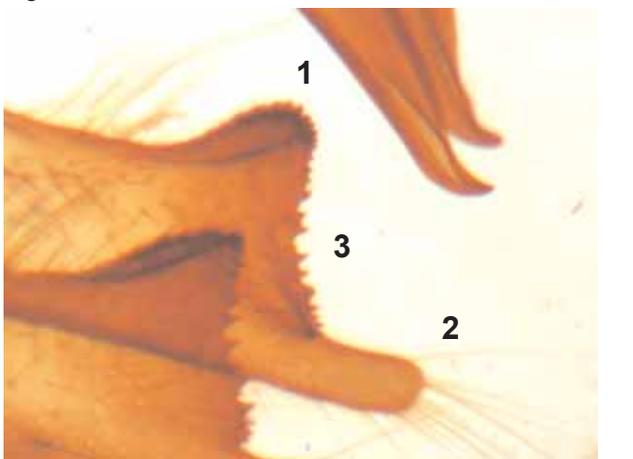


Fig. 16: *H. tilosi*, La Palma (1098).

Armatures génitales ♀♀

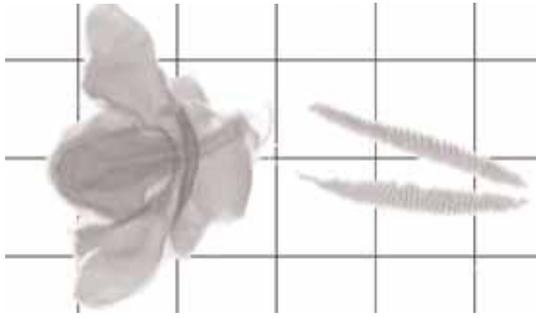


Fig. 1: *H. wyssii*, Tenerife, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1300).

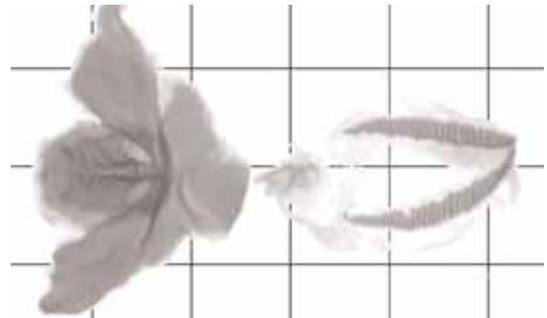


Fig. 2: *H. wyssii*, Tenerife, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1297).

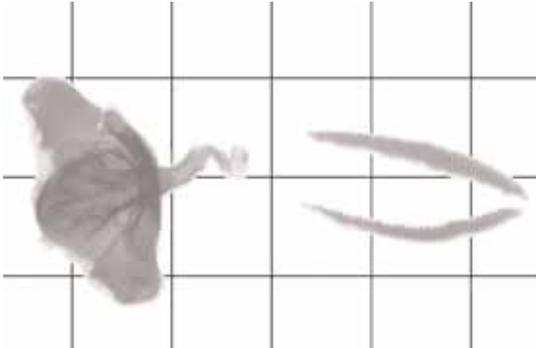


Fig. 3: *H. tamadabae*, Gran Canaria, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1302).

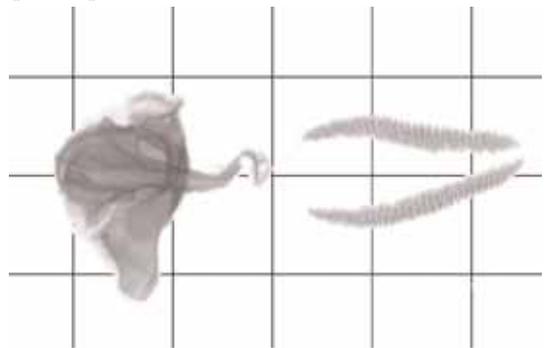


Fig. 4: *H. tamadabae*, Gran Canaria, Barranco Los Ahogaderos, 950m, 2/7/03, W.J. TENNENT (1088).

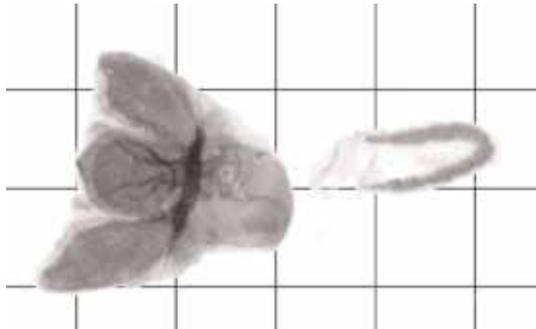


Fig. 5: *H. bacchus*, El Hierro, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1292).

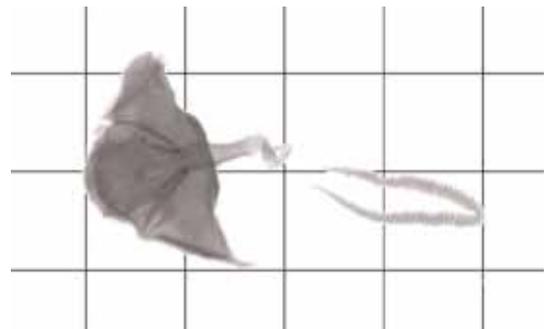


Fig. 6: *H. bacchus*, El Hierro, 16/07/04, e.o. D. JUTZELER (1194).

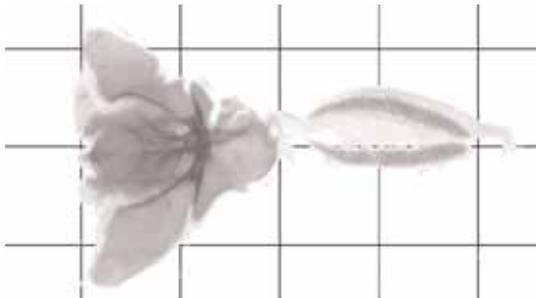


Fig. 7: *H. gomera*, La Gomera, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1306).

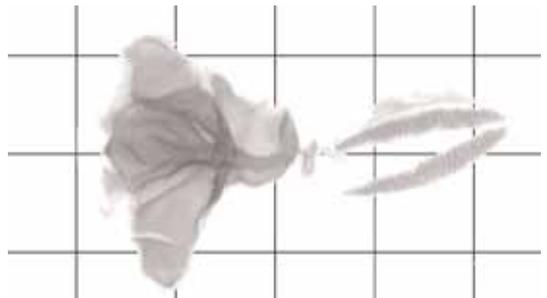


Fig. 8: *H. gomera*, La Gomera, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1307).

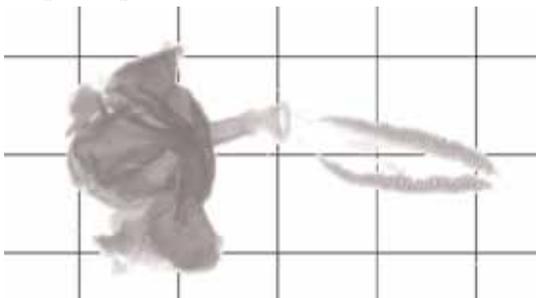


Fig. 9: *H. tilosi*, La Palma, juillet 2003, ♀ utilisée pour la ponte (1295).

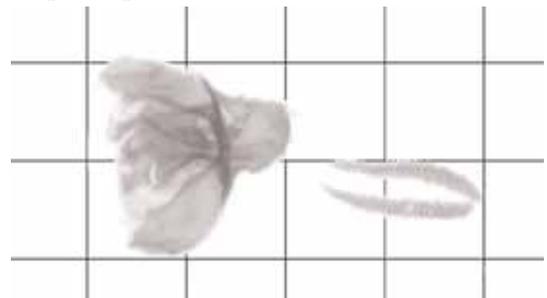


Fig. 10: *H. tilosi*, La Palma, 7/7/04, e.o. D. JUTZELER (1259).

observée déjà par KUDRNA (1977 : fig. 143, *H. wyssii wyssii*, Gran Canaria) et confirmée par WIEMERS (1991), fait qui avait induit ses auteurs à considérer les deux populations comme conspécifiques.

Contrairement aux deux taxons cités ci-dessus, *H. bacchus*, *gomer*a et *tilosi* des îles occidentales montrent un bord apical plutôt étendu et fortement dentelé formant une transition plutôt perpendiculaire avec le prolongement terminal. Chez *H. bacchus*, le bord du processus dorsal est muni de fines dents tandis que le bord apical est armé de nombreuses dents régulières. Le prolongement terminal est bien développé et présente une pointe enflée et abondamment couverte de longs poils. *H. gomer*a possède un plus petit processus dorsal dont le bord interne (du côté apical) forme une transition continue avec le bord apical, les deux étant munis de petites dents régulières sur toute la longueur. *H. tilosi* montre un processus dorsal plutôt faiblement sclérifié dont le bord interne passe sans discontinuité au bord apical, les deux étant munis de dents irrégulières. Le prolongement terminal est plutôt de forme cylindrique avec extrémité raccourcie. Selon WIEMERS (1991), *H. tilosi* présente le plus long appendice du tegumen (*uncus anticus*) qui dépasserait la moitié de la longueur de l'*uncus*. Les préparations de G.V. démontrent que cet appendice est très variable chez tous les cinq taxons. Sa longueur ne serait pas une marque distinctive certaine.

Armatures génitales ♀♀ : aucune population des différentes îles ne montre dans les armatures génitales ♀♀ des caractères spécifiques et constants permettant une détermination des cinq entités insulaires.

Obtention du matériel d'élevage

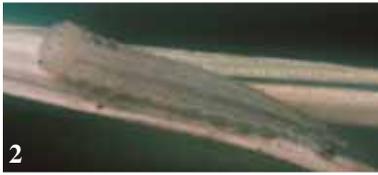
Au cours de l'été 2002, Peter RUSSELL visita 6 des 7 îles des Açores peuplées de populations du complexe d'*Hipparchia azorina* (RUSSELL *et al.*, 2005). Satisfait du bon résultat des pontes des ♀♀ de 8 stations dans ces 6 îles et de la conclusion satisfaisante de l'élevage en Suisse, il demanda à D.J. et Jim PATEMAN en Angleterre de participer aussi à un examen des états pré-imaginaux des cinq populations insulaires du complexe d'*H. wyssii*. P.R. s'occuperait de l'obtention du matériel d'élevage. Pour cela, il projetait un voyage d'environ un mois dans les cinq îles.

Une difficulté déjà rencontrée par WIEMERS (1991) s'opposa aussi à P.R. dès le début de son expédition. Dans l'île de Gran Canaria, première étape de son voyage, les ♀♀ capturées et mises en cage ne se montraient guère disposées à pondre. Comment s'occuper des activités de terrain et en même temps entretenir les ♀♀ dans plusieurs cages pendant des jours en les nourrissant, en régu-

lant la température et en les plaçant dans la pénombre par moments ? Il ne restait qu'à envoyer vivantes aux deux éleveurs les ♀♀ capturées dans l'espoir qu'elles survivraient à un voyage par colis postal pendant plusieurs jours sans aucune nourriture. Selon WIEMERS (1991 : 258) les imagos de *wyssii* seraient très résistants à la chaleur et pourraient survivre pendant des jours sans absorber de liquide. D.J. avait fait une expérience similaire avec un ♂ et une ♀ d'*H. fidia* : ces deux papillons furent gardés dans une cage placée derrière une fenêtre ensoleillée sans nourriture. Même au quatrième jour de captivité, ces papillons étaient encore actifs. La question pour P.R. était de savoir s'il fallait mouiller les tampons d'ouate dans les envois afin d'offrir aux papillons une source de liquide. L'envoi sec se révéla être une bonne solution. Afin de diminuer la durée de voyage des envois, P.R. les remit toujours au bureau de poste d'un aéroport. P. RUSSELL fit les annotations suivantes de l'obtention du matériel d'élevage :

Gran Canaria : séjours du 1^{er} au 5.VII.2003 et les 25 et 26.VII avec hébergement à San Bartolomé de Tirajana. Le 1.VII capture de 2 ♀♀ près d'Artenara à env. 1200 m. Celles-ci sont mises en cage avec des graminées plantées en pot. 2.VII. : capture de 3 autres ♀♀ dans un barranco (*cf.* note 3) près de Cercados de Arana à 930 m, mises dans une autre cage avec des graminées plantées. Le 5.VII, il n'y a que peu d'œufs dans la première cage, pondus probablement par une seule ♀ tandis qu'il n'y a aucun œuf dans l'autre cage. Contrairement aux ♀♀ du complexe d'*azorina* qui avaient pondus des centaines d'œufs en très peu de temps, les rendements obtenus par la ponte des ♀♀ de *tamadabae* furent faibles. Le 8.VII, 8 œufs furent envoyés à D.J. et 4 ♀♀ enveloppées dans de l'ouate humide à Jim PATEMAN en Angleterre. À l'arrivée en Angleterre 5 jours plus tard, ces ♀♀ étaient mortes. L'île dut être visitée une fois de plus. La capture réussie de plusieurs ♀♀ dans le barranco près de Cercados de Arana en fin d'après-midi le 25.VII autorisa l'envoi de 4 individus à D.J. et à J.P. le 28.VII depuis Tenerife.

El Hierro : séjour du 6 au 11.VII.2003 avec hébergement à Frontera. 6.VII : première observation de *bacchus* aux environs de Opié del Risco près de Frontera à env. 270 m. 7.VII : capture de 2 ♀♀ dans le vignoble en dessous des falaises près de Frontera, ♀♀ qui furent placées en cage avec des graminées plantées en pot. Capture d'autres ♀♀ sur les mêmes sites les 9.VII et 11.VII. Le 14.VII envoi de 16 œufs et 4 ♀♀ à D.J. et de 4 autres ♀♀ à J.P. en Angleterre à partir de la Gomera. Les papillons furent soigneusement placés en papillotes «à sec» dans une boîte en matière plastique et celle-ci placée dans une enveloppe rembourrée. 3 ♀♀ arrivèrent vivantes en



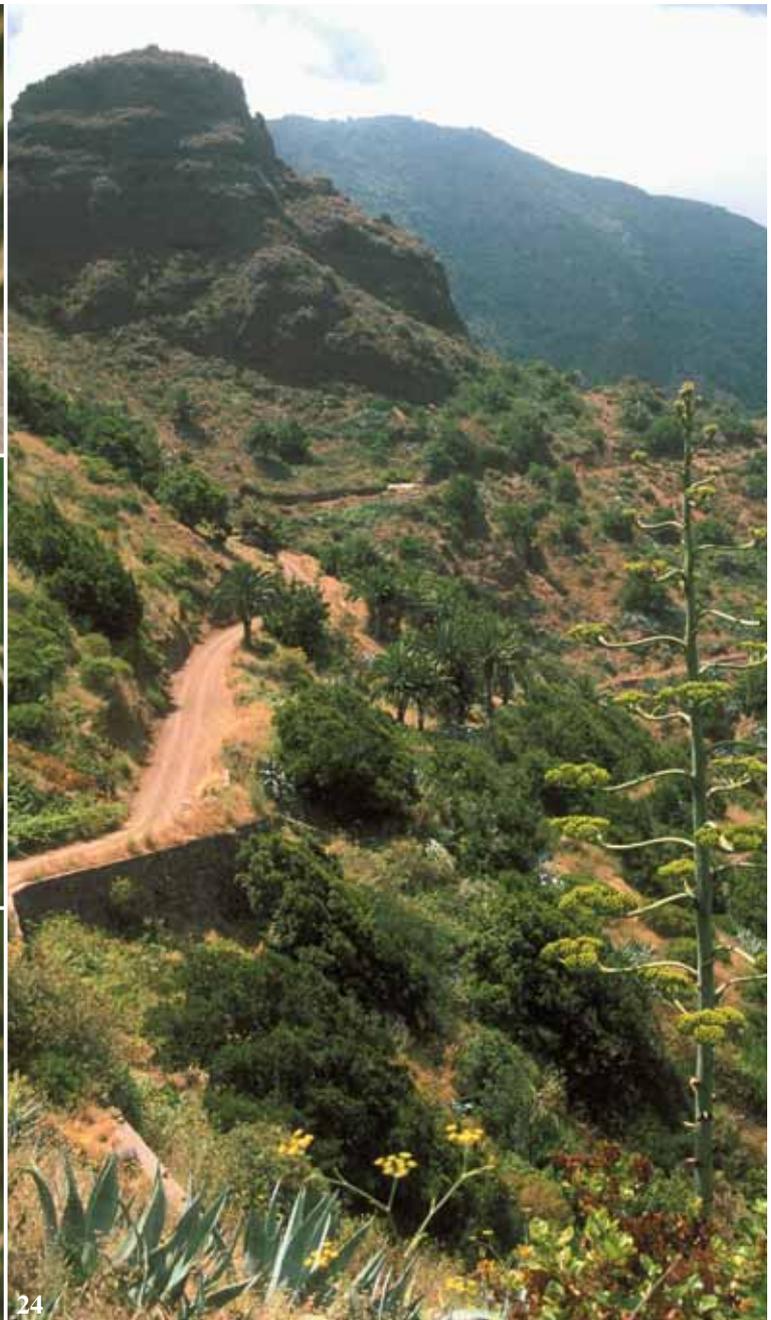
Angleterre et plusieurs étaient encore en bon état à leur arrivée à Effretikon le 16.VII.03.



PLANCHES 10,11 : photos d'élevage d' *H. gomera* de l'île de **La Gomera**. 1 : œufs ; 2 : chenille néonate ; 3 : L1 avancée ; 4 : L2 ; 5,6 : L3 ; 7 : L4 ; 8 : ♂ ; 9 : ♂ ; 10 : capsule céphalique d'une chenille adulte ; 11-13 : des chysalides en différentes vues ; 14 : abdomen d'une chenille L5 ; 15-20 : chenilles adultes ; 21-23 : ♀♀. De toutes les séries d'élevage, celle de *gomera* produisit le plus grand nombre d'imagos. Une variation individuelle importante se présenta, visible dans la grandeur des ocelles et dans l'extension des écailles blanches des ailes. La ♀♀ de la fig. 23 est un individu avec coloris extrême ; 24 : pente broussailleuse en amont d'Hermigua située à 500-550 m. Il s'agit d'un habitat de reproduction d' *H. gomera*. Photos : John TENNENT (24) et D. JUTZELER (reste)

La Gomera : séjour du 12 au 16.VII.2003 avec base à Hermigua. Le 13.VII, découverte d'une population d' *H. gomera* le long d'un sentier traversant un terrain couvert de buissons au sud et en amont d'Hermigua entre 500 et 570 m. 2 ♀♀ furent prises et mises en cage. 3 autres ♀♀ furent prélevées le 15.VII, dans la même station. Capture de 3 autres ♀♀ le 16.VII. Sur place, les ♀♀ ne se montraient pas du tout disposées à pondre. Le 17.VIII, 4 ♀♀ sont emballées et expédiées à D.J. et à J.P. D.J. reçut son envoi le 21.VII avec 2 ♀♀ en bon état, 1 ♀ affaiblie et 1 ♀ morte.

La Palma : séjour du 17 au 22.VII.2003 avec camp basé aux environs de Los Cancojos. Le 18.VII, une première ♀ encore intacte est libérée d'une toile d'araignée au barranco del Rio de las



Nieves à 550 m. Le 19.VII observation de plusieurs ♂♂ au barranco de la Madera à 550-600 m mais pas de ♀♀. Le 20.VII on note une ♀ de *tilosi* près de Tagoja à 1800 m. Récolte de plusieurs ♀♀ au barranco de la Madera le 21.VII en fin d'après-midi. Le 22.VII, 31 œufs d'une ponte provenant de la ♀ capturée le 18.VII sont fixés au tulle de la cage et sont envoyés à D.J. L'après-midi du même jour, 2 autres ♀♀ sont capturées au barranco de la Madera. Le 23.VII, envoi de 4 ♀♀ à l'aéroport de Tenerife pour D.J. À l'arrivée chez lui le 29.VII, 2 ♀♀ sont mortes, une est affaiblie et une seule est encore en état de pondre.

Tenerife : séjours les 23, 25 et le 28.VII.2003 avec hébergement à Puerto de la Cruz. Le 24.VII, capture de 6 ♀♀ le long de la route TF24, entre Montaña Colorada et Montaña Cruzita à 1750-2000 m. Le 25.VII, récolte d'autres ♀♀ le long de cette route. Toujours le même jour, 4 ♀♀ sont emballées pour D.J. et J.P. et ramenées en avion en Angleterre par John W. TENNENT avant d'être réexpédiées par la poste britannique. Les ♀♀ destinées à D.J. arrivent à Effretikon le 30.VII. Une est blessée et les autres encore en état de pondre. Le 29.VII, P.R. rentra en Angleterre avec 3 ♀♀ de Gran Canaria et 3 ♀♀ de Tenerife. Celles-ci furent mises en cage avec *Festuca ovina* en pot et souvent humidifiées avec de l'eau chaude. La ponte se fit surtout sur le tulle de la cage pendant les 2-3 semaines suivantes.

Méthode d'élevage

En été 2002, Martin GASCOIGNE-PEES visita l'île de La Palma et envoya à D.J. des œufs d'*Hipparchia tilosi* lui donnant ainsi une première occasion d'expérimenter cet élevage. Au dernier stade larvaire, le développement des chenilles de *tilosi* se mit à stagner. Elles avaient été nourries de *Festuca* sp. depuis leur naissance et cette graminée n'était apparemment pas suffisamment nourrissante pour leur permettre de terminer leur développement larvaire. Serait-il possible de trouver une nourriture alternative qui serait mieux tolérée par les chenilles plus matures du groupe d'*H. wyssii* ? M. GASCOIGNE-PEES lui conseilla d'alimenter les chenilles adultes avec *Dactylis glomerata*. Il avait ainsi élevé une partie de son matériel de *tilosi* et obtenu un bon résultat lorsqu'il avait offert à ses protégées cette graminée commune dans les prés. Cette expérience positive rassura D.J. pour l'élevage du matériel que P. RUSSELL lui fournirait.

Tous les envois destinés à D.J. arrivèrent à Effretikon 2 à 6 jours plus tard et, heureusement, tous contenaient au moins 1 ♀ capable de pondre. Les papillons qui venaient d'arriver furent aussitôt nourris d'une solution de miel et mis en cage. Les individus affaiblis furent mis en alcool dans le but

de les conserver pour des examens génétiques postérieurs. Le matin, les cages occupées par les ♀♀ étaient placées derrière une «fenêtre à fleurs» («Blumenfenster» en Suisse) de la chambre exposée au sud-est. Le jour, les cages étaient déplacées à l'intérieur de l'appartement où les ♀♀ étaient protégées de la chaleur caniculaire de l'été 2003 et placées en fin d'après-midi derrière la fenêtre de la cuisine exposée au nord-ouest. Ce rythme se révéla conforme aux besoins naturels des ♀♀. Surtout le matin et le soir, les ♀♀ de toutes les cinq séries pondaient abondamment sous la lumière faible du soleil derrière les deux fenêtres, totalisant à la fin au moins 100 œufs par série et jusqu'à plusieurs centaines. La ponte des ♀♀ commença souvent peu après leur mise en cage ou au plus tard après quelques jours. Une partie des ♀♀ captives restèrent en vie pendant plusieurs semaines.

Les œufs furent transférés à l'intérieur des touffes de *Festuca* sp. plantées en pot. Nous fûmes surpris de constater que les séries des cinq îles obtenues en 2003 produisirent des chenilles à développement précoce avec émergence de quelques imagos entre octobre 2003 et janvier 2004 à l'exception de celle de *bacchus* (El Hierro) dont les chenilles dépérirent au plus tard à l'état adulte.

De même une majorité des chenilles d'*H. tamadabae* (Gran Canaria) et de *tilosi* (La Palma) tendaient à se développer précocement. Les graminées plantées en pot, occupées par le reste des chenilles à développement lent des différentes séries, furent placées dans la serre du balcon⁽¹²⁾ de D.J. Les élevages furent ainsi à l'abri du gel pendant l'hiver. Dix pots plantés de *Dactylis glomerata* furent préparés en février 2004. Les chenilles de toutes les séries y furent transférées le 18.III.2004. À ce moment, l'herbe avait déjà commencé à pousser. Les chenilles de toutes les séries consommèrent volontiers *D. glomerata*. Comme le printemps de 2004 fut souvent humide et frais, les élevages furent placés à la chaleur sous des lampes installées derrière la fenêtre à fleurs. En outre, les élevages furent déménagés sur le balcon vitré de l'appartement de la mère de D.J. Il fut décidé de forcer les chenilles suite à l'observation répétée de chenilles adultes malades parmi celles d'*H. gomera* (La Gomera), présentant au début des taches noires sur le corps avant de mourir plus tard.

(12) Cette construction en plexiglas fut figurée et expliquée dans l'étude du complexe d'*Hipparchia azorina* par RUSSELL, JUTZELER et VOLPE. La photo se trouve à la page 201 de la partie 1.1 de ce travail publié dans *Linneana Belgica*, pars XIX, n° 5 (2004).

D. glomerata en culture atteignit une hauteur de 80 cm dans les pots. Les touffes de cette herbe déterrées en avril et mai dans le but de remplacer les graminées précédemment broutées par les chenilles étaient parfois encore plus hautes. Cette graminée dépassa aussi les parois en plexiglas de la serre sur balcon. D'autre part, les plus grandes chenilles montaient de préférence jusqu'à l'extrémité des feuilles et sur les panicules vertes pour se nourrir. Comme maintes chenilles tombèrent plusieurs fois du haut de leur plante lors de leurs déplacements nocturnes, D.J. emboîta plusieurs cylindres en matière PET l'un dans l'autre, formant ainsi un tube dont le cylindre le plus bas fut placé au bord du vase et dont l'ouverture supérieure se trouvait au niveau des plus hautes panicules. Des chenilles adultes de chaque série furent séparées et préparées pour la photographie de la capsule céphalique et de l'abdomen au microscope électronique à balayage.

Les chenilles de toutes les séries se chrysalidèrent en s'enterrant superficiellement. Pour faciliter la nymphose, la surface du sol autour des touffes en pot fut ameublie et couverte d'une couche de copeaux ligneux. À l'approche de



FIG. 4 : les ♀♀ du complexe *wyssii* des 5 îles séparées pour la ponte dans 5 cages placées derrière la fenêtre de la cuisine de D. JUTZELER dans la lumière du soleil de fin d'après midi.

FIG. 5 : les élevages des chenilles de D.J. se composaient au printemps 2004 de 8 pots plantés de *Dactylis glomerata*, nourriture unique de toutes les séries examinées du groupe *wyssii* à partir de mars 2004. Les câbles de chauffage servant à élever la température dans la serre du balcon pendant les mois d'hiver sont bien visibles.

Photos : D. JUTZELER



FIG. 6 : ♀ d'*H. wyssii* fraîchement éclosé qui vient d'étendre ses ailes, suspendue dans la litière de *Dactylis glomerata* en culture.

Photo : D. JUTZELER.

l'éclosion des papillons, les tiges des graminées furent coupées à une hauteur de 20 cm permettant de placer un cylindre en matière PET haut de 30 cm sur le vase, l'ouverture supérieure étant fermée avec une pièce de tulle. Pour déplier les ailes, la plupart des imagos émergents se cramponnèrent aux tiges de *D. glomerata* juste au-dessus du fond. Après le séchage des ailes, les imagos furent mis au réfrigérateur afin de les calmer et les conserver vivants et en bon état jusqu'au moment de leur photographie. Chacune des cinq séries d'élevage produisit des imagos des deux sexes.

Rapports d'élevage

H. wyssii : chez D.J., la ponte débuta dès le 30.VII.03, jour de l'arrivée de l'envoi des ♀♀, terminant le 16.VIII avec la mort des deux dernières ♀♀ captives. Les 3 ♀♀ avaient pondu plus d'une centaine d'oeufs. La première chenille L1 fut observée le 5.VIII. Le 24.VIII une partie des chenilles se trouvait au stade L2. Le 13.IX il y avait des chenilles aux stades L2 à L5, la majorité cependant au L3. Les plus grandes étaient des **chenilles à développement précoce**. Celles-ci furent séparées et forcées par exposition à la chaleur de lampes. Une chrysalide fut découverte le 5.X sous les copeaux superficiels du vase. 2 ♂♂ émergèrent le 20.X, 1 ♀ le 18.XI, 1 ♀ le 16.XII et encore 1 ♂ et 1 ♀ au début de janvier 2004. Encore 4 chenilles L5 et 2 chrysalides étaient présentes le 1.I.2004. Ce matériel ne donna aucun autre imago. **Chenilles à développement lent** : le 17.X, 48 chenilles peuplant les élevages du balcon furent comptées : 3 au stade L2, 38 au L3 et 7 au L4. Le 1.I.2004, il y en avait 45 : 19 au stade L3 et 26 au L4 et le 7.III il y en avait 38 : 11 au L3, 26 au L4 et 1 au stade L5. Le 18.III, jour du déplacement des chenilles sur *Dactylis glomerata*, 37 individus furent notés : 2 L3, 30 L4 et 5 L5, et le 18.IV encore 35 : 3 L4 et 32 L5. Le 12.V, il y avait 19 chenilles adultes (L5), 3 pré-chrysalides et 2 chrysalides. Le 26.V, 3 chenilles s'alimentaient encore et plusieurs chrysalides

enterrées superficiellement furent trouvées. Le 5.VI les chenilles arrêtaient de se nourrir. 7 ♂♂ et 5 ♀♀ émergèrent du 7.VI au 30.VI.2004. Somme toute, l'élevage du matériel de cette population réussit facilement. Une tendance nette à se développer lentement avec ralentissement en hiver était évidente.

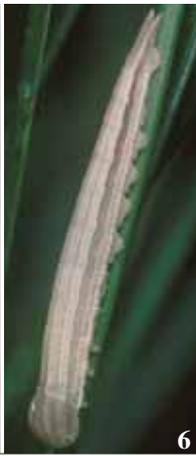
H. tamadabae, 1^{ère} série : le 11.VII.03, 7 œufs et une chenille fraîchement éclos originaire de la première collecte de P.R. dans cette île arrivèrent chez D.J. Le 29.VII, au moins 3 chenilles se trouvaient au stade L2 et le 12.VIII, 4 au stade L3 et 1 au L4. Le 24.VIII, 1 des 5 chenilles était au stade L3, 3 au L4 et 1 au L5 et le 13.IX encore 4 au 5^{ème} stade furent notées. Le 21.IX, il y avait 2 pré-chrysalides et le 5.X, 2 chrysalides furent découvertes sous les copeaux couvrant la terre dans le vase. 1 ♀ éclôt le 18.X.04. De la 2^{ème} collecte remise le 28.VII, 4 ♀♀ arrivèrent chez D.J. le 31.VII. Jusqu'au 10.VIII, les ♀♀ pondirent 141 œufs. Encore 2 ♀♀ étaient en vie à cette date. Les chenilles commencèrent à éclore le 13.VIII en consommant le chorion presque entièrement. Le 30.VIII de nombreuses chenilles au stade L2 étaient montées sur les brins d'herbe à 14 heures 40 pour se nourrir. Le 13.IX, des chenilles aux stades L2, L3 et L4 furent notées. Même les chenilles de cette 2^{ème} série semblèrent se développer précocement. 6 ♂♂ et 7 ♀♀ émergèrent du 12 au 25.XI.03, 1 ♂ au début de décembre et un autre ♂ le 6.I.2004. À l'occasion d'un contrôle en mai 2004, D.J. découvrit une chrysalide dans le substrat d'un vase occupé par des chenilles d'*H. wyssii* à différents stades. Cet individu était passé inaperçu et devait avoir hiberné à l'état de jeune chenille parmi celles de *wyssii*. De cette unique nymphe éclot une ♀ le 1.VII.04.

H. gomera : 3 des 4 ♀♀ remises le 17.VII.03 et arrivées à Effretikon le 21.VII étaient encore en bonne condition pour la ponte. Bien plus de 200 œufs avaient été pondus le 30.VII. Les premières chenilles néonates furent observées le 5.VIII. Le 24.VIII la plupart des chenilles étaient au stade L1 et quelques unes au L2. Le 13.IX elles se trouvaient majoritairement au stade L2 et quelques unes au L3. À l'occasion du contrôle le 17.X, on compta 114 chenilles de toutes les phases larvaires : 2x L1, 60x L2, 38x L3 ; 6x L4, 8x L5. Les plus grandes furent considérées comme des **individus à développement précoce** et séparées afin de forcer leur croissance sous une lampe chauffante installée derrière la fenêtre à fleurs. Le 2.XI, on nota des chrysalides. Du 22.XI au 16.XII émergèrent au total 5 imagos : 4 ♂♂ dont 2 étaient malformés ainsi qu'une ♀. Le 1.I.04, 110 **chenilles hibernantes** furent comptées, longues de 1-1,5 cm et donc à rattacher à un stade larvaire intermédiaire. Le 7.III.2004, encore env.

100 étaient présentes : 1 au stade L2, la majorité au L3 et peu de spécimens au L4. Le 19.III, on dénombra 106 chenilles. Celles-ci furent placées sur 4 touffes de *Dactylis glomerata* en pot. Lors d'un contrôle des 4 pots les 16 et 18.IV, 85 individus furent retrouvés : 3 au stade L3, 66 au L4 et 16 au L5. Environ 60% des chenilles L4 étaient en pré-mue L4/L5. Le 12.V, on compta encore 71 chenilles : 25x L4 et 46x L5 et en plus 7 chenilles malades. Le 26.V, une chenille enterrée fut découverte tandis que le reste n'avait pas encore cessé de s'alimenter. Un contrôle le 27.V mit à jour trois chrysalides. Les 5 et 12.VI, 10 chenilles montèrent sur l'herbe pour se nourrir et le 20.VI, il y en avait encore 7. Au moins 11 ♂♂ et 12 ♀♀ éclore le 30.VI au 1.VIII.

H. bacchus : les 4 ♀♀ remises le 14.VII.03 arrivèrent chez D.J. le 16.VII avec 16 œufs pondus dans les papillotes pendant le transport. À peine arrivées, les ♀♀ continuèrent à pondre. Le 21.VII, on dénombra déjà 125 œufs dont de nombreux étaient fixés aux brins d'herbe. L'éclosion de la première chenille fut notée le 23.VII. Les œufs pondus à Effretikon donnèrent les premières chenilles après une incubation de 11 jours. Le chorion fut consommé partiellement. Le 12.VIII, on nota plusieurs chenilles qui s'alimentaient. Le 24.VIII, la présence de chenilles aux stades L1, L2 et L3 fut notée et le 13.IX les stades L2, L3 et L4. Le 17.X on a compté 32 chenilles à tous les stades larvaires : 1x L1, 13x L2, 14x L3, 3x L4 et 2x L5. Les chenilles L4 et L5 apparemment destinées à un **développement précoce** furent séparées et élevées sous des lampes chauffantes. Tous les individus forcés périrent. Le contrôle des **élevages de chenilles hibernantes** sur le balcon le 1.I.04 permit de trouver 26 spécimens d'une taille de 10-15 mm ce qui correspondrait au stade L3. Le 6.III, 28 chenilles furent comptées : 2x L2, 23x L3 et 3x L4. Parmi celles-ci, plusieurs se trouvaient dans une phase de pré-mue. Le 18.IV, on compta 26 chenilles : 21x L4 (dont plusieurs individus dans la phase pré-mue L4/L5), 5x L5. Le 27.V, 17 chenilles L5 et une pré-chrysalide furent répertoriées. Le 5.VI, 11 chenilles montaient sur les graminées

→
 PLANCHE 12 : photos d'élevage du taxon d'*H. bacchus* d'El Hierro : 1 : œufs ; 2 : chenille néonate ; 3 : L1 avancé ; 4 : L2 ; 5 : L3 ; 6 : L4 précoce ; 7 : ♂ ; 8 : ♀ ; 9 : capsule céphalique d'une chenille adulte (L5) ; 10,11,14-16 : chenilles au stade L5. Celle représentée fig. 10 s'est développée rapidement et fut nourrie exclusivement de *Festuca*. Toutes les autres ont hiberné et furent nourries de *Dactylis glomerata* au printemps, alimentation responsable de leur robe teintée de brunâtre. Les chenilles se reposant à la base de *Dactylis glomerata* (fig. 16) sont bien camouflées sur les feuilles sèches de cette graminée ; 12 : L4 avancé ; 13 : l'abdomen d'une chenille adulte ; 17-19 : chrysalide en différentes vues. Photos : D. JUTZELER



pour se nourrir, le 11.VI 8 et le 20.VI encore 4. Le 9.VI, 4 chrysalides vivantes et une morte furent déterrées. 6 ♂♂ et 4 ♀♀ éclore du 27.VI au 4.VIII.

H. tilosi : le 20.VII.03, P.R. posta 31 œufs qui arrivèrent chez D.J. le 20.VII.03. P.R. envoya également 4 ♀♀ le 23.VII, que D.J. reçut le 29.VII. À l'arrivée, 1 seule ♀ était encore en bonne condition, une autre affaiblie et 2 mortes. La seule ♀ encore intacte commença à pondre à partir du 1.VIII. Le 10.VIII, elle avait produit 103 œufs et 5 jours plus tard, elle était trop affaiblie et mourut. La première chenille commença à se nourrir le 12.VIII. Ce lot d'élevage tendait fortement à la formation de chenilles à développement précoce. Ainsi, des chenilles à tous les stades larvaires furent observées le 17.X : 1x L1, 12x L3, 4x L4 et 7x L5. Les individus L4 et L5 furent séparés et élevés sous des lampes afin d'augmenter la température. Une chrysalide fut trouvée le 9.XI. Du matériel précoce résultèrent 5 ♂♂ éclos les 23.XI, 25.XI, 20.XII et au début de janvier 2004. Une seule ♀ mal développée écloit au début de décembre. Le 1.I.04, D.J. compta 13 chenilles hibernantes sur son balcon : 1 au stade L1 et le reste aux stades L3 et L4. Le 7.III, encore 12 chenilles mesurant de 15 à 20 mm étaient en vie. La détermination certaine du stade larvaire était impossible à cause de la variation considérable de la largeur de la tête des chenilles. Le 18.III, les 12 chenilles furent transportées sur *Dactylis glomerata*. Le 18.IV, encore 7 chenilles au stade L4 et 2 au L5 furent comptées dont deux assurément en train de mourir. Le 25.IV, 1 chenille au stade L4 et 7 au L5 furent totalisées et le 14.V encore 6 adultes. Le 5.VI, encore 2 chenilles montèrent sur l'herbe pour se nourrir, une seule le 12.VI et deux le 20.VI. 1 ♂ émergea le 10.VI et deux autres ♂♂ le 7.VII.

Remarques sur la biologie des cinq taxons insulaires

Tous les lots d'élevage du groupe de *wyssii* élevés en 2003/04 tendaient à constituer une 2^{ème} génération précoce, phénomène le plus prononcé chez *H. tamadabae*, suivi de *tilosi*, *wyssii*, *gomera* et *bacchus*. Pour les raisons suivantes, il ne semble pas que la formation d'une 2^{ème} génération soit possible dans les conditions naturelles :

1) tous les imagos élevés de la seconde génération n'émergèrent que vers la fin de l'année 2004, c'est-à-dire à partir de la mi-octobre jusqu'au début de janvier, ainsi les 16 imagos d'*H. tamadabae* du 18.X.03 au 6.I.04, les 5 d'*H. tilosi* du 23.XI.03 au 1.I.04, les 6 d'*H. wyssii* du 20.X.03 au 5.I.04 et les 5 d'*H. gomera* du 22.XI au 16.XII.03 ;

2) l'existence ordinaire d'une seconde génération de *wyssii* nécessiterait la présence de grami-

nées nourricières vertes en été, condition qui ne serait guère remplie dans les 5 îles ;

3) une seconde génération en fin d'été qui réussirait à se reproduire impliquerait une émergence plus précoce de la première génération ce qui demanderait un développement larvaire accéléré après l'hibernation. En fait, les chenilles de toutes les séries d'élevage se développaient assez lentement après l'hibernation. Même l'unique imago ♀ d'*H. tamadabae* issu d'une chenille hibernée n'émergea pas avant le 1.VII.04 bien que le matériel d'élevage de ce taxon ait été particulièrement enclin à former une seconde génération. Même les imagos des autres taxons issus des chenilles ayant hiberné émergeaient plutôt tardivement en 2004 : ceux d'*H. wyssii* du 7.VI au 30.VI, d'*H. gomera* du 30.VI au 1.VIII, d'*H. bacchus* du 27.VI au 4.VIII et ceux d'*H. tilosi* du 10.VI au 7.VII.04 ;

4) il est vrai que la présence tardive des ♀♀ du complexe *wyssii* est citée dans la littérature. En vérité, il s'agirait d'une augmentation de l'activité des ♀♀ de l'unique génération pondant surtout en fin d'été. Même l'hypothèse de l'émergence d'une 2^{ème} génération à basse altitude nous semble improbable car la différence d'altitude entre les populations «hautes» et «basse» ne peut engendrer qu'un décalage d'une ou deux semaines au plus des périodes de vol respectives. À cause de températures plus élevées à basse altitude, l'émergence plus précoce serait compensée dans les conditions naturelles par une phase d'activité réduite des papillons en corrélation avec une maturation retardée des œufs dans les ovaires. Les chenilles à développement lent proviendraient plutôt d'œufs pondus tardivement.

La formation d'une génération partielle chez D.J. pourrait s'expliquer par l'envoi des ♀♀ capturées dans la nature et enfermées dans des papillotes pendant des jours, l'alimentation abondante des ♀♀ avec du miel délayé dès leur arrivée et les températures caniculaires en Suisse. Certains jours d'août 2003, la chaleur atteignit 35 et 36° C sur le balcon de D.J. Ainsi le matériel d'élevage de *Lysandra nufrellensis* de Corse envoyé par Martin GASCOIGNE-PEES et chez D.J. à l'état d'œuf les 4 et 6 août 2003 produisit une seconde génération partielle dont les 17 imagos éclore du 21.IX au 14.X (cf. *Linn. Belg.* 20 (5) : 180-192).

L'élevage d'*H. tilosi* que D.J. avait fait en 2002/03 avec du matériel obtenu par Martin GASCOIGNE-PEES correspondrait plutôt à un développement «normal» comme il se déroulerait dans les habitats naturels. Le 26.VII.02, notre spécialiste britannique captura une ♀ de cette population dans le Barranco de la Madera à 500-1000 m. La ponte ne commença pas avant septembre. Par courrier postal D.J. obtint 25 œufs de cette ♀. Les chenilles éclore après une incubation de quelques

jours. Après avoir consommé une partie du chorion, elles restaient cependant immobiles sur les brins de leur touffe de fétuque pendant les trois semaines suivantes, indice d'une diapause au stade L1 pour se prolonger jusqu'au début des précipitations hivernales. Elles commencèrent à s'alimenter le soir du 21.X.02. Le 2.XI, plusieurs individus furent observés se nourrissant à 11 heures 30. Le 23.XI, la majorité des chenilles étaient au stade L2 mais les premiers individus avaient atteint L3. Le 15.XII, plusieurs chenilles s'alimentèrent à la lumière du jour. Le 17.III.03, encore 8 chenilles furent comptées, toutes se trouvant au stade L3 et actives la nuit. Le stade L4 fut découvert à partir du 30.III. Le 21.IV, il y avait 6 chenilles dont 4 en pré-mue L4/L5. Le 25.IV, 5 chenilles étaient au stade L4 et encore 1 au L4. Le 23.V, trois chenilles avaient une infection anale et périrent plus tard. Au final, il restait une pré-chrysalide et une chrysalide. Seule cette dernière donna naissance à un ♂ le 10.VI.

Différenciation générale des stades larvaires

La diagnose différentielle suivante se limite aux marques distinctives les plus frappantes de chacune des populations insulaires.

H. wyssii se distingue comme suit : l'œuf est très grand et frappe par ses nervures longitudinales largement translucides, la capsule céphalique larvaire est plus large que celle des autres taxons et munie de grandes mandibules. La chrysalide présente une robe très sombre, des gaines alaires munies d'une nette structure réticulée de teinte gris clair et des stigmates jaunâtres brillants. Par rapport aux caractères suivants, *wyssii* ressemble uniquement à *tamadabae* : les chenilles sont de forme trapue, la ligne épistigmatale est une chaîne d'arcs aplatis et nettement concaves au milieu de chaque segment. Le crémaster est court.

H. tamadabae présente comme particularité une chrysalide dont le tégument montre une brillance forte et des sutures éclaircies. La chenille ressemble nettement à celle de *wyssii* (voir ci-dessus) mais sa capsule céphalique est plus petite. *H. tamadabae* forme une pré-chrysalide dont les dessins larvaires brun noir restent nettement visibles à la fin de ce stade comparé à *H. wyssii* et l'œuf du taxon de Gran Canaria est de plus petite taille que celui de Tenerife.

H. gomera partage avec *H. bacchus* les caractères suivants : les chenilles sont sveltes, leur crémaster est allongé et la ligne épistigmatale forme une chaîne d'arcs convexes, marque particulièrement prononcée chez *gomera*. Les chenilles diffèrent de celles de *bacchus* par les poils plus longs de la capsule céphalique, par leur robe teintée de blanchâtre et leur moindre taille. En plus, l'œuf de

gomera est plus petit. Une partie des chrysalides d'*H. gomera* présente une forte pruinosité bleu-gris surtout sur les fourreaux alaires, marque commune à *H. tilosi* dont la chrysalide ressemble largement à celle de *gomera*.

H. bacchus : la capsule céphalique de la chenille est relativement petite et de forme étroite et allongée, son corps montre un profil particulièrement svelte et les pointes du crémaster sont les plus longues de toutes les populations. À maturité, la larve de *bacchus* diffère de celle de *gomera* par sa teinte plutôt ocre et les poils plus courts de la capsule céphalique. La chrysalide d'*H. bacchus* est également plus svelte que celle de *gomera* mais la pruinosité des individus vus par D.J. n'était que faiblement développée. Les gaines des pattes se distinguent de celles des ailes et de la trompe par leur teinte brune nettement éclaircie, meilleur caractère distinctif de cette population.

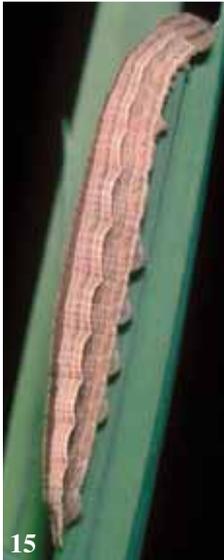
H. tilosi frappe par le dessin larvaire particulier. Chez beaucoup d'individus, la ligne dorsale ne se détache que faiblement de la couleur du fond et ses contours sont en général mal définis. Dans l'aire épistigmatale s'étend une large bande ondulée accentuée dans la partie antérieure de chaque segment par des ombres aux contours vagues. Les toutes petites chenilles montrent déjà ces caractères. La nymphe de *tilosi* ressemble uniquement à celle de *gomera*.

	L1	L2	L3	L4	L5
<i>H. wyssii</i>	0,7	1,1-1,2	1,6-1,7	2,3-2,6	3,3-3,8
<i>H. tamadabae</i>	0,6	0,8	1,3-1,5	1,8-2,0	3,0-3,5
<i>H. gomera</i>	0,6	0,8-0,9	1,3-1,7	1,9-2,4	2,8-3,4
<i>H. bacchus</i>	0,6	0,8-0,9	1,3-1,5	1,8-2,3	2,8-3,4
<i>H. tilosi</i>	0,5	0,8	1,2-1,4	1,8-2,6	3,0-3,5

TABLEAU 1 : largeur en millimètres de la capsule céphalique larvaire des cinq populations élevées.

→
 PLANCHE 13 : photos d'élevage d'*H. tilosi* de l'île de La Palma : 1 : œufs fraîchement pondus ; 2 : œuf avec des côtes longitudinales grises, teinte indiquant l'éclosion prochaine de la chenille ; 3 : L1 fraîchement éclos ; 4 : L1 se nourrissant sur *Festuca* ; 5 : 2 chenilles au stade L2 ; 6 : L3 ; 7 : ♂ ; 8 : ♂ ; 9 : capsule céphalique d'une larve adulte ; 10 : L4 ; 11 : individu L5 qui vient de muer ; 12,13,15-18 : chenilles au dernier stade larvaire. Les chenilles des figs 12,15,16 furent alimentées avec *Dactylis glomerata* après l'hibernation et c'est pour cette raison qu'elles présentent une robe brunâtre. Le reste représente des chenilles adultes à développement précoce qui furent nourries de *Festuca* jusqu'à la fin de leur développement larvaire ; 14 : l'abdomen d'une chenille adulte ; 19-21 : chrysalides en différentes vues.

Remarque : du matériel présenté sur cette planche, celui des figs 3,4,5,6,7,11,17,18 fut élevé en 2002/03 et provient du Barranco de la Madera où M. G.-P. avait pris la ♀ pour la ponte.
 PHOTOS : D. JUTZELER



Espèce (œufs contrôlés)	14-22 : nervures longitudinales comptées										moyenne	hauteur
	14	15	16	17	18	19	20	21	22			
<i>H. wyssii</i> WIEMERS	(19) X	10 X	8 X	-	-	1	-	-	-	-	14,6 14-15	1,5-1,6 1,5-1,6
<i>H. tamadabae</i> WIEMERS	(24)	-	4	13	5	-	2	-	-	-	16,29	1,1-1,3 aucun examen
<i>H. gomera</i> WIEMERS	(24)	-	-	1	-	2	4	7	7	3	20,04 21	1,0-1,1 1,3
<i>H. bacchus</i> WIEMERS	(22)	-	-	2 X	1 X	7	10	2	-	-	18,41 16-17	1,3 1,2
<i>H. tilosi</i> , 2002	(15)	-	-	-	-	-	5	8	2	-	19,8	
<i>H. tilosi</i> , 2003 WIEMERS	(53)	-	-	-	3	8	9	22	10	1	19,58 22	1,1-1,3 1,3

TABLEAU 2 : le nombre des arêtes longitudinales et la hauteur de l'œuf des populations du groupe de *wyssii* en comparaison avec les indications données par WIEMERS (1991).

Autres détails des états pré-imaginaux

Œuf : les œufs d'*H. wyssii* sont de forme arrondie à ovale et frappent surtout par leur hauteur exceptionnelle de 1,5 à 1,6 mm. Le chorion est blanc, teinte interrompue par de larges stries translucides et fortement anguleuses le long des nervures longitudinales. Une teinte jaune clair transparait de l'intérieur, virant progressivement au brunâtre pour devenir grise avant l'éclosion.

Sur 19 œufs, 10 présentaient 14 nervures longitudinales, 8 en présentaient 15 et un seul en présentait 18 (moyenne : 14,6 nervures). Les différences entre les œufs des **autres populations insulaires** sont plutôt insignifiantes. Seuls les œufs d'*H. gomera* étaient de forme arrondie et hauts seulement de 1,0-1,1 mm. Ceux d'*H. tamadabae*, *bacchus* et *tilosi* par contre étaient hauts de 1,1-1,3 mm et de forme plutôt conique et allongée. Leurs œufs présentaient également un chorion blanc interrompu par des arêtes translucides minces et plus régulièrement délimités comparé à *wyssii*.



FIG. 7 : photographie au MEB de l'œuf d'*H. wyssii* (agrandissement : $\times 38$) : aucune trace d'un relief superficiel limitant les structures translucides le long des arêtes longitudinales des intervalles blancs entre les nervures n'est visible.

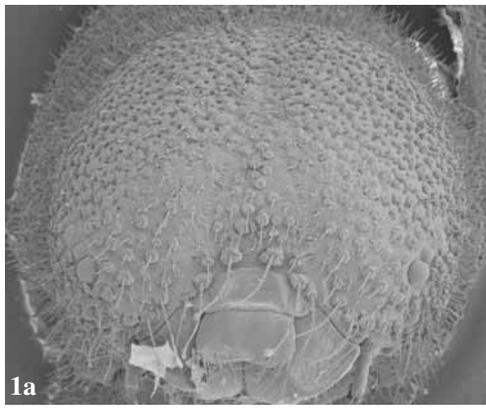
Photo : W. SPEIDEL et M. WIEMERS, ZFMK Bonn.

En moyenne, les œufs de ces quatre populations montrent un plus grand nombre de nervures longitudinales que ceux de *wyssii* (cf. tableau 2). Le nombre de côtes indiqué par WIEMERS (1991) pour *gomera*, *bacchus* et *tilosi* ne représenterait pas la moyenne, comme le montre le tableau ci-dessus. Il en est de même des indications de cet auteur sur la dimension des œufs. Selon lui, l'œuf d'*H. gomera* serait plus grand que celui de *bacchus*. Il faut admettre que WIEMERS (1991) n'avait examiné que peu d'œufs pondus par un petit nombre de ♀♀ de chaque population. En fait, les œufs de chaque population sont assez variables quant au nombre d'arêtes longitudinales et à leur hauteur. D'ailleurs, le chorion de tous les taxons insulaires est assez mince et mou. Vu au microscope électronique à balayage (MEB), aucun relief correspondant aux structures translucides le long des arêtes ne se dessinait sur le chorion sec saupoudré d'une couche d'or fin. La photo de l'œuf d'*H. wyssii* prise au MEB (fig. 7) en témoigne.

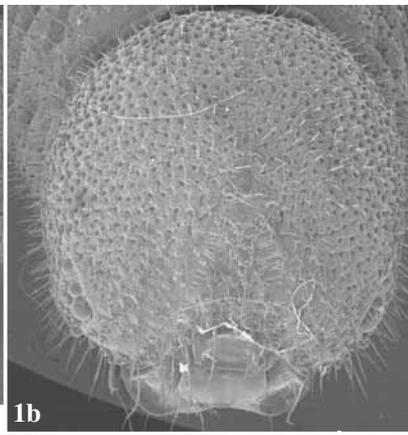
Chenille : en plus des différences décrites dans le chapitre précédent, plusieurs autres caractéristiques méritent d'être mentionnées :

1) les chenilles L5 nourries de *Dactylis glomerata* après l'hibernation prirent une teinte brun-ocre assombrie, phénomène particulièrement net chez les chenilles d'*H. tilosi* (cf. planches 1, 6, 13). La question de savoir quelle est la coloration larvaire dominante dans les conditions naturelles reste sans réponse ;

2) les chenilles qui venaient de muer présentaient toujours une capsule céphalique de couleur blanchâtre (comme les pattes) sans stries brun-noir. Ces dernières apparurent à partir du stade L2 à la fin de son durcissement. Parmi les chenilles L2 et L3 d'*H. gomera* on observa des individus dont la capsule céphalique pleinement sclérifiée ne présentait que des stries réduites ou entièrement absentes ;



1a



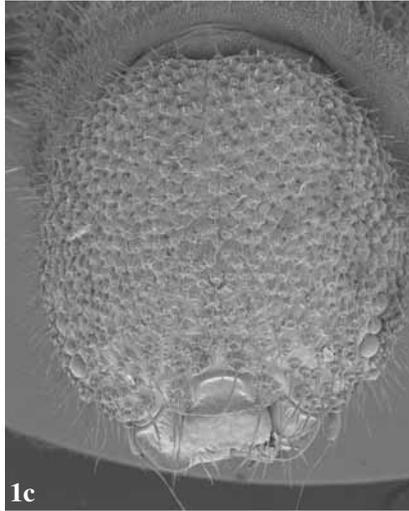
1b

SÉRIES 1-3 : vues comparatives de la chenille adulte des cinq populations. Photographies au microscope électronique à balayage.

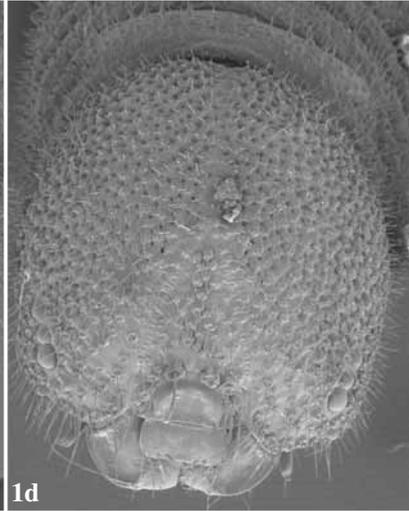
Série 1 : capsule céphalique en vue frontale (x 26,5) ;

Série 2 : capsule céphalique en vue latérale (x 26,5) ;

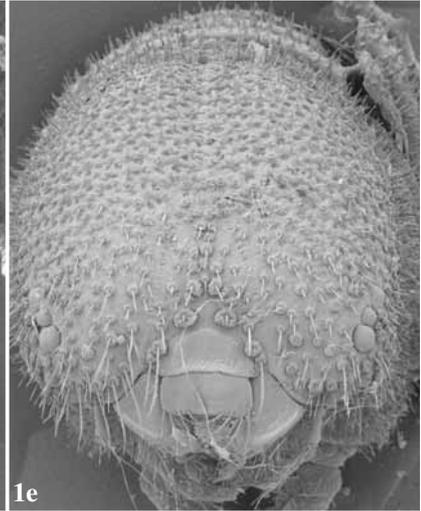
Série 3 : pointes du crémaster en vue dorsale (x 21,1)



1c



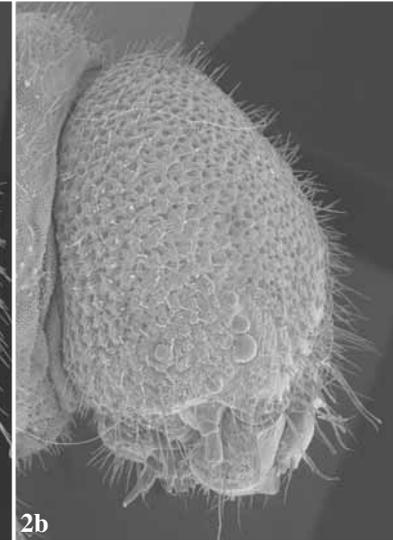
1d



1e



2a



2b

Légende des lettres se référant aux trois séries :

a = *Hipparchia wyssii*

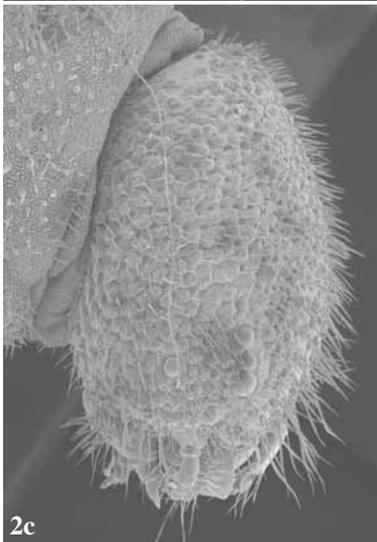
b = *Hipparchia tamadabae*

c = *Hipparchia gomera*

d = *Hipparchia bacchus*

e = *Hipparchia tilosi*

Photos au MEB : Urs JAUCH de l'Université de Zurich.



2c



2d



2e

3) les résultats des mesures de la tête des chenilles doivent être analysés avec prudence à cause des variations considérables de sa dimension, variations liées soit au sexe, soit à une mue supplémentaire éventuelle ou soit à des différences individuelles de la taille. Il était ainsi parfois difficile de déterminer avec précision le stade larvaire de certaines chenilles. Les longueurs du corps indiquées proviennent des mesures d'un petit nombre de chenilles adultes faites lorsqu'elles consommaient de la nourriture en position étendue. En appliquant cette méthode, D.J. mesura pour la chenille de *wyssii* adulte une longueur de 40 mm, pour celle de *tamadabae* 35 mm, *gomera* 40 mm, *bacchus* 44 mm et *tilosi* 41 mm. La longueur des chenilles de *wyssii* est plutôt moyenne par rapport à la grandeur de la capsule céphalique.

4) tous les lots d'élevage sauf celui de *tilosi* produisaient des chenilles aux lignes dorsales brun noir aux contours très nets. Les chenilles de *wyssii* avaient les lignes dorsales les plus minces.

Chrysalide : les nymphes fraîches de tous les taxons insulaires sont de couleur blanc jaunâtre ne virant au brun que peu à peu. Entièrement sclérifiées, la plupart montrent une zone teintée de brun rouge sur le dos. La surface de la chrysalide présente plusieurs caractères particuliers à chaque population (voir chapitre précédent). Quelques chrysalides des cinq populations furent mesurées. Celles de *wyssii* issues des chenilles à développement précoce étaient longues de 16-17 mm et celles des chenilles ayant hiberné de 18-19 mm, les nymphes de *tamadabae* avaient une longueur de 15-16 mm (matériel précoce), celles de *gomera* résultant des chenilles précoces de 14-15 mm et du matériel ayant hiberné de 16-17 mm. Les nymphes de *bacchus* étaient longues de 16,5-18 mm (matériel hiberné) et celles de *tilosi* de 15-16 mm (précoce) et 17,5 mm (hiberné).

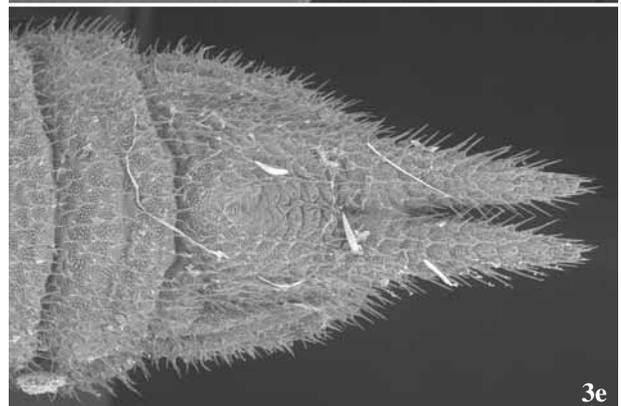
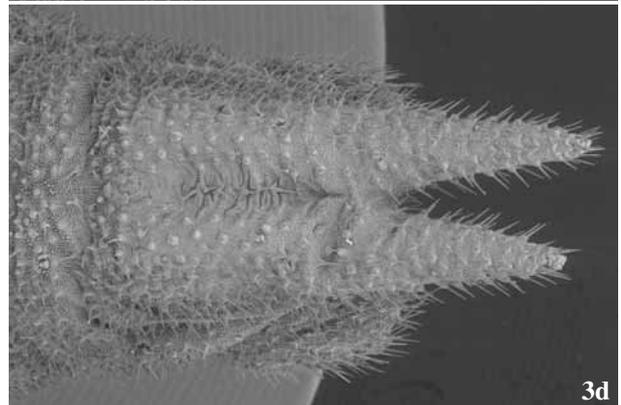
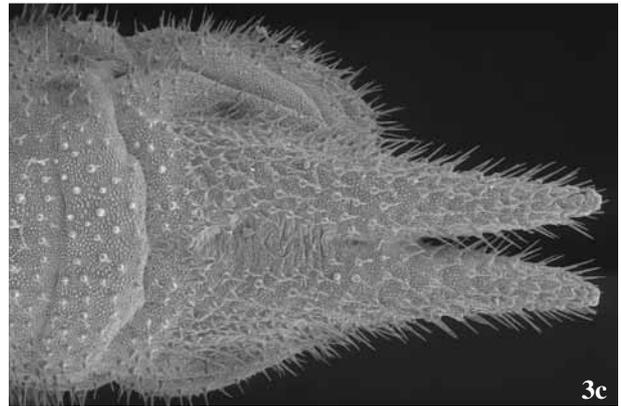
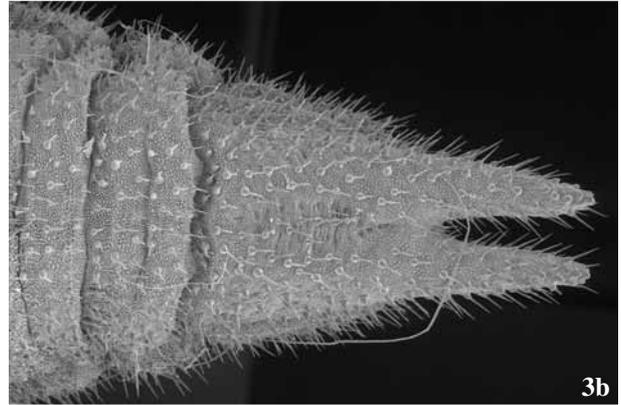
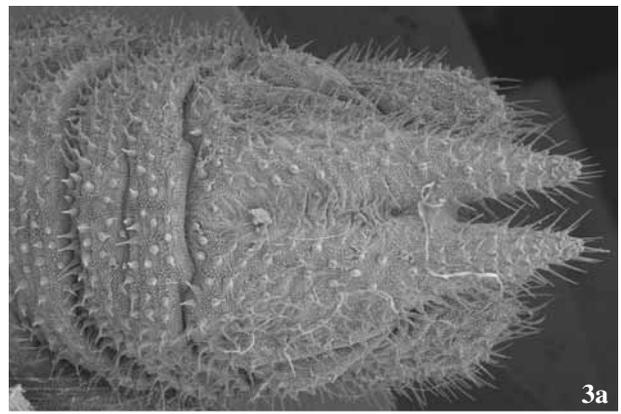
SÉRIES 1-3, commentaires : les figures au MEB servent à élucider certains caractères de la chenille adulte reconnaissables aussi avec une loupe.

Série 1 : la capsule céphalique d'*H. wyssii* (1a) est particulièrement large et munie de très grandes mandibules. Les capsules céphaliques d'*H. gomera* (1c) et *bacchus* (1d) présentent souvent une forme faiblement allongée.

Série 2 : en vue latérale, la dimension de la tête d'*H. wyssii* et de son appareil mandibulaire géant (2a) sont le mieux visibles. Ce caractère est d'importance particulière par rapport à *H. tamadabae* (2b), taxon que KUDRNA (1977) avait considéré comme identique à *wyssii*. Bien visibles en outre sont les poils plus longs de la capsule céphalique d'*H. gomera* (2c) comparés à ceux de la tête d'*H. bacchus* (2d).

Série 3 : la distance entre la dernière fente segmentale et les pointes du crémaster est la plus grande chez les chenilles d'*H. gomera* (3c) et *bacchus* (3d) et la plus mince chez celles d'*H. wyssii* (3a) et d'*H. tamadabae* (3b).

Photos au MEB : Urs JAUCH, Université de Zurich



Conclusions

La différenciation forte et constante de certains caractères des états pré-imaginaux de toutes les populations insulaires du groupe *wyssii* est très importante, dépassant même la différenciation de certains taxons du genre *Hipparchia* plus largement répartis et reconnus comme des entités spécifiques depuis longtemps, en particulier dans le groupe *H. semele*, *aristaeus* et *pellucida*.

D'autre part, une parenté phylogénétique proche des cinq taxons insulaires ne peut pas être repoussée et s'exprime dans certains caractères apparemment limités au groupe d'*H. wyssii*. Ainsi les côtes des œufs nettement translucides. Une autre caractéristique commune serait la robe larvaire qui est toujours teintée de brunâtre chez les taxons du groupe de *wyssii* contrairement aux taxons continentaux considérés comme les plus proches parents tels *H. fatua*, *fidia* et *statilinus* dont les trois premiers stades larvaires sont teintés de vert, ne virant au brun qu'après la 3^{ème} mue. Un dernier caractère commun serait la pruinosité nymphale plus ou moins intense chez quatre des cinq des populations insulaires (toutes sauf *tamadabae*).

Appréciation taxonomique : Les examens de divers taxons de *Satyrinae* et de *Lycaenidae* par D.J. au cours des dernières années ont confirmé l'importance des états pré-imaginaux dans l'appréciation du statut taxonomique au sein des groupes dont les imagos sont très proches. Ainsi chez les couples *Lasiommata megera* – *paramegaera*, *Hipparchia arethusa* – *boabdil*, *Coenonympha arcania* – *gardetta/darwiniana/lecerfi*, *Coenonympha corinnaltrettau* – *albana*, *Hipparchia azorina* – *miguelensis*, *Hipparchia azorina* – *occidentalis*, *Hipparchia alcyone* – *genava*, un ou plusieurs critères des états pré-imaginaux permettait leur distinction, justifiant selon D.J. l'élévation au rang d'espèce. Le statut subs spécifique fut conservé dans tous les cas de taxons proches parents dont les états pré-imaginaux n'étaient pas du tout ou bien au plus faiblement différenciés. *C. corinna* peuplant l'île de Capraia par rapport à sa population corse ainsi que *Lycaeides bellieri* des montagnes sardes par rapport à sa population des montagnes corses en sont des exemples. La différenciation forte des stades larvaires des cinq populations du groupe *wyssii* par contre ne fait aucun doute. Leur statut spécifique est une exigence qui s'ensuit de l'application de l'échelle ci-dessus.

Les îles occidentales et orientales sont-elles peuplées de deux entités spécifiques ? Nous sommes conscient que plusieurs caractères larvaires, alaires et des armatures génitales ♂♂ communes respectivement aux deux taxons orientaux de *wyssii* et aux trois populations occidentales sug-

gèrent une parenté plus proche des taxons de ces deux groupes. Voilà un relevé de ces caractères :

Îles orientales :	Îles occidentales :
Tenerife, Gran Canaria	Gomera, Hierro, Palma
Chenille : pointes du crémaster	
courtes	longues
Chenille : arcs épistigmataux du dessin de la robe	
aplatis	nettement courbés
Recto des ailes ant. : points blancs des ocelles	
souvent visibles	absents
Recto des ailes post. : zone blanche	
prononcée	étroite (surtout <i>wyssii</i>)
armatures génitales ♂ : bord apical de la valve	
courbé et guère dentelé	plutôt étendu et dentelé

Malgré ces points communs, nous persistons dans notre opinion énoncée ci-dessus et considérons les cinq taxons comme des entités spécifiques distinctes. Rappelons que *wyssii* se distingue de *tamadabae* (et des autres taxons) par son œuf et la capsule céphalique larvaire plus grandes, tandis que *tamadabae* se différencie de *wyssii* (et des autres taxons) par sa chrysalide brillante aux sutures claires. Parmi les populations occidentales, la chenille de *tilosi* se distingue de celles des îles voisines par son dessin largement ondulé au-dessus des stigmates tandis que *bacchus* présente comme particularité une chrysalide brune aux gaines des pattes éclaircies tandis que l'on trouve des nymphes à vrai dire identiques avec pruinosité nette parmi les espèces *gomera* et *tilosi*. Sans connaître la situation génétique de chacune des populations, il ne nous semble donc pas judicieux de proposer une division taxonomique plus poussée.

Remerciements

Heinrich BIERMANN (D-Bad Driburg) pour la relecture de la version allemande et la littérature, Raymond CAYRON (B-Sint Pieters Leeuw, Brabant) pour la composition des planches couleurs, Urs JAUCH (Université de Zurich) pour les photos prises au MEB, Enrique Garcia-Barros (E-Madrid) pour le «resumen», Martin GASCOIGNE-PEES (GB-East Wittering) pour la présentation composée des îles Canaries et la photographie de papillons étalés et leur mise en page, Angel KEYMEULEN (B-Bruxelles) pour la relecture de la version française, Gérard LUQUET (F-Paris) pour ses recherches bibliographiques, Robert PILS (Archive de l'histoire des sciences, NHM Vienne) pour ses indications sur O. SIMONY et le portrait de ce dernier, Wolfgang SPEIDEL et Martin WIEMERS (ZFMK, D-Bonn) pour des photos prises à MEB et Godard TWEEHUYSEN (Bibliothèque "Nederlandse Entomologische Vereniging", Plantage Middenlaan 64, NL-Amsterdam) pour la copie de nombreuses sources littéraires.

Bibliographie

- AGENJO, R., 1946, Catalogo Ordenador de Los Lepidopteros de España, *Graellsia* V, 3, Madrid.
- BACALLADO, J.J. & PINKER, Y.R., 1982, Adiciones y correcciones al catalogo de los Macrolepidopteros (Ropaloceros y Heteroceros) del archipelago canario. Instituto de estudios canarios (C.E.C.E.L.), Aula de cultura, Cabildo insular de Tenerife.
- BERGHAHN, E., THOMAS, P. & GRUNDMANN, H.-R., 2004, Teneriffa, 2. überarbeitete und aktualisierte Auflage, Verlagsgruppe Reise Know-How.
- BRULLÉ, G.-A. in WEBB, P.B., 1836-1850, Histoire naturelle des Îles Canaries, Béthune, Paris. Animaux articulés recueillis aux îles canaries par MM. WEBB et BERTHELOT et décrits par BRULLÉ, LUCAS, MACQUART voir tome II, 2^{ème} partie ; Crustacés et la plus grande partie des Insectes par BRULLÉ (*Satirus Fidia* LIN. : p. 94).
- CHRIST, H., 1882 (1884), Die Tagfalter und Sphingiden Teneriffa's. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* **6** : 333-348.
- CHRIST, H., 1889, Zur Lepidopteren-Fauna der canarischen Inseln. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* **8** : 97-101.
- DE LESSE, H., 1951, Sur une espèce de *Satyridae* mal connue : *Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii* CHRIST. *Bull. Soc. Ent. Fr.* **4** : 50-53.
- DERKSEN, W. & SCHEIDING-GÖLLNER, U., 1963-1971, Index literaturae entomologicae, Serie II : Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie von 1864-1900. Deutsches Entomologisches Institut der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, DDR. Bd. I : A-F (1963), Bd. II : F-L (1965) ; Bd. III : M-R (1968), Bd. IV : S-Z (1972) ; Bd. V : Register von Reinhard GAEDIKE.
- DESMAREST, E., 1872, Note sur la vie et les travaux entomologiques d'Auguste BRULLÉ. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (5)2 : 513-516.
- FAUVEL, A., 1874, Nécrologie, Auguste BRULLÉ. *Annuaire Ent.* (1874), p. 120-121.
- FERNÁNDEZ, J. M., 1970, Los lepidópteros diurnos de las Islas Canarias. Aula de Cultura, Sta. Cruz de Tenerife. Enc. Canarie núm. **11**, 31 p.
- FERNÁNDEZ, J. M., 1978, Los lepidópteros diurnos de las Islas Canarias. *Idem*, Segunda edicion, 32 p.
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F., 1978, Genitalias (Andropigios) de los Ropalóceros de Alava y su entorno ibérico, Parte IV : *Satyridae*. Enciclopedia canaria, Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife, Aula de cultura de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-VIDAL, E.H., 1986, Notas sobre los Ropalóceros de Tejeda Gran Canaria (islas Canarias). *SHILAP Revta. Lepid.* **14** (54) : 33-42.
- GAEDE, M. in STRAND, E., 1931, *Lepidopterorum Catalogus*, Bd. 29, pars 43, p. 159.
- GIRARD, M., 1873, Nécrologie. *Pet. Nouv. Ent.* **1**, nr. 70, p. 280/81.
- GUICHARD, K.M., 1965, Butterflies in the Canary Islands. *The Entomologist*, **98** : 194-196.
- GUICHARD, K.M., 1967, Butterflies in the Canary Islands. *The Entomologist* **100** : 293-299.
- GURNEY, G.H., 1928, The butterflies of Teneriffe. *The Entomologist* **61** (776) : 1-4, 33-35.
- HIGGINS, L.G., 1967, *Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii* CHRISTOPH, with descriptions of two new subspecies. *Entomologist* **100** : 169-171.
- HIGGINS, L.G. & RILEY, N.D., 1970, A field guide to the butterflies of Britain and Europe. Collins, London.
- HIGGINS, L.G., 1976, The classification of European butterflies. Collins, London.
- HOLT WHITE, A.E., 1894, The butterflies and moths of Tenerife. L. Reeve & Co., London (*H. statilinus* (= *wyssii*) : p. 60 ; pl. II, fig 7).
- HORN, W. & SCHENKELING, S., 1928-1929, *Index literaturae*, Serie I, Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie bis inkl. 1863, Bde I-IV, Selbstverlag Dr. Walter Horn, Berlin-Dahlen.
- HÜRTER, H.-A., 1998, Die wissenschaftlichen Schmetterlingsnamen, Herleitung und Deutung. Pomp, Bottrop und Essen.
- KOELBEL, K., 1892, Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Canarischen Inseln. *Ann. k.-k. nat.-hist. Hofmus.*, Wien. **VII** : 105-117.
- KUDRNA, O., 1977, A Revision of the Genus *Hipparchia* FABRICIUS. E.W. Classey LTD., Faringdon, Oxon.
- KUNKEL, G., 1993, Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt. 3. Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart.
- LEESTMANS, R., 1974 (1975), Étude biogéographique et écologique des Lépidoptères des îles Canaries (*Insecta Lepidoptera*). *Vieraea*, vol. **4**(1-2) : 9-116.
- MANIL, L., 1984, Découverte de *Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii* CHRIST dans l'île de la Palma (Canaries) et description d'une nouvelle sous-espèce : *Hipparchia wyssii tilosi nova* ssp. (*Lepidoptera Satyridae*). *Linn. Belg.* **9** : 359-367.
- MANLEY, W.B.L. & ALLCARD, H.G., 1970, A field guide to the butterflies and burnets of Spain. E.W. Classey, Hampton/Middlesex (*Pseudotergumia wyssii* : p. 132, 161, pl. 40, figs 1-7).
- MÜLLER, D.H., 1899, Zur Geschichte der südarabischen Expedition. *Denkschriften der math.naturw. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften*.
- MÜLLER, E., 1930, Bibliographisches Verzeichnis der Schriften Oskar SIMONY's (1852-1915).
- NORDMAN, A.F. & REBEL, H., 1935, Verzeichnis der von Richard FREY und Ragmar STORÅ auf den Kanarischen Inseln gesammelten Lepidopteren. *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae* **6** (4) : 1-20. Helsinki.
- OWEN, D.F. & SMITH, D.A.S., 1992, A new subspecies of *Hipparchia wyssii* (CHRIST) (*Lepidoptera : Nymphalidae, Satyrinae*) from Gran Canaria, Canary Islands. *Entomol. Gaz.* **43** : 253-256.
- PILS, R., in SIEGL E. & SLAVIK, E., 2004, Österreichisches Biographisches Lexikon 1815-1950, 57. Lieferung. Verlag der Akademie der Österreichischen Wissenschaften, Wien (O. SIMONY : p. 285).

- PILS, R. & ÖHNEIS, M., 2003, Oskar Simony y sus viajes a Tenerife. *Revista de Ciencias y Humanidades del Instituto de Estudios hispanicos de Canarias, Puerto de la Cruz*, n° 4.
- PINKER, R., 1960-1968, Interessante und neue Funde und Erkenntnisse für die Lepidopterenfauna der Kanaren (I-IV), *Zeitschrift d. Wien. Ent. Ges.* **45** (1960) : 97-103, **46** (1961) : 65-72, **47** (1962) : 169-179 (Teil I), **48** (1963) : 183-190 (Teil II), **50** (1965) : 153-167 (Teil III), **53** (79) (1968) : (7-12) : 65-93 (Teil IV).
- RÄTZER, 1890, Lepidopterologische Nachlese. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* **8**(6) : 220-229.
- REBEL, H. & ROGENHOFER, A., 1894, Zur Lepidopterenfauna der Canaren. *Annl. k.k. naturhist. Hofmus. Wien* **9** : 1-96 (*Satyrus wyssii* : p. 38).
- REBEL, H., 1896, Dritter Beitrag zur Lepidopterenfauna der Canaren. *Annl. k.k. naturhist. Hofmus. Wien* **11** (*Satyrus wyssii* : p. 144).
- REBEL, H., 1915, Nachruf zu Oskar SIMONY in : *Verh. k.-k. zool.-bot. Ges. Wien*, Bd. **LXV**.
- REBEL, H., 1917, Siebenter Beitrag zur Lepidopterenfauna der Kanaren. *Annl. k.k. naturhist. Hofmus. Wien* **31** (*Satyrus Wyssii* : p. 30).
- REBEL, H., 1939, Achter Beitrag zur Lepidopterenfauna der Kanaren *Annl. naturhist. Mus. Wien* **49** : 43-68 (*Satyrus wysii* (*sic*) CHRIST : 48).
- RUSSELL, P., JUTZELER, D. & VOLPE, G., 2005, The use of the pré-imaginal stages of the Macaronesian *Hipparchia* species in the clarification of the numbers and ranks of the taxa present in Madeira and the Azores archipelago (*Lepidoptera* : *Nymphalidae*, *Satyrinae*). Part 2.1 : the populations of the central Azores islands of Terceira, São Jorge and Pico. *Linneana Belgica* **20** (1) : 3-14.
- RUSSELL, P. & TENNENT, W.J., 2005, Observations on *Hipparchia* (*Pseudotergumia*) *wyssii* CHRIST, 1889, and related species in the Canary Islands (*Lepidoptera* : *Nymphalidae*, *Satyrinae*). *Entomologist's Gazette* **56** : 81-104.
- SCHRÖTER, C. & SENN, 1934, Dr. Hermann CHRIST, 1833-1933, in : Nekrologe und Biographien verstorbener Mitglieder der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft und Verzeichnisse ihrer Publikationen. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*, 115. Jahresversamml. vom 6.-9. September 1934 in Zürich, S. 493-511, mit Portrait.
- SEITZ, A., 1907-09, Die Gross-Schmetterlinge der Erde, I,1 : Die Palaearktischen Tagfalter, Fritz Lehmann's Verlag, Stuttgart.
- SENN, G., 1933, Hermann CHRIST-SOCIN. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 2. Generalversammlungsheft, Nachrufe. Bd. **51** : 72-95, Portrait.
- SCHMIDT-KOEHL, W., 1971, Zur Rhopalocerenfauna der Kanareninsel Teneriffa (*Insecta* ; *Lepidoptera*). *Mitt. Ent. Ges. Basel* **21** (2/3) : 29-91.
- SIMONY, F., 1889, Das Dachsteingebiet, ein Charakterbild aus den österreichischen Nordalpen. Wien und Olmütz, Ed. Hölzel.
- SIMONY, O., 1890, Ueber eine naturwissenschaftliche Reise nach der westlichen Gruppe der Canarischen Inseln. *Verhandlungen d. Gesellschaft für Erdkunde*, Heft 4/5. D. Reimer, Berlin.
- SIMONY, O., 1901, Photographische Aufnahmen auf den Canarischen Inseln. *Ann. k.-k. nat.hist. Hofmus.* **XVI** : 36-62.
- SIMONY, O., 1885-1910 Primzahlrechnungen für das Successionsgesetz der reellen Primzahlen, 45 Bde., in : Handschriftliche Werke oder Fragmente aus dem Nachlasse SIMONY's, Bibliothek der Wiener Hochschule für Bodenkultur.
- SMITH, D.A.S. & OWEN, D.F., 1995, Inter-island variation in the butterfly *Hipparchia* (*Pseudotergumia*) *wyssii* (CHRIST, 1889) (*Lepidoptera*, *Satyrinae*) in the Canary Islands. *Nota lepid.* **17** (3/4) : 175-200.
- SONDEREGGER, P., Die Erebie der Schweiz (*Lepidoptera* : *Satyrinae*, Genus *Erebia*), Verlag : P. Sonderegger, Rainpark 16, CH-2555 Brügg, 712 pp.
- STEINDACHNER, F., 1889, Über eine von Prof. O. SIMONY auf den Roques del Zalmor bei Hierro, Canarische Inseln, entdeckte neue Eidechsenart. *Anz. Akad. Wien* : 259-263.
- VERHULST, J., 1994, Contribution à la connaissance des Lépidoptères de l'île de Gran Canaria dans l'archipel canarien (*Lepidoptera* : *Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Sphingidae*). *Linn. Belg.* **14** (6) : 303-314.
- WIEMERS, M., 1991, *Hipparchia wyssii* (CHRIST, 1889) Komplex : Beitrag zur Morphologie, Biologie, Ökologie und Verbreitung auf den Kanarischen Inseln. *Nota lepid.* **14** (3) : 255-278.
- WIEMERS, M., 1995, The butterflies of the Canary Islands. A survey on their distribution, biology and ecology (*Lepidoptera* : *Papilionoidea* and *Hesperioidea*). *Linn. Belg.* **15** (3) : 87-118.