

Hybridisatie tussen *Papilio machaon* LINNAEUS en *Papilio hospiton* GENÉ : veldervaringen en kweek "in labo"

door Laurian PARMENTIER*

Samenvatting

In Europa komt er slechts één *Papilio*-hybride in de natuur voor. Dit is een natuurlijke kruising tussen de Koninginnepage *Papilio machaon* LINNAEUS en de Corsicaanse Koninginnepage *Papilio hospiton* GENÉ. In dit artikel worden veldwaarnemingen van deze wildgevangen hybride vergeleken met imago's van hybriden die bij de auteur thuis onder labomstandigheden gekweekt werden. Zowel hybridisatieparingen, de opkweek op verschillende waardplanten en de rupsstadia tot en met imago van de hybride worden besproken in relatie tot beide oudersoorten. Daarnaast wordt ook ingegaan op parasitisme bij wildgevonden *Papilio*-rupsen en poppen door de solitaire endoparasiet *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Résumé

En Europe, il n'existe qu'un seul hybride sauvage entre les espèces *Papilio*. Il s'agit d'un croisement naturel entre le Machaon *Papilio machaon* LINNAEUS et la Porte-Queue de Corse *Papilio hospiton* GENÉ. Dans cet article, les observations de terrain des hybrides naturels sont comparées avec les adultes des hybrides élevés par l'auteur à la maison. Ainsi que les croisements, l'élevage des chenilles sur différentes plantes hôtes et les stades larvaires jusqu'à l'adulte de l'hybride sont discutés en relation avec les deux espèces parentales. En outre, l'article examine également le parasitisme chez les chenilles et les chrysalides des *Papilio* trouvées dans la nature par l'endoparasite solitaire *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Abstract

In Europe, only one *Papilio*-hybrid occurs in nature. This is a natural cross between the swallowtail *Papilio machaon* LINNAEUS and the Corsican swallowtail *Papilio hospiton* GENÉ. In this article, field observations of wild caught hybrids have been compared to bred hybrids under lab conditions at the autor's home. Both hybrid crosses, breeding experiments with different host plant, and larvae to adult stages of the hybrids are discussed in relation to both parental species. In addition, there is also a word about parasitism found in wild *Papilio*-caterpillars and pupae by the solitary endoparasite *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Key Words

Hybridisation, *Papilio machaon*, *Papilio hospiton*, crossbreeding, handpairing, *Foeniculum vulgare*, *Ferula communis*, *Ruta graveolens*, solitary endoparasite, *Trogus violaceus*.

1. Inleiding

In Europa komt er tussen de *Papilio*-soorten slechts één hybride van nature voor, namelijk tussen de Koninginnepage *Papilio machaon* LINNAEUS en de Corsicaanse Koninginnepage *Papilio hospiton* GENÉ. Gezien *P. hospiton* enkel in Corsica en Sardinië voorkomt, zijn dit dan ook de enigste twee plaatsen waar de hybride waar te nemen is. Met in het achterhoofd een zomerse vakantie naar deze twee Mediterrane eilanden, wilde ik vooraf thuis zelf een hybridisatie tussen de soorten *P. machaon* en *P. hospiton* proberen. Omwille van gekende Europese beschermingsmaatregelen rond deze laatste *Papilio*-soort, kon ik hier enkel vertrekken vanaf gekweekt materiaal. *P. machaon* en hybride *P. machaon* x *P. hospiton* genieten deze maatregelen niet (H. DESCIMON, pers. comm.). In de herfst van 2009 had ik voor mijn doel vijf *P. hospiton* poppen kunnen ruilen met een Zuid-Europese kweker. Deze overwinterde poppen in diapauze bleken allemaal mannetjes te zijn. Ze waren eigenhandig door de kweker in zijn tuin grootgebracht op *Ferula communis* LINNAEUS (Reuzevenkel), onder natuurlijke omstandigheden (pers. comm.). Al vlug bleken twee van deze poppen ook geparasiteerd te zijn door een sluipwesp (zie verder onder 2).

Daarnaast had ik enkele poppen *Papilio machaon gorganus* FRÜHSTORFER, gevonden als rups in moestuintjes rond Zulte – Gent op het groen van wortel, *Daucus carota* var. *sativus* LINNAEUS en hier verder op grootgebracht.

2. Parasitisme door sluipwespen bij Mediterrane *Papilio*-rupsen

Dat er enkele poppen die in de natuur grootgebracht werden geparasiteerd waren, is geen uitzonderlijk feit. In Corsica en Sardinië worden rupsen van *P. hospiton* (en *P. machaon*) namelijk frequent geparasiteerd door sluipwespen. Jacques HUTSEBAUT, lid van de BLK, vertelde me dat hij hier ook ervaring mee had. Tijdens een juni-reis naar Corsica vond hij op 20 juni in 1983, in het departement Haute Corse in de buurt van "les Gorges de l'Asco" verschillende rupsen *P. hospiton*.

Van de gevonden rupsen ontwikkelden er zich 17 tot pop. Datzelfde jaar kwamen er in juli al 3 sluipwespen uit. Tot zijn verbazing bleken er van de overgebleven poppen, na overwintering, nog eens 7 geparasiteerd te zijn. Deze ontloken van 10 tot 25 april 1984 (de imago's vervolgens van 10 tot 18 april 1984). Tot deze vaststelling kwam ik ook in 2012, waarbij ik enkele overwinterende poppen uit de zomer van 2011 had. Van de 10 poppen waren er al 3 waarbij de parasiet ontloek in het najaar (oktober 2011). Van de overige 7 overwinterende poppen bleken er in het voorjaar ook nog eens 2 geparasiteerd te zijn (ontluiting begin maart 2012). In totaal was dus 50% van de poppen geparasiteerd ; bij

* Laurian PARMENTIER, Kapellestraat 76 - 9870 B-Zulte, laurianparmentier@hotmail.com

Jacques HUTSEBAUT, die 10 op 17 poppen geparasiteerd had, kwam dit zelfs neer op een parasiteren van 59% ! Deze bevindingen komen overeen met wat in de literatuur geciteerd wordt : 50 tot zelfs 95% in bepaalde gebieden van de rupsen zijn geparasiteerd (STROBINO, 1970).

Wat zowel Jacques HUTSEBAUT als ikzelf bemerkten is dat de plaats waar de parasiet uit de pop komt zeer kenmerkend is : dit is via een ovale doorboring aan de kant van het vleugeloppervlak van de pop, waarbij meestal de linker kant verkozen wordt (bij Jacques' geparasiteerde poppen 7 links en 3 rechts, bij mij 3 keer links en 2 keer rechts). Na enig onderzoekwerk bleek het telkens om de parasiet *Trogus violaceus* MOCSÁRY te gaan. Dit is een vrij grote sluipwesp uit de familie *Ichneumonidae* (+/- 25 mm vleugelspanwijdte) met zwart lichaam en zwart glazige vleugels (SHAW, 2009) Op fig. 1 is een mannetje en vrouwtje van deze sluipwesp afgebeeld en een geparasiteerde pop, na ontluiking met de kenmerkende doorboring. Een goed overzicht van dergelijke parasiterende sluipwespen bij *Papilio*'s en andere soorten en het herkennen ervan via determinatiesleutels is te vinden in : SHAW *et al.*, (2009) Ecology of Butterflies in Europe : Hst 11. Parasitoids of European butterflies.

In de natuur gaan deze parasieten actief op zoek van plant tot plant waar de rupsen zich op bevinden. Wanneer ze een slachtoffer opgemerkt hebben, komen ze in de buurt en op een vliegensvlugge manier injecteren ze door het achterlijf tegen de huid van de rups te kronkelen één ei per gastheer (solitaire parasiet) (cursus "Toegepaste entomologie" – Opleiding Bio-ir Ugent). Zelfs jonge rupsen worden gevonden en op deze manier geparasiteerd. De verdere ontwikkeling van de geparasiteerde rupsen gebeurt volledig normaal. Ook aan de pop valt niets afwijkend op te merken t.o.v. een niet geparasiteerd individu (STROBINO, 1970), maar ondertussen ontwikkelt de sluipwesp zich in de pop tot imago (endoparasitisme). Het is pas bij de ontwikkeling van de pop tot vlinder, dat ik na enkele weken plots zag dat de geparasiteerde pop een wat "opgezwollen" uitzicht krijgt. Enkele dagen hierna baant de sluipwesp zich dan via een typisch kanaal een weg naar buiten.

3 "labwaarnemingen" na kruisingsexperimenten (Zulte, België)

Met de reisplannen in het achterhoofd, was het de bedoeling om in de periode april-mei 2010 met de kweek te starten. Hierdoor moest het mogelijk zijn om alles te kunnen beëindigen tegen begin juli, net voor het vertrek naar Corsica.

Eén van de moeilijke punten – om te kunnen starten – bij degelijke hybridisatie-experimenten, is het verkrijgen van een mannetje en vrouwtje op de juiste tijdstippen. Daarom werd volgend proefopzet bedacht : alle poppen werden gedurende de winter 2009-2010 tot april-mei in de koelkast op 4-7°C bewaard. Aangezien ik enkel ♂♂ poppen *P. hospiton* had, concentreerde ik mij op de ♀♀ poppen *P. machaon*. Vanaf half april haalde ik de eerste poppen *P. machaon* uit de koelkast, waarbij per week telkens twee nieuwe poppen op kamertemperatuur gebracht werden. Vanaf eind april haalde ik de eerste ♂ pop *P. hospiton* uit de koelkast. Begin mei had ik zo zes ♀♀ *P. machaon* en twee ♂♂ *P. hospiton* die zich verder ontwikkelden op kamertemperatuur (20-25°C). Half mei ontloek het eerste vrouwtje. Om een goede bevruchting te verkrijgen, is het belangrijk dat de verse vrouwtjes kort na de ontluiking kunnen paren : daarom werd hiermee niet verder gewerkt. Ook een tweede en derde vrouwtje kwamen te vroeg uit hun pop voor mijn experiment. De vierde in rij die het daglicht zag, was nu wel een ♂ *P. hospiton*. Hier diende zeker mee verder gewerkt te worden, aangezien ik slechts 3 poppen over had. Verse mannetjes hebben echter nog niet-geharde valven en uncus en kunnen zo moeilijker voor een goede bevruchting zorgen. Daarom moest dit mannetje eerst "verouderen", zonder veel energie te verspillen. Hierbij werd het op een koude plaats (kelderomstandigheden) gehouden. Drie dagen later, rond half mei werd het vierde ♀ *P. machaon* geboren.

3.1 Verloop van de hybridisatie-kruisingen "in labo"-omstandigheden

De volgende dag, rond 16 uur, werd de eerste hybridisatie-paring met het verse ♀ *P. machaon* uitgevoerd. De paringsmethode hierbij toegepast is deze zoals beschreven door CLARKE & SHEPPERD (1956). De juiste hoek tussen abdomen vrouwtje en mannetje (120°) en de positie van ovipositor van het vrouwtje zijn hierbij belangrijke aandachtspunten. Deze paring duurde ongeveer 30 minuten, wat volgens CLARKE & SHEPPERD (1956) een succesvolle paring kan zijn. Volgens deze auteurs zijn paringen korter dan 10 minuten en langer dan 4 uur dit eerder niet. Bij een goede copulatie laat het mannetje zich leiden door het vrouwtje, dat zich dan meestal ook bovenaan bevindt (zie fig. 2). Na de copulatie werd het vrouwtje in een kooi (30x30x30 cm) geplaatst, waarin een bosje met enerzijds Venkel, *Foeniculum vulgare* MILLER en ook Wijnruit, *Ruta graveolens* LINNAEUS geplaatst was. Beide planten zouden ovipositie bij bevruchte vrouwtjes kunnen stimuleren (Klaas VAN HAERINGEN, pers. comm.). Het vrouwtje werd twee maal per dag gevoed (de eerste keer 's ochtens tussen 7 à 9 uur, de tweede keer 's avonds tussen 17 à 19 uur) met een honing-water-oplossing ("force-feeding"), wat voor een goede overleving moest zorgen (eigen ervaring). Na vier dagen begon het ♀ met de eerste eileg. Door manipulatie bij het voeden verloor dit vrouwtje een achterpoot waardoor er slechts een 50-tal eitjes verkregen werden na 2 weken. Na één week verkleurden de eitjes nog steeds niet. Dit was geen goed teken en bij het openbreken van enkele eitjes bleek er geen embryo aanwezig. Alle eitjes waren onbevrucht, de eerste copulatie was dus niet gelukt.

Kort, drie dagen na de eerste handparing, ontloek een vijfde ♀ *P. machaon* op 20 mei 2010. Gezien ik het ♂ *P. hospiton* verder gevoed had en op een koude plaats bewaard had, kon ik met hetzelfde mannetje een tweede handparing proberen. Volgens CLARKE & SHEPPERD (1956) produceren mannetjes namelijk genoeg spermacellen voor succesvolle copulaties met minstens 3 verschillende vrouwtjes.

Een dag later werd opnieuw handgepaard maar dit verliep ditmaal niet eenvoudig. Een eerste keer was de copulatie reeds na enkele minuten beëindigd (dus zeker niet succesvol). Naar wat ik zag, was de morfologie van beide soorten niet optimaal (grootte van valven en uncus bij ♂ in vergelijking met vorm van de signa en plaats van het ostium bij ♀).

Toch kon ik bij een tweede poging een copulatie van ongeveer 50 minuten verkrijgen. Tot mijn verbazing trof ik dit vrouwtje echter 2 dagen later, zonder eileg, dood aan in de kooi. Misschien had het met de voeding te maken gezien het warmere weer? De honing-wateroplossing had intussen een gistsmaak verkregen... of misschien had het vrouwtje een wonde opgelopen door de moeilijke paring en zo een infectie opgelopen? Tot nu toe had ik dus weinig succes met mijn hybridisaties.

Gelukkig was er intussen opnieuw hoop omdat een tweede ♂ *P. hospiton* ontloek op 20 mei... en twee dagen later een vers ♀ *P. machaon* het daglicht zag. Beide werden gelijkaardig behandeld zoals hun voorgangers. Zo kon ik een derde hybridisatie proberen met het zesde ♀ *P. machaon*. De handparingen met dit vrouwtje, eveneens twee keer, verliepen nu vlotter (zie fig. 2). De eerste vond plaats op 24 mei 2011 met het oudste ♂ *P. hospiton* en duurde +/- 30 min. Om de kansen te verhogen, werd de volgende dag een tweede keer gecopuleerd, nu met het tweede ♂ *P. hospiton* en deze duurde ongeveer 3 uur. Bij deze laatste poging werd het mannetje verschillende malen met trillende bewegingen waargenomen, een goed teken dat erop wijst dat inseminatie plaatsvond. De derde poging bleek nu wel de goede te zijn want de pas afgelegde eitjes begonnen al na 2 dagen te verkleuren. Het vrouwtje werd telkens twee maal daags gevoed, en na twee weken werden zo een 60-tal bevruchte eitjes verkregen. Uit de verdeling van het aantal afgelegde eitjes in de twee voedselplanten in de kooi, nl. 28 op *F. vulgare* en 41 op *R. graveolens*, bleek dat het vrouwtje een voorkeur had voor Wijnruit als ovipositieplant. Dit werd ook al waargenomen bij het eerste handgepaarde vrouwtje. Volgens AUBERT *et al.* (1997) zou dit komen omdat wijnruit meer geurende stoffen afscheidt die de vrouwtjes aantrekken en zelfs ovipositie kan uitlokken. Vervolgens werd nog een 4^{de} ♀ *P. machaon* handgepaard met het 2^{de} ♂ *P. hospiton* maar na het beëindigen van de copulatie bleek het ♀ te bloeden (groenachtig heamolymfe druppelde uit het achterlijf). Het mannetje had wellicht de ovipositor vastgegrepen. Het vrouwtje kon een tweetal weken in leven gehouden worden via forcefeeding, maar er werd geen eileg verkregen.

De verschillende hybridisatie-paringen en verkregen resultaten worden samengevat in Tabel 1.

Tabel 1 : overzicht en resultaten hybridisatie-paringen via handparing ; *mach.* = *P. machaon* ; *hospt.* = *P. hospiton*

Volgnummer Datum	Ouders	Duur paring (in minuten)	Ei-aantal	Bevrucht (in%)	Opmerkingen
1) 16/V/2011	♀ <i>mach.4</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	+/- 30	50	0%	Geen verkleuringen
2) 22/V/2011	♀ <i>mach.5</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	(1) < 2 (2) +/- 400	0	0%	♀ dood 2 dagen na copulatie
3) 24/V/2011	♀ <i>mach.6</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	+/- 30			57 eitjes bruin verkleurd
4) 25/V/2011	♀ <i>mach.6</i> x ♂ <i>hospt.2</i>	+/- 200	59	97%	(= embryo-ontwikkeling)
5) 28/V/2011	♀ <i>mach.7</i> x ♂ <i>hospt.2</i>	+/- 60	0	0%	verwondingen bij ♀ door slechte copulatie

3.2 Kweek van de rupsen

Op 30 mei 2011 ontloek de eerste hybride-rups. Tegen 7 juni waren er 52 van de 57 bruin verkleurde eitjes ontloken. De rupsen werden op vers afgesneden voedselplanten grootgebracht, in een kooi op kamertemperatuur. De kooi werd op geregelde tijdstippen in de zon geplaatst of er werd een lamp gebruikt bij bewolkte dagen. De keuze van de voedselplant is echter een tweede cruciaal punt. Logisch gezien zou het een plant uit de familie van de *Umbelliferae* (*Apiacea*) of *Rutaceae* moeten zijn, gezien beide ouders waardplanten hebben uit deze families. Ik koos ervoor om de L1-rupsen op Venkel te plaatsen gezien *P. machaon* hier gemakkelijk op groeit en ik er voldoende verse planten van had. Ook op de Mediterrane eilanden komt deze plant in het wild voor.

Een alternatieve keuze was *F. communis* (Reuzevenkel) geweest, *D. carota* var. *sativus* (Wilde peen of Wortel) of een plant uit de familie van de ruitachtigen : *R. graveolens* (Wijnruit), *Skimmia* sp. of *Choisia* sp. Van deze laatste plant werd een succesvolle Koninginnepagekweek verkregen (zie CUVÉLIER *et al.*, 2007). *Skimmia* sp. zou een goede alternatieve voedselplant zijn voor *P. hospiton* (geen persoonlijke ervaring). Het opkweken van *P. machaon* rupsen ging echter niet op de *Skimmia japonica* THUNBERG. (eigen ervaring uit voorgaande kweek). Het derde alternatief uit de Wijnruitfamilie, *R. graveolens*, is een goede voedselplant voor *P. machaon* in kweek, maar het is geen natuurlijke voedselplant voor de andere oudersoort van onze hybride. Het Corsicaanse broertje, *Ruta corsica* DC. of Corsicaans Wijnruit, is dit daarentegen wel voor *P. hospiton*, maar deze bergplant gedijt dan niet in onze streken.

Ook *Peucedanum paniculatum* LOISEL, gekende waardplant en *Pastinaca latifolia* (DUBY) DE CANDOLLE of *Laserpitium halleri cynapiifolium* VIV. (GUYOT, 2000), twee andere natuurlijke Corsicaanse voedselplanten voor *P. hospiton*, zijn moeilijk of niet transplanteerbaar naar onze streken of groeien erg traag (AUBERT *et al.* 1996 en 1997). Daarom werden in de kweek enkele rupsen getest op deze drie alternatieven : *F. communis*, *R. graveolens* en *Pastinaca sativa* LINNAEUS. Deze laatste plant leverde al snel enkele dode rupsen op, dus hier werd niet mee verder gewerkt (zie resultaten kweekschema in "tabel 2").

Na één week waren er nog 48 rupsjes in leven. Enkele waren al verveld naar L2 of zelfs op weg naar L3. Het was opvallend dat de rupsen snel groeiden. Wellicht speelt het krachtige hybride-effect hierbij een rol. Dit is een gekend fenomeen dat ook bij andere (onder)soorten aanwezig is zoals bij de kruising tussen *Parnassius apollo* LINNAEUS rassen (Xavier MÉRIT, pers. comm.). Om dezelfde reden groeien hybride-groenten zoals hybride-tomaten cultivars ook krachtiger dan hun raszuivere soortgenoten. Qua uitzicht zagen de jonge hybride-rupsen er (nog) weinig verschillend uit in ver-

gelijking met hun rasechte soortgenoten. De opvallende witte vlek bij de eerste stadia *P. machaon* is wel minder uitgesproken. Pas vanaf het 3^{de} rupsstadium tekenen de verschillen zich duidelijk af (zie rode cirkels op fig. 5 met overzicht foto's van verschillende rupsenstadia L1 tot L6 en pop).

Vanaf L4 kan je, met enige training, *P. machaon* en *P. hospiton* rupsen duidelijk van elkaar onderscheiden. Rupsen *P. machaon* vertonen dan hun typische strepen-patroon. Hun Middellandse tegenhangers hebben daarentegen een ingewikkelder patroon, met typisch zwart omzoomde cirkelvormige patronen (rond stigmata) boven de poten (DEMOULIN, 1971). Hybride-rupsen hebben een intermediair patroon, gelijken iets meer op *P. machaon* maar van bovenaf gezien hebben ze in hun rugstrepen een kenmerkende instulping (zie foto's en rood omcirkelde plaatsen op fig. 5).

Op 15 juni waren er nog 41 hybride-rupsen over, in volgende stadia : 9 L3, 28 L4, 5 L5 en 1 L6 (zie overzicht kweekschema "grafiek 1" van dag 1 tot dag 16). Ik besliste om op die dag 10 rupsen over te plaatsen naar 2 andere voedselplanten die ik in de tuin groeien had om de kweekgeschiktheid hiervan na te gaan. Er werden dus telkens 2 rupsen in L3 en 3 in L4 overgeplaatst naar enerzijds *F. communis* en anderzijds *R. graveolens* (zie overzicht kweekschema "grafiek 1b" van dag 17 tot 31).

Tegen 20 juni had ik de eerste hybride poppen van op venkel gekweekte rupsen. Deze waren globaal gezien iets kleiner dan *P. machaon* en iets groter dan *P. hospiton* maar dit is een vrij subjectief criterium gezien de voeding en levensomstandigheden van de rupsen doorslaggevend is. Bewaard op een vrij constante temperatuur van 25°C kwamen de eerste hybride-vlinders al na 7 dagen, namelijk de eerste week van juli uit.

Ondertussen accepteerden de overgeplaatste rupsen met mondjesmaat hun nieuw voedsel. *F. communis* werd daarbij duidelijk beter geaccepteerd dan *R. graveolens*. Na 15 dagen waren er al 4 rupsen dood (slechts één levend als L5-rups) op deze laatste voedselplant. Op *F. communis* daarentegen waren er nog 3 rupsen in leven (één L5 en 2 als L6-rups).

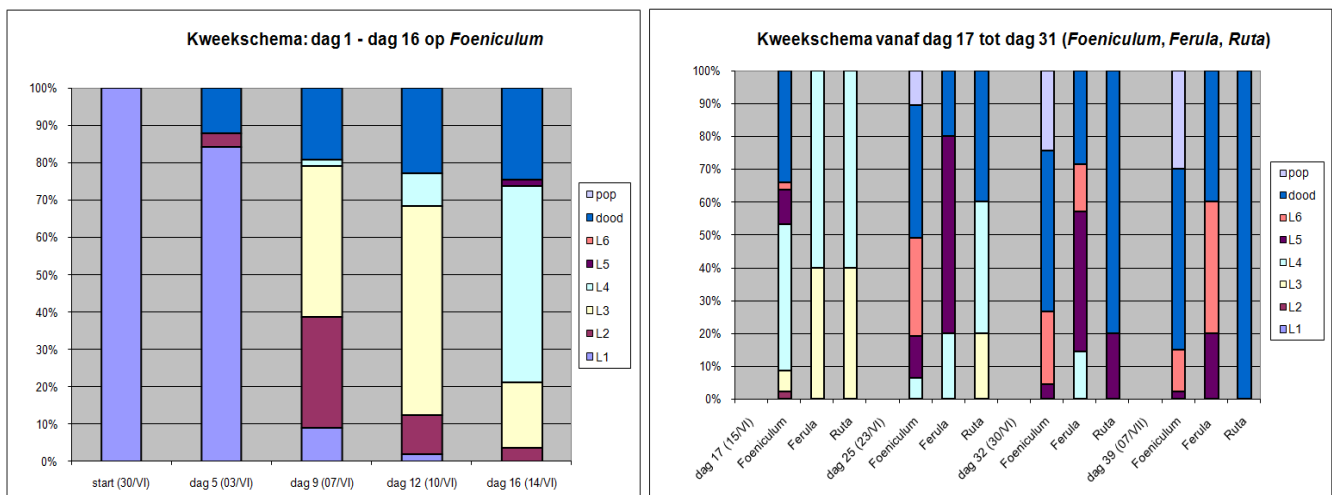
Tijdens het pakken van mijn koffers volgden nog enkel anderen, maar er waren ook nog rupsen die in L5 en L6 stadium zaten. Het ontbreken van echte zomerse temperaturen in de maand juli, had mijn plannen wat vertraagd maar toch kon ik met een goed gemoed de echte zomertemperaturen opzoeken, gezien het thuisfront zich over de achterblijvers zou ontfermen. Dit bleek echter niet eenvoudig gezien de juli-temperaturen (rond de 15°C) en weersomstandigheden (weinig zon en zeer nat) in de zomer van 2011 niet beterden en abnormaal laag waren volgens deze tijd van het jaar. Toen ik eind juli terug thuis kwam, had geen enkele van de achtergebleven rupsen mijn 3-wekendurende reis overleefd.

3.3 Imago's - vergelijking tussen *P. hospiton*, *P. machaon* en hybride

Op fig. 3, zijn de imago's van *P. machaon* (bovenste rij), *P. hospiton* (onderste rij) en hybride hiertussen (middelste rij) afgebeeld. De volwassen hybride bezit intermediaire én overheersende eigenschappen van beide soorten. Aan de hand van volgende vier kenmerken kunnen de drie imago's van elkaar onderscheiden worden (zie vb. DEMOULIN, 1971) :

1. De submarginale band op de achtervleugels is bij *P. hospiton* niet afgelijnd (eerder wazig) terwijl dit voor *P. machaon* duidelijk afgelijnd is. De hybriden nemen hierin een tussenvorm aan.
2. De anaalvlek bestaat uit een grote rode vlek bij *P. machaon*. Deze vlek is steeds afgeplat en gereduceerd bij *P. hospiton*, maar een volledig zwart omljnd, wat niet het geval is bij *P. machaon* (steeds groot en onvolledig omljnd). Bij de hybriden is deze anaalvlek eveneens verkleind, maar nooit volledig zwart omljnd (gedeeltelijk open).
3. De staarten aan de achtervleugels zijn steeds langer bij *P. machaon* én de hybrides (dit dominant kenmerk van *P. machaon* wordt steeds overgedragen bij hybrides !).
4. De marginale band op de achterkant van de voorvleugels is recht bij *P. machaon*, sterkt getand bij *P. hospiton* en intermediair bij de hybride.

Grafiek 1 : Kweekschema's hybriderupsen. **a.** Vanaf 30 mei tot 15 juni, enkel op *F. vulgare* (links) ;
b. Van 15 juni tot 7 juli op *F. vulgare*, *F. communis* en *R. graveolens* (rechts).



4. Veldwaarnemingen op Corsica-Sardinië (zomerreis van 10 tot 29 juli 2011)

Op 10 juli vertrok ik te Zulte met mijn vriendin Valerie richting luchthaven van Lille. Daar namen we het vliegtuig naar onze zuidelijke bestemming om er rond 10 uur 40 in Bastia te landen. We regelden vlug onze huurauto voor de volgende weken en hiermee werden er verschillende plaatsen bezocht. Hieronder zal echter enkel gefocust worden op deze plaatsen in verband met de *Papilio*'s.

Op 11 juli stond Col de Sorba op het programma. Uit verschillende reisverslagen, o.a. van Sylvain CUVELIER in BLK gepubliceerd (CUVELIER, 2003, 2008), is duidelijk op te maken dat dit een goede plaats is om *P. hospiton* te vinden (zie "foto biotoop 1"). Met grote verwachtingen reden we vanuit ons verblijf in St Pietro-di-Venaco richting de voet van de Col. Het was echter een ontgoocheling die ons stond op te wachten : de Col de Sorba lag volledig versperd en was herschapen tot een bouwwerf ! Er werd nog via Ghisoni getracht om langs de andere kant de Col de Sorba te bereiken maar ook langs deze oostkant was enkele kilometers voor het bereiken van de top de weg versperd. Blijkbaar wil men van de smalle D69 (die een verbindingsweg is tussen Vivario en Ghisoni) een hoofdweg maken, zodat ook vrachtwagens elkaar gemakkelijk kunnen kruisen. Als amateur entomoloog heb je er het kijken naar hoe de talrijke voedselplanten *P. paniculatum* voor *P. hospiton* langs de zijkant moeten plaats maken voor steenblokken en asfalt... en hoe de strenge internationale beschermmaatregelen voor deze soort volgens de (Corsicaanse) praktijk worden nagestreefd. Misschien zien de plaatselijke bewoners het anders en zijn ze geen favoriet van deze fototoxische voedselplant... ik kon namelijk zelf ondervinden hoe bij het aanraken van de plant door het vrijkomen van enkel druppels sap op mijn hand en armen de komende uren en dagen voor erge brandwonden zorgden !

Een week later, kon ik toch – gedeeltelijk te voet op de Sorba geraken, maar toen speelde het weer mij parten (minder dan 14°C net voor de top), waardoor deze hoofdplaats dus geschrapt kon worden van onze lijst als vindplaats voor onze *Papilio*-hybride.

Er werd dus verder gezocht naar andere plaatsen. Van Thomas MAERTENS die in 2007 door het eiland trok, had ik vernomen dat hij een hybride gevangen had in de Vallée de Tavignanu (zie fig 6 a). Een wandeling door deze vallei kan vanaf het vertrekpunt in Corte. Bij aanvang van deze wandeling, op 21 juli, bleek al vlug dat alles er erg dor uit zag. Daar waar er vier jaar geleden tijdens dezelfde periode blijkbaar nog bloeiende distels stonden waar *P. machaon* en soortgenoten gretig op zaten te drinken, was er nu niets te bespeuren. Ik kon er enkel afgevolgen *Coenonympha corinna* HÜBNER en *Plebejus idas bellieri* OBERTHÜR waarnemen. We waren dus te laat door het erg goede voorjaar en een nakend onweer maakte dat we hier niet lang verbleven. Uit nieuwsgierigheid kwam ik er tegen de avond nog eens terug... en trof na anderhalf uur zoeken een 5-tal jonge (L3) rupsen aan. Dit betekende dat de ♀♀ hier twee tot drie weken geleden al uitgevlogen waren. Het leken *P. machaon* maar gezien de gelijkenissen tussen *P. hospiton* en de hybride in de jongste stadia, was dit geen zekerheid. Deze rupsen werden verder opgekweekt en mijn eerste oordeel bleek correct. Van de poppen die ik kon meedoen naar huis, kon ik thuis nog een mooie F1 kweek opstarten (F1-kweek : dit zijn de nakomelingen uit een paring tussen ♀ en ♂ imago's, van de ontloken poppen uit Corsica ; dit zijn dus allemaal "broers en zussen" van elkaar).

Uit voorgaande observaties maakte ik de conclusie dat ik dus misschien nog een kans had om *P. hospiton* te vinden indien ik noordelijker op het eiland ging zoeken. In Noord-Corsica, zijn er ook plaatsen waar beide *Papilio*-soorten samen voorkomen in de lente, en dus bestond de kans er om de hybride waar te nemen tussen de tweede generatie *P. hospiton* en *P. machaon*. Ik had geluk want op een top in de "Balagne-streek" (zie "foto biotoop 2"), in een verlaten landschap van heuveltjes, struikgewas en nu en dan eens een loslopende koe op zoek naar niet-stekelig groen, zag ik enkele *Papilio*'s vliegen. Het bleken op het eerste zicht allemaal *P. machaon*, maar van naderbij zag ik dat er toch verschil op zat. Mijn eerste wildgevangen hybride had ik beet !

Op deze plaats vond ik ook een L6-rups van *P. hospiton* op *P. paniculatum*, die enkele dagen later tot pop vervelde. Verder gedurende deze reis keerde ik nog eens terug naar deze plaats en kon er nog enkele afgevolgen mannetjes *P. hospiton*, enkele *P. machaon* en een 3-tal hybriden vangen.

Op fig. 3 worden verschillen tussen imago's *P. machaon*, *P. hospiton* en hybrides weergegeven.

5. Vergelijking tussen gekweekte hybriden en de wildgevangen exemplaren : bespreking

De bespreking tussen de habitus van imago's van de gekweekte hybriden in vergelijking met de wildgevangen exemplaren gebeurt aan de hand van fig. 6. De gekweekte hybriden *P. machaon* x *P. hospiton* gelijken iets meer op *P. machaon* dan op *P. hospiton*. Dit werd ook reeds waargenomen bij de rupsen vanaf het stadium L4, hoewel er dan al duidelijke verschillen optreden met de twee ouder-soorten (zie infra). Dit zou komen omdat de hybride samengesteld werd met een *P. machaon* als moeder en een *P. hospiton* als vader (DEMOULIN, 1971). In de veronderstelling dat 1c. een *P. machaon* x *P. hospiton* hybride is, klopt deze redenering gezien de habitus er sterker mee overeenstemt : staarten zijn breder en blauwe oogvlekken in submarginale zwarte band zijn duidelijker ontwikkeld. De auteur kon dit gegeven echter niet verifiëren gezien de inverse kruising niet uitgevoerd werd en de natuurlijke hybriden niet via karyotyping of tot op DNA-niveau onderzocht werden.

Daarnaast zijn bij de gekweekte hybriden de blauwe marginale vlekken op de achtervleugels duidelijk sterker ontwikkeld in vergelijking met de wildgevangen exemplaren. Dit komt mijns inziens omdat de *P. machaon gorganus* die in België voorkomt ook eerder een patroon in deze richting vertoont t.o.v. de *P. machaon* uit het Mediterrane gebied. *P. machaon* vertoont nu echter veel variatie naar habitus in zijn ganse (en grote) verspreidingsgebied. Toch zijn er typische en vaste patronen bij regionale vormen herkenbaar en beschreven als ondersoorten. DEMOULIN (1971) vermeldt in dit opzicht dat de ondersoorten *P. machaon aliaska* SCUDDER en *P. machaon sikkimensis* (f. *montanus*) ALPHERAKY kortere staarten hebben en vele Aziatische *P. machaon* ondersoorten een meer afgeplatte rode achterrandsvlek zoals bij *P. hospiton* (dit mani-

festeert zich ook bij aanliggende soorten zoals bij *P. zelicaon* BDW. in Noord-America). Wanneer we nu nog een stap verder gaan, en de rupsenstadia erbij betrekken, dan zien we bijvoorbeeld dat de rups van *P. machaon sabarae* OBERTHÜR sprekend lijkt op deze van *P. hospiton*, maar de vlinder duidelijk de habitus van een *P. machaon* heeft. Hieruit concludeert deze auteur dat *P. machaon* en *P. hospiton* tot één "superspecies" zouden behoren en dat *P. hospiton*, door zijn jarenlange isolatie op de eilanden, hieruit als afzonderlijke vorm ontstaan is. De hybriden hiertussen zouden dan – opnieuw een stap terug – intermediaire vormen zijn tussen deze twee "species".

Toch is het ook opmerkelijk dat binnen de gekweekte hybriden de variatie minimaal is (uit de kweek werden quasi identieke imago's verkregen, vergelijk vb. de 3 afgebeelde gekweekte hybriden op fig. 6, d-f). De wildgevangen hybriden hebben (uiteraard) wel enige variatie (vergelijk vb. alle wildgevangen hybriden : fig. 6, a-c), maar de variatie is niet in die mate groot dat de habitus van de gekweekte hybriden hierbinnen zou kunnen vallen. Dit manifesteert zich duidelijk in de blauwe marginale vlekken op de achtervleugels naar grootte en vorm.

Het lijkt er dus op dat kenmerken van *P. machaon* die worden overgedragen naar de hybride-nakomelingen *consistent en vrij eenduidig* kunnen voorkomen maar in *sterk verschillende verhoudingen*. Deze fenotypische verschillen zouden het gevolg kunnen zijn van het feit dat het genetisch materiaal van *P. machaon* en *P. hospiton* in de natuurlijke hybrides niet gelijk verdeeld is zoals als bij de gekweekte hybrides (*P. machaon gorganus* uit België x *P. hospiton* uit Corsica). In die veronderstelling zouden de Corsicaanse natuurlijke hybrides op populatieniveau (en statistisch) gezien steeds > 50% genetisch materiaal van *P. hospiton* in zich dragen ! AUBERT *et al.* (1997) en CIANCHI *et al.* (2003) vermelden in dit verband dat over het ganse genetische materiaal van *P. machaon* in Corsica (en Sardinië) delen terug te vinden zijn van het genoom van *P. hospiton*. Dit mechanisme noemt men *introgressie* en dit komt tot stand omdat er door de tijd heen tussen twee dicht bij elkaar levende overlappende - maar tóch correcte !- soorten kruisingen en terugkruisingen ontstaan. Omdat de nakomelingen hiertussen (hybrides) niet steriel zijn en dus kunnen terugkruisen met de oudersoorten, blijven er uiteindelijk delen van het genoom van de andere soort achter binnen het genoom van de eigen soort. Hierdoor lijkt het erop dat de typische *P. hospiton*-kenmerken, nl. een duidelijk zwarter vliegelpatroon, met minder duidelijke blauwe vlekken in de zwarte submarginale band op de achtervleugels en een kleinere rode anaalvlek duidelijker aanwezig zijn bij de natuurlijke Corsicaanse hybrides. Omgekeerd gezien lijkt het dan evident dat de gekweekte hybriden, met een *P. machaon gorganus* moeder – en dus zonder extra genetisch materiaal van *P. hospiton* in zich, duidelijker naar deze habitus zullen nijken.

6. Conclusie

In dit onderzoek werden gekweekte hybrides tussen *P. machaon gorganus* x *P. hospiton* vergeleken met natuurlijke hybrides uit Corsica. Hieruit valt op te merken dat alle gekweekte hybrides consistent waren naar habitus én bovendien – in tenminste één kenmerk – duidelijk verschilden van de wildgevangen hybrides. Het dient hier wel vermeld te worden dat het is in dit onderzoek moeilijk is om dergelijke observaties hard te maken. Hiervoor zouden toch veel meer individuen op een eenduidige én kwantitatieve manier gezamenlijk onderzocht moeten worden (maar deze waren niet voorhanden en m.i. ook vrij beperkt aanwezig in de meeste (privé collecties) ; een oproep naar al wie deze hybrides in verzameling heeft.

Toch lijkt het erop dat het beschreven systeem van "introgressie" (zie vb. AUBERT *et al.* (1997) en CIANCHI *et al.* (2003) de oorzaak van deze grotere variatie kan zijn. Zo is geweten dat een deel van het genetisch materiaal van *P. hospiton* zich genesteld heeft in dit van *P. machaon* op Corsica (en Sardinië), terwijl *P. machaon gorganus* uit het vasteland (vb. Zulte, België) dit vrijwel zeker niet in zich draagt. Gezien het genetisch materiaal tussen deze twee *P. machaon* op populatieniveau dan steeds ongelijk is, leiden hybride-kruisingen met een genetisch identieke *P. hospiton* dan toch tot genetisch verschillende nakomelingen. Dit uit zich dan in een verschillende habitus (fenotype) tussen deze twee groepen hybrides.

Hierop verder bouwend zou de variatie die ontstaat tussen de kruisingen van de twee besproken soorten, waarvan één met een zeer beperkt voorkomen en de ander die een groot verspreidingsgebied heeft met ondersoorten, toch unieke én herhaalbare resultaten kunnen opleveren. Om deze hypothese verder te testen zou het zeer interessant zijn om de nakomelingen van bijvoorbeeld een kruising tussen *P. hospiton* en een *P. machaon sabarae* of een *P. machaon aliaska* met elkaar én met wildgevangen hybriden uit de Mediterrane eilanden te vergelijken, zowel naar imago's als naar rupsenstadia. Deze *machaon*-ondersoorten, aan de uiteinden van het *P. machaon*-verspreidingsgebied hebben een kenmerkende habitus, en bevatten dus bepaalde uniek overerfbare genen. De studie van deze hybride-nakomelingen zou eveneens een criterium kunnen zijn om een twijfelachtige ondersoort al dan niet te aanvaarden. Wanneer echter duidelijke ondersoorten dan met een verwante soort - zoals *P. hospiton* - worden gekruist, kunnen de unieke kenmerken tijdens het versmelten van de gameten dan op een bepaalde maar tot zover ongekende manier (dominant, recessief, intermediair, mozaïek... ?) worden herschikt. Dit kan fenotypisch dan een niet te voorspellen, maar verrassend mooi resultaat geven !

Dankwoord

Dit artikel kwam tot stand dankzij de medewerking van een aantal personen die ik hierbij wens te bedanken. In de eerste plaats is dit Sylvain CUVÉLIER voor het herlezen en corrigeren van de draft-versies en de vele suggesties voor het tot stand komen van het artikel dat hier voorligt. In de tweede plaats gaat mijn dank naar Dr Jacques HUTSEBAUT voor de bereidwillige medewerking, suggesties naar literatuur en uitlenen van specimens (imago's van zowel *P. hospiton* als *T. violaceus*). Daarnaast wens ik volgende personen nog te bedanken : Angel KEYMEULEN (vertaling uit het Nederlands naar de Franse versie), Joseph VERHULST (zetting artikel), Thomas MAERTENS (uitlenen hybride) en Daniel DEBACKER (bezorgen van enkele poppen *P. machaon*). Tenslotte ben ik mijn vriendin Valerie VANDERSTRAETEN erg dankbaar voor

de plezierige vlinderreizen die we samen maken, zoals in het kader van dit artikel, waarbij doorgaans veel geduld nodig is om de "vlinderideeën" in de praktijk te kunnen waarmaken.

Literatuurlijst

- AUBERT, J. & DESCIMON, H. 1996. Population biology and conservation of the corsican swallowtail butterfly *Papilio hospiton* GENE. *Biological conservation* (78):247-255.
- AUBERT, J., BARASCUD, B., DESCIMON, H., MICHEL, F. 1997. Ecology and genetics of interspecific hybridisation in swallowtails, *Papilio hospiton* GENÉ and *P. machaon* L., in Corsica (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Biological Journal of the Linnean Society* (60):467-492.
- BARON, J. 1981 - Notes sur les hybrides machaon-hospiton. *Bull. de la Société Sciences nat.* (31):1-3.
- CIANCHI, R. 2003 - Differential patterns of hybridization and introgression between the swallowtails *Papilio machaon* and *P. hospiton* from Sardinia and Corsica islands (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Molecular Ecology* 12(6):1461-1471.
- CLARKE & SHEPPARD. 1956 - Hand-pairing of butterflies 10(1-2):47.
- CUVELIER, S. 2003. "Papillonner" à partir de la Toscane par la Sardaigne et à travers la Corse (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) - "Vlinderen" via Toscane over Sardinië naar Corsica (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*). *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXII/1:11-15.
- CUVELIER, S. 2008. Été 2008, Italia : farfalle, mare, isole e vulcani et la Corse : l'Île de Beauté (*Lepidoptera* : *Papilionoidea* & *Hesperioidea*) - Zomer 2008, Italia : farfalle, mare, isole e vulcani & Corsica : l'Île de beauté (*Lepidoptera* : *Papilionoidea* & *Hesperioidea*). *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXVII/2-3:41-56.
- CUVELIER S., DEGRANDE J., MERVEILLIE L., SPRUYTTE S. & VERVAEKE J. 2007 Dagvlinders in West-Vlaanderen. Verspreiding en Ecologie. 2000-2006, p. 42.
- DE CLERCQ, P. 2006 - Cursus "Toegepaste entomologie". Opleiding Bio-Ingenieur, Universiteit Gent.
- DEMOULIN, J. 1971 - À propos des "hybrides" *Papilio machaon* LINNE x *Papilio hospiton* GENE. - *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXVII/2-3:pp. 89-92.
- GUYOT, H. 2000. Découverte d'une nouvelle plante-hôte de *Papilio hospiton* en Corse (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Alexanor* 21(5):285-287.
- PIERRON, M. 1992 - Polyphagie de *Papilio hospiton* (GENE). Influence du trophisme. Hybridations expérimentales. *Alexanor*. 17(7):387-390.
- SETTELE, J., SHREEVE, T., KONVICKA, M. & VAN DYCK, H. 2009. Ecology of Butterflies in Europe, Published by Cambridge University Press. Ed. 2009, pp. 130-156.
- SIMMONS, A. 1927 - Notes on the larvae of *Papilio hospiton* and its food-plants. *The Entomologist* (60):49-51.
- STROBINO, R. 1970. Observations concernant *Papilio hospiton* GENÉ en Corse, et ses hybrides naturels avec *P. machaon* LINNÉ. *Entomops.* 3(19):103-112.
- WIKLUND, C. 1973. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Ent. exp. & appl.* 16:232-242.
- WIKLUND, C. 1974. Oviposition preferences in *Papilio machaon* in relation to the host plants of the larvae. *Ent. exp. & appl.* 17:189-198.
- WIKLUND, C. 1975. The evolutionary relationship between oviposition preferences and larval host range in *Papilio machaon* LINNÉ. *Oecologia* 18:185-197.



Foto biotoop 1 : Corsica, "Balagne" regio (~400 m). Biotoop van *P. machaon*, *P. hospiton* en hybrides.

Photo biotope 1 : Corse, région "Balagne" (~400 m). Biotope de *P. machaon*, *P. hospiton* et hybrides.

Foto/photo : L. PARMENTIER (zie tekst voor details/ voir texte pour les details).



Fig. 1 : *Trogus violaceus* MOCSÁRY, een endo-parasiterende sluipwesp tijdens rupsenstadia van *P. hospiton* en andere Europese papilio-soorten/ *Trogus violaceus* MOCSÁRY, un ichneumon endoparasite durant les stades larvaires de *P. hospiton* et d'autres espèces européennes de *Papilio*. **a.** ♂, ex larva 15/III/2011 (leg. & coll. : L. PARMENTIER) ; **b.** ♀, ex larva 25/V/1984 (leg. & coll. : J. HUTSEBAUT) ; **c.** pop met typische doorboring na uitkomen sluipwesp/ chrysalide avec la perforation caractéristique après éclosion de l'ichneumon (leg. & coll. : L. PARMENTIER). Foto's/photos : S. CUVÉLIER.

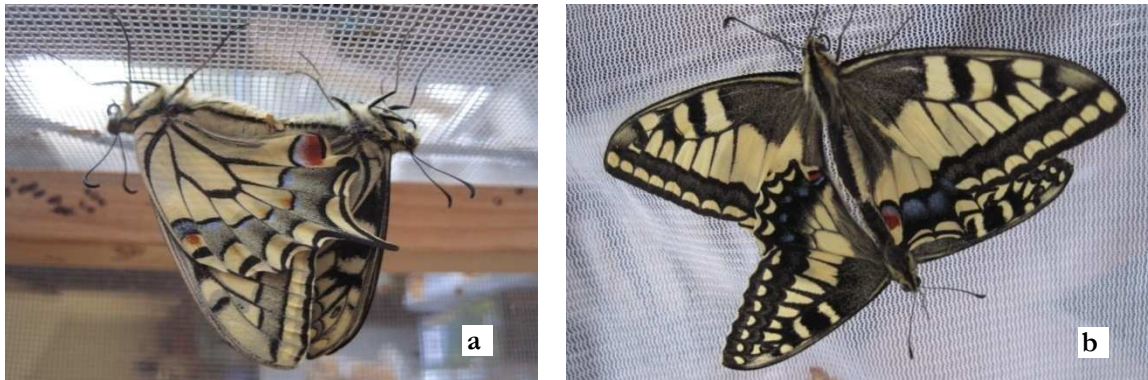


Fig. 2 : hybridisatie-paring/hybridation (n°4 op 25/V/2011, zie tekst/voir texte) tussen/entre ♀ *P. machaon* en ♂ *P. hospiton*. **a.** ♀ links/gauche, ♂ rechts/droite ; **b.** ♀ boven/au-dessus, ♂ onder/en-dessous. Foto's/photos : L. PARMENTIER.

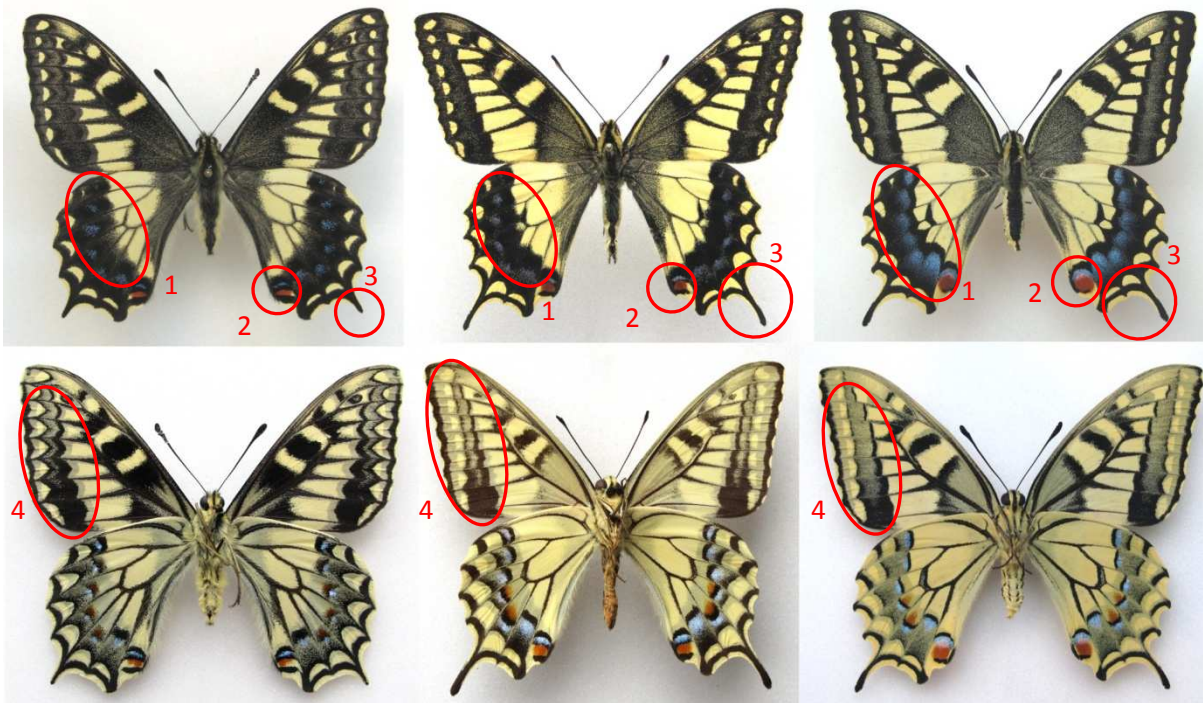


Fig. 3 : imago's van *Papilio hospiton* (links), *P. machaon* (rechts) en hybride hiertussen (midden), met kenmerkende eigenschappen habitus 1-4 (zie tekst) op zowel bovenzijde (bovenste rij) als onderzijde (onderste rij) van de vleugels.

Fig. 3 : imagos de *Papilio hospiton* (gauche), *P. machaon* (droite) et hybrides (milieu), avec les caractéristiques de leurs habitus respectifs 1-4 (voir texte) au recto (rangée supérieure) ainsi qu'au verso (rangée inférieure) des ailes.

Leg., coll. en foto's/ Leg., coll. et photos : L. PARMENTIER.



Fig. 4 : vergelijking *P. hospiton*, *P. machaon* en natuurlijke hybriden hiertussen

Kolom 1, a.-d. *P. hospiton* (boven naar onder ♂♂♀♀); **kolom 2, e.-g.** natuurlijke ♂ hybriden *P. hospiton* ♂ x *P. machaon* ♀, **h.** *P. machaon* ♂ x *P. hospiton* ♀ (?); **kolom 3, *P. machaon*** (boven naar onder ♂♀♂♀) **i.-j.** *P. machaon* (Corsica, omg. Corte, *ex larva*, zie vermelding in tekst), **k.-l.** *P. machaon gorganus* (Zulte, België).

Leg. en coll. (b,c,d,h) : J. HUTSEBAUT ; leg., coll. (overige) en foto's : L. PARMENTIER.

Fig. 4 : comparaison *P. hospiton*, *P. machaon* et leurs hybrides naturels

Colonne 1, a.-d. *P. hospiton* (de haut en bas ♂♂♀♀) ; **colonne 2, e.-g.** hybrides naturels ♂ *P. hospiton* ♂ x *P. machaon* ♀, **h.** *P. machaon* ♂ x *P. hospiton* ♀ (?); **colonne 3, *P. machaon*** (de haut en bas ♂♀♂♀) **i.-j.** *P. machaon* (Corse, environs de Corte, *ex larva*, voir citation dans le texte), **k.-l.** *P. machaon gorganus* (Zulte, Belgique).

Leg. en coll. (b,c,d,h) : J. HUTSEBAUT ; leg., coll. (autres) et photos : L. PARMENTIER.



Fig. 5 : rupsenstadia vanaf L1 tot pop : (links) *P. hospiton*, (rechts) *P. machaon* en (midden) hybride ; rood omcirkelde delen op foto's geven typische herkenningspunten bij de verschillende rupsen (stadia) aan, zie tekst.

Leg., coll. en foto's : L. PARMENTIER.

Fig. 5 : stades larvaires depuis L1 jusqu'au stade nymphal : (gauche) *P. hospiton*, (droite) *P. machaon* et hybride (milieu) ; sur les photos, les caractères typiques des chenilles aux différents stades sont encadrés de rouge, voir texte.

Leg., coll. et photos : L. PARMENTIER.

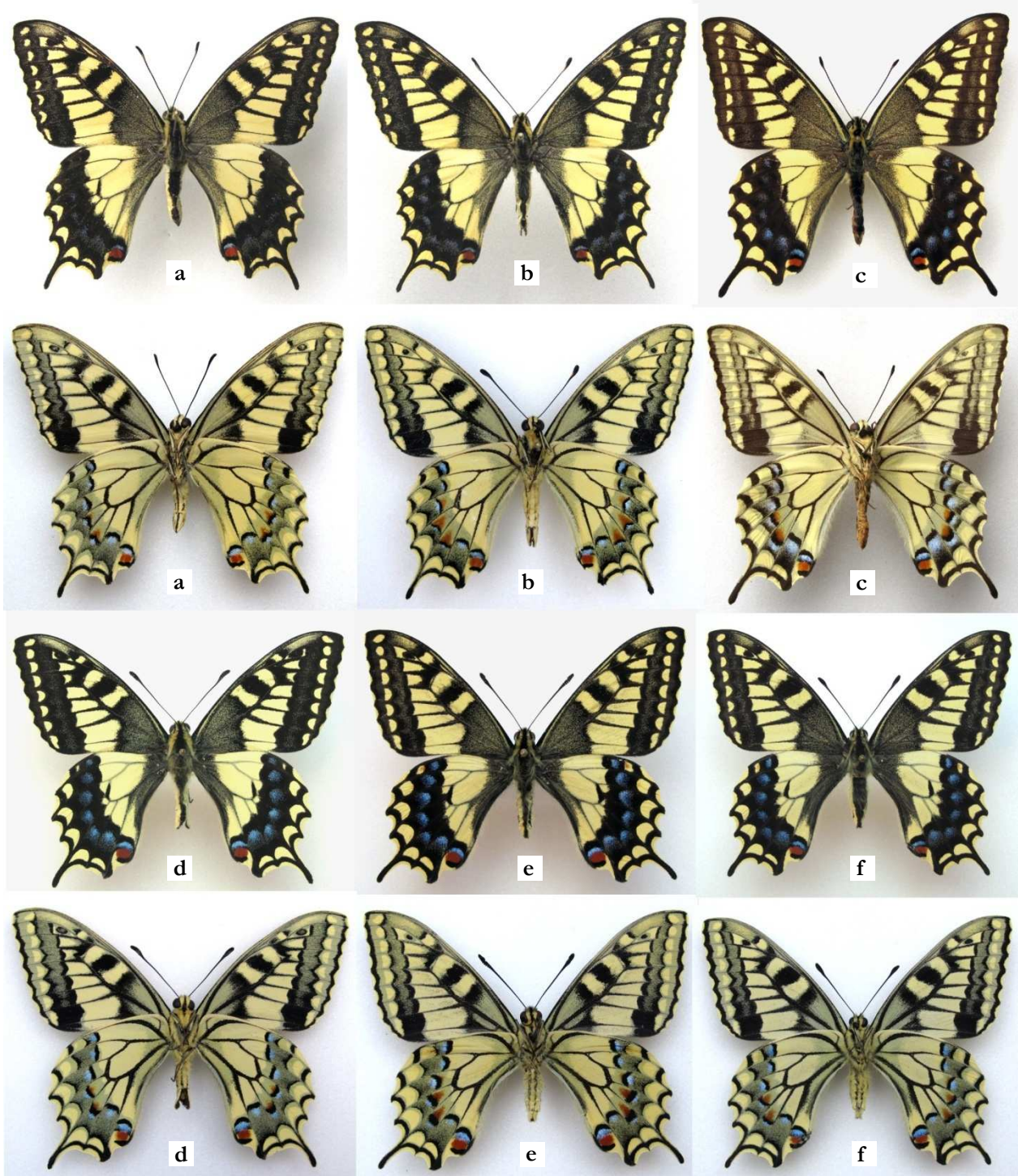


Fig. 6, HYBRIDEN : vergelijking wildgevangen versus gekweekte exemplaren

Rijen 1 en 2 (onderzijden), natuurlijke hybriden a. ♂ *P. hospiton* × *P. machaon*, Corsica, omg. Corte, Vallei Tavignanu richting Arche, ~500 m, 9/VII/2008, leg. & coll. Th. MAERTENS, b. ♂ *P. hospiton* × *P. machaon*, Corsica, Balagne, omg. Col de San Colombano, ~300 m, 15/VII/2011, leg. & coll. L. PARMENTIER, c. ♂ *P. machaon* × *P. hospiton* (mogelijks), Corsica, Gorges de l'Asco, Asco, 620 m, 20/VI/1983, leg. & coll. J. HUTSEBAUT.

Rijen 3 en 4 (onderzijden), gekweekte hybriden (zie tekst ; leg. en coll. L. PARMENTIER) *P. machaon gorganus* × *P. hospiton* d. ♂, 2/VII/2011, e. ♀, 7/VII/2011 en f. ♀, 8/VII/2011. Foto's : L. PARMENTIER.

Fig. 6, HYBRIDES : comparaison entre exemplaires d'élevage et exemplaires capturés dans la nature

Lignes 1 & 2 (versos), hybrides naturels a. ♂ *P. hospiton* × *P. machaon*, Corse, env. Corte, Vallée Tavignanu direction Arche, ~500 m, 9/VII/2008, leg. & coll. Th. MAERTENS, b. ♂ *P. hospiton* × *P. machaon*, Corse, Balagne, env. du Col de San Colombano, ~300 m, 15/VII/2011, leg. & coll. L. PARMENTIER, c. ♂ *P. machaon* × *P. hospiton* (probable), Corse, Gorges de l'Asco, Asco, 620 m, 20/VI/1983, leg. & coll. J. HUTSEBAUT.

Lignes 3 & 4 (versos), hybrides d'élevage (voir texte ; leg. en coll. L. PARMENTIER) *P. machaon gorganus* × *P. hospiton* d. ♂, 2/VII/2011, e. ♀, 7/VII/2011 et f. ♀, 8/VII/2011. Photos : L. PARMENTIER.

Hybridation entre *Papilio machaon* LINNAEUS et *Papilio hospiton* GENÉ : expériences de terrain et élevage "en laboratoire"

par Laurian PARMENTIER*

Samenvatting

In Europa komt er slechts één *Papilio*-hybride in de natuur voor. Dit is een natuurlijke kruising tussen de Koninginnepage *Papilio machaon* LINNAEUS en de Corsicaanse Koninginnepage *Papilio hospiton* GENÉ. In dit artikel worden veldwaarnemingen van deze wildgevangen hybride vergeleken met imago's van hybriden die bij de auteur thuis onder labomstandigheden gekweekt werden. Zowel hybridisatieparingen, de opkweek op verschillende waardplanten en de rupsenstadia tot en met imago van de hybride worden besproken in relatie tot beide oudersoorten. Daarnaast wordt ook ingegaan op parasitisme bij wildgevonden *Papilio*-rupsen en poppen door de solitaire endoparasiet *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Résumé

En Europe, il n'existe qu'un seul hybride sauvage entre les espèces *Papilio*. Il s'agit d'un croisement naturel entre le Machaon *Papilio machaon* LINNÉ et la Porte-Queue de Corse *Papilio hospiton* GENÉ. Dans cet article, les observations de terrain des hybrides naturels sont comparées avec les adultes des hybrides élevés par l'auteur à la maison. Ainsi que les croisements, l'élevage des chenilles sur différentes plantes hôtes et les stades larvaires jusqu'à l'adulte de l'hybride sont discutés en relation avec les deux espèces parentales. En outre, l'article examine également le parasitisme chez les chenilles et les chrysalides des *Papilio* trouvées dans la nature par l'endoparasite solitaire *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Abstract

In Europe, only one *Papilio*-hybrid occurs in nature. This is a natural cross between the swallowtail *Papilio machaon* LINNAEUS and the Corsican swallowtail *Papilio hospiton* GENÉ. In this article, field observations of wild caught hybrids have been compared to bred hybrids under lab conditions at the author's home. Both hybrid crosses, breeding experiments with different host plant, and larvae to adult stages of the hybrids are discussed in relation to both parental species. In addition, there is also a word about parasitism found in wild *Papilio*-caterpillars and pupae by the solitary endoparasite *Trogus violaceus* MOCSÁRY.

Key Words

Hybridisation, *Papilio machaon*, *Papilio hospiton*, crossbreeding, handpairing, *Foeniculum vulgare*, *Ferula communis*, *Ruta graveolens*, solitary endoparasite, *Trogus violaceus*.

1. Introduction

En Europe, il existe seulement un hybride naturel entre les espèces du genre *Papilio*, à savoir entre le Machaon *Papilio machaon* LINNAEUS et le Porte-Queue de Corse *Papilio hospiton* GENÉ. Etant donné que *P. hospiton* vole exclusivement en Corse et en Sardaigne, c'est donc uniquement sur ces deux îles que l'hybride de rencontre. Ayant en arrière-pensée des vacances d'été dans ces deux îles méditerranéennes, je voulais au préalable tenter à la maison une hybridation entre les espèces *P. machaon* et *P. hospiton*. Compte tenu des lois européennes de protection concernant cette dernière espèce de *Papilio*, je pouvais seulement commencer mon étude à partir de matériel d'élevage. *P. machaon* et l'hybride *P. machaon* x *P. hospiton* ne bénéficie pas de ces mesures de protection (H. DESCIMON, pers. comm.). A l'automne 2009, pour réaliser mon projet, j'ai pu échanger cinq chrysalides de *P. hospiton* avec un éleveur du sud de L'Europe. Ces chrysalides en diapause hivernale ont toutes donné naissances à des mâles. Elles provenaient de chenilles nourries par l'éleveur lui-même dans son jardin sur *Ferula communis* LINNAEUS (férule commune) dans des conditions naturelles (pers. comm.). Cependant, deux de ces chrysalides étaient parasitées par un ichneumon (voir plus loin au point 2).

A côté de cela, j'avais quelques chrysalides de *Papilio machaon gorganus* FRÜHSTORFER, issues de chenilles récoltées dans de petits potagers autour de Zulte – Gent sur des fanes de carotte, *Daucus carota* var. *sativus* LINNAEUS. L'élevage a été continué sur cette plante.

2. Parasitisme par les ichneumons des chenilles de *Papilio* méditerranéens

Que quelques chrysalides qui ont été élevées dans la nature soient parasitées n'est pas un fait exceptionnel. En Corse et en Sardaigne, les chenilles de *P. hospiton* (et de *P. machaon*) sont fréquemment parasitées par les ichneumons. Jacques HUTSEBAUT, membre du CLB, m'a raconté qu'il a aussi connu cette expérience. Durant un voyage en Corse en 1983, il a trouvé le 20 juin, dans le département de Haute-Corse aux environs des Gorges de l'Asco, plusieurs chenilles de *P. hospiton*.

Il a obtenu 17 chrysalides des chenilles récoltées qu'il a élevées. La même année en juillet, trois ichneumons sont sortis. A sa grande surprise, parmi les chrysalides restantes, après hivernage, 7 d'entre elles étaient elles aussi parasitées. Les parasites ont éclos entre le 10 et 25 avril 1984 et les imagos du papillon, du 10 au 18 avril 1984. Je suis arrivé à une constatation similaire en 2012, alors que j'avais quelques chrysalides hivernantes de l'été 2011. Des 10 chrysalides, trois d'entre elles ont donné naissance à un parasite au cours de l'arrière-saison 2011 (octobre). Des 7 chrysalides restantes, deux étaient parasitées (éclosion au printemps, en mars 2012). Donc au total, 50% des chrysalides étaient parasitées; chez Jacques HUTSEBAUT, 10

* Laurian PARMENTIER, Kapellestraat 76 - 9870 B-Zulte, laurianparmentier@hotmail.com

des 17 chrysalides étaient parasitées, soit un taux de parasitisme de 59 % ! Ces résultats sont conformes à ce qui est cité dans la littérature, à savoir que dans certaines régions, 50 voire même 95 % des chenilles sont parasitées (STROBINO, 1970).

Aussi bien Jacques HUTSEBAUT que moi-même avons remarqué que l'endroit par lequel le parasite sort de la chrysalide est très caractéristique: c'est via un trou ovale percé sur le fourreau alaire sur le côté de la nymphe, plus souvent sur le côté gauche de celle-ci (chez les chrysalides de Jacques, 7 parasites sont sortis à gauche et 3 à droite; chez les miennes, 3 fois à gauche et 2 fois à droite). Un travail de recherche a permis d'identifier le parasite: *Trogus violacaeus* MOCSÁRY. C'est une guêpe assez grande de la famille des *Ichneumonidae* (+/- 25 mm d'envergure) au corps noir et aux ailes vitreuses noirâtres (SHAW, 2009). A la fig. 2, un mâle et une femelle de cet ichneumon sont représentés, ainsi qu'une chrysalide après éclosion du parasite par l'ouverture caractéristique. On trouve un bon aperçu des guêpes parasites chez les *Papilio* et autres espèces ainsi que des clés de détermination dans l'ouvrage : SHAW & al., (2009) Ecology of Butterflies in Europe : Hst 11. Parasitoids of European butterflies.

Dans la nature, les femelles de ces parasites recherchent activement les chenilles de plante en plante. Quand elles ont choisi leur victime, elles s'en approchent et injectent, sous la peau de l'abdomen de la chenille qui gigote, un seul œuf par hôte (parasite solitaire) (cours "Entomologie appliquée" – Formation Bio-ir Ugent). Même de jeunes chenilles ont été trouvées parasitées de cette façon. Le développement des chenilles parasitées se poursuit tout à fait normalement. Même la chrysalide d'un individu parasité ne laisse rien paraître d'anormal (STROBINO, 1970), mais entretemps, l'ichneumon s'y développe en imago (endoparasitisme). C'est au cours du stade nymphal que j'ai remarqué après quelques semaines que la chrysalide prenait un aspect "ramolli". Quelques jours après, la guêpe sortait par la voie caractéristique.

3 "Observations en laboratoire" après croisements expérimentaux (Zulte, Belgique)

Avec les projets de voyage en tête, l'intention était de commencer l'élevage en avril-mai 2010. Ainsi, il était possible que tout l'élevage soit terminé début juillet, juste avant le départ pour la Corse.

L'une des difficultés pour démarrer ces expériences d'hybridation, est d'obtenir un mâle et une femelle au moment approprié. Par conséquent, le protocole suivant fut mis au point : toutes les chrysalides furent conservées au réfrigérateur entre 4 et 7°C durant l'hiver 2009-2010 jusqu'en avril-mai. Etant donné que je possédais uniquement des chrysalides de ♂♂ de *P. hospiton*, je me suis concentré sur les chrysalides ♀♀ de *P. machaon*. A partir de la mi-avril, j'ai sorti les premières chrysalides de *P. machaon* hors du frigo, et chaque semaine, deux nouvelles chrysalides étaient ramenées à température ambiante. Fin avril, j'ai sorti la première chrysalide ♂ de *P. hospiton* du réfrigérateur. Début mai, j'avais donc ainsi six chrysalides ♀♀ de *P. machaon* et deux chrysalides ♂♂ de *P. hospiton* qui ont poursuivi leur développement à température de la pièce (20-25°C). Mi-mai, éclosion de la première femelle. Pour obtenir une bonne fertilité, il est important que les femelles fraîchement écloses puissent s'accoupler peu de temps après l'éclosion : ça ne pouvait donc marcher à ce stade. De même, une deuxième et une troisième femelle ont éclos trop tôt pour mon expérience. Un quatrième papillon voit le jour et c'est à présent un ♂ de *P. hospiton*. Il était absolument impératif que je puisse maintenant commencer mes expériences étant donné qu'il ne me restait que trois chrysalides. Les mâles fraîchement éclos n'ont pas encore les valves et l'uncus suffisamment durcis pour pouvoir s'accoupler correctement. C'est pourquoi ce mâle devait tout d'abord "vieillir", sans toutefois gaspiller beaucoup de son énergie. Il a donc été conservé dans un endroit frais, à la cave. Trois jours plus tard, autour de la mi-mai, naissait la quatrième ♀ de *P. machaon*.

3.1 Compte rendu de l'hybridation interspécifique dans les conditions de laboratoire

Le jour suivant, vers 16 heures, la première hybridation avec la ♀ fraîche de *P. machaon* est effectuée. La méthode d'accouplement forcée employée est celle décrite par CLARKE & SHEPPERD (1956). L'angle correct entre les abdomens de la femelle et du mâle (120°) et la position de l'ovipositeur de la femelle sont des points d'attention importants. L'accouplement a duré environ 30 minutes, temps qui peut être suffisant pour un accouplement réussi selon CLARKE & SHEPPERD (1956). Selon ces auteurs, les accouplements qui durent moins de 10 minutes ou plus de 4 heures ne donnent généralement aucun résultat. Lors d'une copulation réussie, le mâle se laisse guider par la femelle; la femelle se trouve normalement au dessus et le mâle, en dessous (voir fig. 2). Après la copulation, la femelle est placée dans une cage (30x30x30 cm), dans laquelle sont disposés du Fenouil, *Foeniculum vulgare* MILLER et de la Rue, *Ruta graveolens* LINNAEUS. Ces deux plantes peuvent stimuler l'oviposition chez les femelles fécondées (Klaas VAN HAERINGEN, pers. comm.). La femelle était nourrie deux fois par jour (une première fois entre 7 et 9 heures du matin, la seconde fois en fin d'après-midi, entre 17 et 19 heures) avec une solution d'eau et de miel ("force-feeding"), afin de lui assurer de bonnes chances de survie (observation personnelle). Après quatre jours, la ♀ a commencé à pondre. Lors d'une manipulation pendant le nourrissage, la femelle a perdu une patte postérieure, elle n'a donc pondu qu'une cinquantaine d'œufs au total après 2 semaines. Après une semaine, la coloration des œufs n'avait pas encore changé. Ce n'était pas bon signe et en ouvrant quelques œufs, je n'ai trouvé aucune trace d'embryon. Aucun des œufs n'était fécondé et donc, la première copulation n'avait pas réussi.

Peu après, trois jours après le premier accouplement manuel, une cinquième ♀ de *P. machaon* éclos le 20 mai 2010. Etant donné que j'avais continué à nourrir le ♂ de *P. hospiton* maintenu dans un endroit frais, je pouvais donc essayer avec le même ♂ un deuxième accouplement manuel. Selon CLARKE & SHEPPERD (1956) les mâles produisent suffisamment de spermatozoïdes pour féconder avec succès au moins 3 femelles différentes.

Un jour plus tard, nouvel accouplement manuel, mais cette fois, ce ne fut pas facile. Une première fois, la copulation n'a duré que quelques minutes (donc certainement pas réussie). J'ai constaté par après que la morphologie des deux partenaires n'était pas optimale (grandeur des valves et de l'uncus chez le ♂ en comparaison de la forme du signum et de la place de l'ostium chez la ♀). Cependant, lors d'une seconde tentative, je parviens à obtenir un accouplement d'environ 50 minutes. A ma

grande surprise, 2 jours plus tard, j'ai retrouvé la femelle morte dans la cage, sans avoir pondu. Peut-être était-ce dû à la nourriture à cause du temps plus chaud ? Entretemps en effet, la solution d'eau et de miel avait pris un goût de levure... ou peut-être la femelle avait-elle été blessée lors de l'accouplement difficile ou avait-elle contracté une infection ? Jusqu'à présent, j'ai eu peu de succès avec mes hybridations.

Heureusement, à nouveau il y a de l'espoir car un deuxième ♂ de *P. hospiton* éclos le 20 mai... et deux jours plus tard, une ♀ fraîche de *P. machaon* voit le jour. Les deux ont été traités comme leurs prédécesseurs. Je pouvais donc tenter une troisième hybridation avec la sixième ♀ de *P. machaon*. Les accouplements manuels avec cette femelle, également à deux reprises, se sont déroulés sans problème (voir fig. 2). Le premier a eu lieu le 24 mai 2011 avec le plus vieux ♂ de *P. hospiton* et il a duré +/- 30 minutes. Pour augmenter les chances, elle a été accouplée le lendemain, cette fois avec le deuxième ♂ de *P. hospiton* et la copulation a duré environ 3 heures. Durant cette dernière tentative, les mouvements tremblants du mâle étaient un bon signe que l'insémination avait bien lieu. Ce troisième essai fut donc le bon car les œufs fraîchement pondus ont commencé à changer de coloration après 2 jours déjà. La femelle a continué d'être alimentée 2 fois par jour et après deux semaines, j'ai obtenu plus d'une soixantaine d'œufs fécondés. Sur les deux plantes nourricières disposées dans la cage, 28 œufs ont été comptés sur *F. vulgare* et 41 sur *R. graveolens*, ce qui signifie que la femelle choisit de préférence la Rue comme plante pour y déposer ses œufs. Cela avait déjà été constaté dans le cas de la première femelle accouplée manuellement. Selon AUBERT *et al.* (1997), cette préférence pourrait provenir du fait que la Rue émet plus de substances odorantes qui attirent les femelles et ainsi déclencher l'oviposition. Ensuite une quatrième ♀ de *P. machaon* a été accouplée manuellement avec le deuxième ♂ de *P. hospiton*, mais à la fin de la copulation, la ♀ a commencé à saigner (de l'hémolymphe verdâtre coulait de l'abdomen). Le mâle avait probablement blessé l'ovipositeur. La femelle a pu être maintenue en vie pendant deux semaines via le nourrissage forcé, mais elle n'a pas pondu.

Les différents accouplements d'hybridation et les résultats obtenus sont résumés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : résumé et résultats des hybridations via accouplement manuel; *mach.* = *P. machaon* ; *hospt.* = *P. hospiton*

N° d'ordre & date	Parents	Durée de l'accouplement (en minutes)	Nombre d'œufs	Œufs fécondés (en %)	Remarques
1) 16/V/2011	♀ <i>mach.4</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	+/- 30	50	0%	Pas de changement de coloration
2) 22/V/2011	♀ <i>mach.5</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	(1) < 2 (2) +/- 400	0	0%	♀ morte deux jours après l'accouplement
3) 24/V/2011	♀ <i>mach.6</i> x ♂ <i>hospt.1</i>	+/- 30			57 œufs virant au brun
4) 25/V/2011	♀ <i>mach.6</i> x ♂ <i>hospt.2</i>	+/- 200	59	97%	(= développement de l'embryon)
5) 28/V/2011	♀ <i>mach.7</i> x ♂ <i>hospt.2</i>	+/- 60	0	0%	Blessures chez la ♀ lors de l'accouplement

3.2 Élevage des chenilles

Le 30 mai 2011 voit l'éclosion de la première chenille hybride. Au 7 juin, 52 des 57 œufs de couleur brune ont éclos. Les chenilles sont élevées sur des plantes nourricières fraîchement coupées, dans une cage à température de la pièce. La cage était placée au soleil à intervalles réguliers ou sous une lampe de journées nuageuses. Le choix de la plante nourricière est un deuxième point crucial. En toute logique, la plante doit faire partie de la famille des *Umbelliferae* (*Apiacea*) ou des *Rutaceae*, les plantes hôtes des parents appartenant à ces deux familles. J'ai choisi de donner du Fenouil aux chenilles au stade L1 compte tenu que *P. machaon* s'élève facilement dessus et que j'avais suffisamment de plantes fraîches à disposition. Sur les îles de la Méditerranée aussi, cette plante pousse à l'état sauvage.

Comme alternative, il y avait *F. communis* (Fenouil géant), *D. carota* (ssp. *sativas*) (Carotte sauvage ou son cultivar) ou une plante de la famille des rutacées: *R. graveolens* (Rue), *Skimmia* sp. ou *Choisia* sp. Sur cette dernière, un élevage de *Machaon* a pu être mené à bien (voir CUVÉLIER *et al.*, 2007). *Skimmia* sp. peut être une bonne plante nourricière alternative pour *P. hospiton* (pas d'observation personnelle). *Skimmia japonica* THUNBERG ne convient pas pour l'élevage de chenilles de *P. machaon* (observation personnelle d'un précédent élevage). *R. graveolens*, troisième choix possible parmi les rutacées, est une bonne plante nourricière pour *P. machaon* en captivité, mais dans la nature, ce n'est pas une plante hôte l'autre espèce parente de notre hybride. L'espèce corse voisine, *Ruta corsica* DC ou Rue corse, convient bien pour *P. hospiton*, mais cette plante montagnarde ne se rencontre pas dans nos régions.

Pencedanum paniculatum LOISEL, plante hôte connue et *Pastinaca latifolia* (DUBY) DE CANDOLLE ou *Laserpitium halleri cynapiifolium* VIV. (GUYOT, 2000), deux autres plantes nourricières de *P. hospiton* dans la nature en Corse, sont difficiles voire impossible à transplanter dans nos régions où elles croissent très péniblement (AUBERT *et al.* 1996 en 1997). C'est pourquoi j'ai testé l'élevage de quelques chenilles sur ces trois plantes : *F. communis*, *R. graveolens* et *Pastinaca sativa* LINNAEUS. Les chenilles élevées sur cette dernière sont mortes rapidement, et donc elle ne fut plus utilisée par la suite (voir les résultats du schéma d'élevage au "tableau 2").

Après une semaine, il restait 48 chenilles encore en vie. Certaines étaient déjà au stade L2 ou même proche du stade L3. La croissance rapide des chenilles est surprenante. Peut-être le puissant "effet hybride" joue-t-il ici un rôle ? C'est un phénomène connu qui se rencontre aussi chez d'autres espèces ou sous-espèces comme lors du croisement entre différentes races de *Parnassius apollo* LINNAEUS (Xavier MÉRIT, pers. comm.). Pour des raisons semblables, les légumes hybrides, comme les cultivars de tomates, sont plus robustes que leurs homologues de pure race. En apparence, les jeunes chenilles hybrides

diffèrent encore peu de celles de leurs parents "*bonae species*". La tache blanche distinctive des premiers stades de *P. machaon* est bien moins prononcée. Ce n'est qu'à partir du troisième stade (L3) de la chenille que les différences sont clairement marquées (voir les cercles rouges de la fig. 5 - photos des chenilles aux stades L1 à L6 et de la chrysalide).

A partir du stade L4, on peut, avec un peu d'expérience, clairement distinguer immédiatement les chenilles de *P. machaon* et de *P. hospiton* les unes des autres. Les chenilles de *P. machaon* montrent leur aspect typique à bandes noires. Leurs homologues méditerranéennes présentent cependant une ornementation plus complexe, avec les stigmates bordées de motifs circulaires noirs typiques au-dessus des pattes (DEMOULIN, 1971). Les chenilles hybrides ont un aspect intermédiaire plus proche de *P. machaon*, mais vu du dessus, elles ont dans leurs bandes dorsales un rétrécissement caractéristique (voir sur les photos les détails anatomiques cerclés de rouge à la fig. 5).

Le 15 juin, il restait encore 41 chenilles hybrides, aux stades larvaires suivants : 9 en L3, 28 en L4, 5 en L5 et 1 en L6 (voir l'aperçu du schéma d'élevage "graphique 1" du jour 1 au jour 16). J'ai décidé ce jour-là de transférer 10 chenilles sur deux autres plantes nourricières que j'avais cultivées au jardin afin de contrôler si les chenilles pouvaient survivre sur ces plantes. 2 chenilles en L3 et 3 en L4 sont placées sur *F. communis* d'une part et *R. graveolens* d'autre part ("graphique 1b" du jour 17 au jour 31).

En date du 20 juin, j'ai obtenu la première chrysalide hybride des chenilles élevées sur le fenouil. Globalement, elles paraissaient légèrement plus petites que celles de *P. machaon* et légèrement plus grandes que celles de *P. hospiton*, mais il s'agit d'un critère plutôt subjectif comme tenu du rôle primordial des conditions d'alimentation. Maintenu à une température passablement constante de 25°C, la chrysalide a donné naissance au premier papillon hybride après 7 jours, à savoir durant la première semaine de juillet.

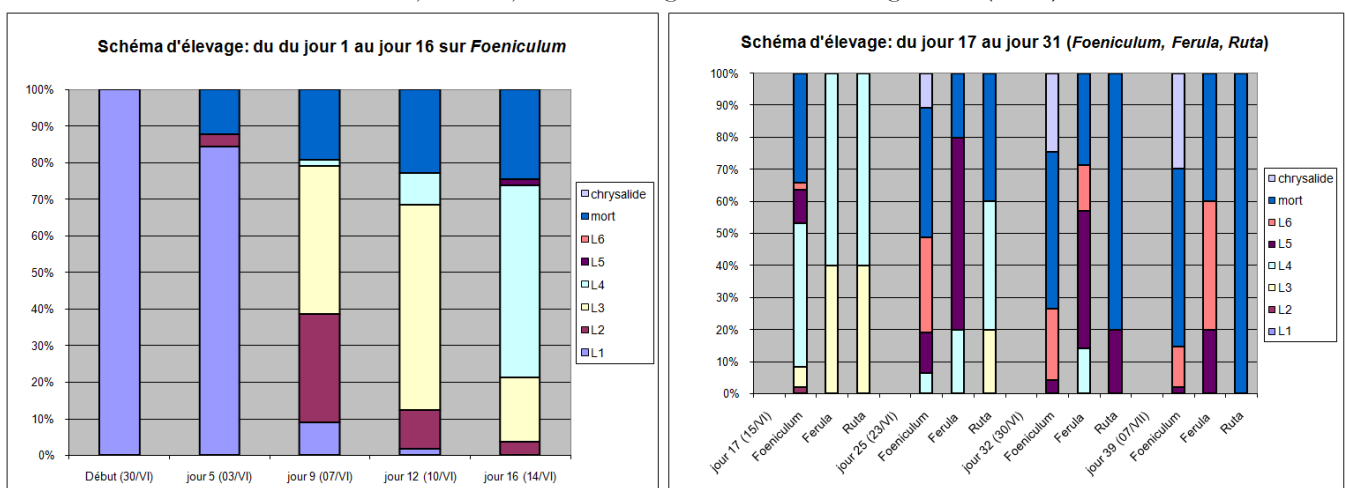
Entretemps, les chenilles transférées ont accepté peu à peu leur nouvelle alimentation. *F. communis* étant cependant nettement mieux acceptée que *R. graveolens*. Sur cette dernière plante nourricière, 4 chenilles étaient déjà mortes après 15 jours (une seule survivante au stade L5). En revanche sur *F. communis*, 3 chenilles étaient encore vivantes (une en L5 et deux en L6). Pendant la préparation de mes valises, il y avait encore des chenilles aux stades larvaires L5 et L6. Le manque de températures réellement estivales en juillet avait quelque peu contrarié (retardé) mes plans, mais cependant je pouvais partir rassuré vers ma destination estivale car à la maison, on m'avait promis de prendre soin des chenilles retardataires. Ce n'était pas facile compte tenu des températures basses de ce mois de juillet (autour des 15°C) et des conditions météorologiques (peu de soleil et beaucoup d'humidité) de l'été 2011 qui ne s'amélioraient pas et étaient anormales en cette période de l'année. Lorsque je serais revenu à la maison fin juillet, aucune des chenilles retardataires n'aurait survécu à mon voyage de 3 semaines.

3.3 Imagos – comparaison entre *P. hospiton*, *P. machaon* et l'hybride

Sur la fig. 3, les imagos de *P. machaon* (rangée du dessus), *P. hospiton* (rangée du dessous) et l'hybride (rangée du milieu) sont figurés. L'hybride adulte possède à la fois des caractères intermédiaires et dominants des deux espèces parentes. Sur base des quatre critères suivants, les imagos peuvent être séparés les uns des autres (voir DEMOULIN, 1971) :

1. Au recto des ailes postérieures, le bord interne de la bande submarginale noire n'est pas clairement délimitée (plutôt flou) chez *P. hospiton* tandis que chez *P. machaon*, il est nettement délimité. Ce caractère est intermédiaire chez les hybrides.
2. L'ocelle anal renferme une grande tache rouge chez *P. machaon*. Cette tache rouge est toujours réduite et aplatie chez *P. hospiton*, mais complètement cerclée de noir contrairement à *P. machaon* (toujours grande et incomplètement délimitée de noir). Chez les hybrides, cette tache anale est également réduite, mais jamais complètement cerclée de noir (partiellement "ouverte").
3. Les queues aux ailes postérieures sont toujours plus longues chez *P. machaon* et chez les hybrides (Les hybrides portent toujours ce caractère dominant de *P. machaon* !).
4. La bande submarginale au verso des ailes antérieures est droite *P. machaon*, fortement ondulée chez *P. hospiton* et intermédiaire chez l'hybride.

Graphique 1 : Schéma d'élevage des chenilles hybrides. **a.** Du 30 mai au 15 juin, uniquement sur *F. vulgare* (gauche) ; **b.** Du 15 juin au 7 juillet sur *F. vulgare*, *F. communis* et *R. graveolens* (droite).



4. Observations de terrain en Corse et en Sardaigne (voyage en été, du 10 au 29 juillet 2011)

Le 10 juillet, je suis parti de Zulte en compagnie de mon amie Valérie à l'aéroport de Lille. Là, nous avons pris l'avion vers notre destination estivale pour atterrir à Bastia aux environs de 10 heures 40. Nous réglons rapidement les formalités de location de voiture pour les prochaines semaines et fixons les différents endroits à visiter. Je voulais évidemment concentrer mes prospections aux endroits liés aux espèces de *Papilio*.

Le 11 juillet, nous avons décidé de visiter le Col de Sorba (voir supra "photo biotope 1"). De différents récits de voyage, par exemple ceux de S. CUVELIER publiés dans le Bulletin du CLB (CUVELIER, 2003, 2008), il ressortait que ce site était de toute évidence, un bon endroit à visiter pour trouver *P. hospiton*. Avec de grandes attentes, nous roulions depuis notre lieu de séjour à Santo-Pietro-di-Venaco en direction du pied du col. Une grande déception nous attendait : la route du col de Sorba était complètement fermée à cause d'un chantier de rénovation ! Il y avait la possibilité d'atteindre l'autre côté du col de Sorba via Ghisoni, mais là aussi, la route était barrée à quelques kilomètres du sommet. Apparemment, il est question d'élargir la petite départementale D69 (qui relie Vivario à Ghisoni) et d'en faire une route principale où les camions pourront se croiser facilement. L'entomologiste amateur ne peut que constater avec amertume que *P. paniculatum*, plante nourricière de *P. hospiton* si commune sur le bas côté de la route, sera bientôt anéantie sous les pierrailles et l'asphalte et que les règles internationales de protection très strictes sont bafouées (en Corse) par de tels travaux. Les habitants locaux ont probablement un autre point de vue et n'apprécient guère cette plante phototoxique... Moi même j'ai expérimenté comment quelques gouttes de sève ont pu provoqué de sérieuses brûlures sur ma main et sur mes bras dans les heures et les jours qui ont suivi le contact avec la plante. !

Une semaine plus tard, j'ai pu atteindre – en partie à pied -le Col de Sorba, mais la météo devenant mauvaise (même pas 14°C avant le sommet), cet endroit (principal) peut-être rayé de notre liste de stations pour trouver notre *Papilio*-hybride.

On a ainsi cherché d'autres endroits. J'ai appris de Thomas MAERTENS, attiré par l'île en 2007, qu'il avait trouvé un hybride dans la Vallée de Tavignanu (voir fig. 4 f). Une randonnée dans cette vallée démarre de Corte. En débutant la promenade, le 21 juillet, il m'a semblé que tout avait l'air très aride. C'est à cet endroit (principal) que quatre ans auparavant, à la même période, il y avait des chardons en fleurs sur lesquels se délectaient *P. machaon* et ses congénères, tandis que maintenant il n'y avait aucun signe de vie. J'ai seulement observé quelques *Coenonympha corinna* HÜBNER en fin de période de vol ainsi que *Plebejus idas bellieri* OBERTHÜR. A cause du très beau printemps, nous étions donc trop tard et nous ne sommes pas resté plus longtemps sur les lieux à cause de l'imminence d'un orage. Par curiosité, je suis revenu en soirée et... j'ai trouvé après une demi-heure de recherche, 5 jeunes chenilles (en L3). Cela signifiait donc que les ♀♀ étaient déjà en fin de période de vol deux à trois semaines auparavant. Il semblait que j'avais à faire avec des chenilles de *P. machaon*, mais sans certitude au vu des similitudes avec *P. hospiton* et l'hybride lors des tous premiers stades larvaires. Ces chenilles ont été élevées et mon premier avis était correct. Des chrysalides ramenées à domicile, j'ai pu démarrer un bel élevage F1 (élevage F1: ce sont les descendants issus d'un accouplement entre une ♀ et un ♂ éclos des chrysalides ramenées de Corse ; ils sont donc tous "frères et sœurs" les uns des autres).

Des observations précédentes, je suis arrivé à la conclusion que j'avais peut-être encore une chance de trouver *P. hospiton* en cherchant plus au nord de l'île. En Haute-Corse, il y a également des endroits où les deux espèces de *Papilio* volent ensemble au printemps et par conséquent, il y avait une chance de trouver l'hybride entre les deuxièmes générations de *P. hospiton* et de *P. machaon*. J'ai eu de la chance car, sur un sommet de la Balagne, dans un paysage désolé de collines buissonneuses avec de temps à autre une vache égarée à la recherche de verdure non épineuse, j'ai vu voler quelques *Papilio* (voir "photo biotope 2"). A première vue, tous semblaient être des *P. machaon*, mais en y regardant de plus près, l'un d'entre eux était différent. Je tenais là mon premier hybride sauvage !

Au même endroit, sur *P. paniculatum*, j'ai trouvé une chenille de *P. hospiton* au stade L6, chenille qui s'est nymphosée quelques jours plus tard. Par après durant le voyage, e suis retourné dans ce biotope et j'y ai trouvé quelques mâles défraîchis: *P. hospiton*, quelques *P. machaon* et 3 hybrides.

Les différences entre les imagos de *P. machaon*, de *P. hospiton* et de l'hybride sont expliquées à la fig. 3.

5. Comparaison entre les hybrides d'élevage et les spécimens naturels : discussion

Se baser sur fig. 6 pour la comparaison entre l'habitus des imagos des hybrides d'élevage et celui des individus capturés dans la nature. Les hybrides d'élevage *P. machaon* × *P. hospiton* ressemblent plus à *P. machaon* qu'à *P. hospiton*. Une observation similaire a déjà été faite chez les chenilles à partir du stade L4, bien qu'il existe déjà des différences évidentes avec les deux espèces parentes (voir ci-dessous). Cela pourrait provenir du fait que l'hybride a *P. machaon* pour mère et *P. hospiton* pour père (DEMOULIN, 1971). En supposant que 1c. est un hybride *P. machaon* × *P. hospiton*, ce raisonnement est plausible car l'habitus y correspond fortement : les queues sont plus larges et les taches bleues dans la bande submarginale noire sont plus nettement

développées. Cependant, DEMOULIN n'a pu vérifier cette hypothèse étant donné que le croisement inverse n'a pas été réalisé et que les hybrides naturels n'ont pas été examinés au niveau leurs cariotypes ou de leurs ADN respectifs.

De plus, chez les hybrides d'élevage, les taches bleues marginales aux ailes postérieures sont clairement plus développées par rapport aux spécimens capturés dans la nature. Il me semble que les hybrides d'élevage ont un phénotype plus proche de celui de *P. machaon gorganus* qui vit en Belgique que de celui du *P. machaon* de la région méditerranéenne. *P. machaon* est en effet une espèce fort variable dans l'ensemble de son aire de répartition du reste fort vaste. Toutefois, il existe des formes bien caractéristiques et constantes reconnues en tant que races géographiques et décrites comme sous-espèces. DEMOULIN (1971) mentionne à cet égard que *P. machaon alaska* SCUDDER et *P. machaon sikkimensis* (f. *montanus*) ALPHÉRAKY ont des queues plus courtes et que beaucoup de sous-espèces asiatiques de *P. machaon* ont la tache rouge de l'ocelle anal plus

aplatie comme chez *P. hospiton* (cela se manifeste également chez des espèces proches comme *Papilio zelicaon* LUCAS en Amérique du Nord). Lorsque nous investiguons un peu plus loin, en incluant les stades larvaires, alors nous constatons par exemple que la chenille de *P. machaon sabarae* OBERTHÜR ressemble de manière évidente à celle de *P. hospiton*, mais le papillon a nettement l'habitus d'un *P. machaon*.

En conséquence, DEMOULIN en conclut que *P. machaon* et *P. hospiton* appartiendraient à une même "super-species" et que *P. hospiton* constitue une forme particulière induite par les années d'isolement insulaire. Les hybrides seraient - à un niveau inférieur dans la classification - des formes intermédiaires entre les deux "espèces".

On remarquera aussi que la variation parmi les hybrides d'élevage est minimale (les imagos obtenus par élevage sont quasi identiques ; voir pour comparaison les 3 hybrides d'élevage représentés fig. 6, d-f). Les hybrides naturels ont (évidemment) une certaine variation (voir pour comparaison tous les hybrides capturés dans la nature : fig. 6, a-c), mais cette variation ne se manifeste pas dans l'habitus des individus par rapport à celui des hybrides d'élevage. Elle se manifeste nettement dans la grandeur et la forme des taches marginales bleues aux ailes postérieures.

Il semble donc que les caractères de *P. machaon* qui sont transmis à la descendance hybride se retrouvent chez celle-ci de manière constante et non ambiguë mais dans des proportions très variables. Ces différences phénotypiques pourraient être la conséquence du fait que le matériel génétique de *P. machaon* et *P. hospiton* chez les hybrides naturels n'est pas aussi uniformément réparti que chez les hybrides d'élevage (*P. machaon gorganus* de Belgique x *P. hospiton* de Corse). Dans cette hypothèse, statistiquement et au niveau d'une population, le matériel génétique des hybrides naturels de Corse serait constitué à de plus de 50% par celui de *P. hospiton* ! Dans ce contexte, AUBERT *et al.* (1997) et CIANCHI *et al.* (2003) mentionnent que sur la totalité du matériel génétique de *P. machaon* en Corse (et en Sardaigne), on retrouve des parties du génome de *P. hospiton*. Ce mécanisme s'appelle *introgression* et il est dû aux croisements et rétrocroisements successifs au fil du temps entre deux espèces (génétiquement) assez proches mais cependant distinctes. Parce que les descendants (hybrides) ne sont pas stériles et peuvent donc se (rétro)croiser avec les espèces parentes, des parties du génome de l'autre espèce finissent par se trouver à l'intérieur du génome de chaque espèce. Il résulte de ceci que les caractères de *P. hospiton*, c'est-à-dire les ailes plus chargées de noir, les taches bleues plus réduites dans la bande submarginale noire aux ailes postérieures et la tache anale rouge plus petite, sont plus clairement marqués chez les hybrides naturels de Corse. A l'inverse, il semble donc évident que les hybrides d'élevage, ayant pour parent une femelle de *P. machaon gorganus* donc sans matériel génétique de *P. hospiton* dans leur génome, ont un habitus clairement plus proche de celui de *P. machaon gorganus*.

6. Conclusion

Dans cette étude, les hybrides d'élevage *P. machaon gorganus* x *P. hospiton* ont été comparés avec les hybrides naturels de Corse. Il est à remarquer que tous les hybrides d'élevage ont un habitus constant et en outre – par au moins un caractère – différent clairement des hybrides capturés dans la nature. Néanmoins, dans le contexte de cet article, il était difficile d'étayer ces observations de manière tout à fait scientifique. Pour cela, il fallait entreprendre des études statistiques quantitatives sur un beaucoup plus grand nombre d'individus, mais ceux-ci n'étaient pas à ma disposition et leur nombre est passablement limité dans la plupart des collections privées ; un appel est donc lancé à ceux qui possèdent de tels hybrides.

Il appert cependant que le mécanisme d'introgression décrit supra est à l'origine d'une plus grande variabilité (voir par exemple AUBERT *et al.* (1997) et CIANCHI *et al.* (2003). Par exemple, il est établi qu'une partie du matériel génétique de *P. hospiton* s'est dispersé dans celui de *P. machaon* en Corse (et en Sardaigne), ce qui n'est certainement pas le cas chez *P. machaon gorganus* du continent (par exemple à Zulte, en Belgique). Les différences constatées au niveau du génome des populations de ces deux *P. machaon* conduisent donc lors du croisement avec des *P. hospiton* génétiquement quasi identiques, à la production d'hybrides génétiquement différents. C'est ce qui explique la différence d'habitus (phénotype) entre ces deux groupes d'hybrides.

Dans cette logique, la variation observée lors des croisements entre les deux taxons dont il est question ici, dont l'un a une aire de répartition très limitée et l'autre, une distribution géographique très vaste avec plusieurs sous-espèces, devrait néanmoins être plus ou moins unique et reproductible. Pour vérifier cette hypothèse, il serait très intéressant de comparer aussi bien les stades larvaires que les imagos des descendances issues par exemple de croisements entre *P. hospiton* et *P. machaon sabarae* ou *P. machaon alaska* entre eux et avec des hybrides naturels des îles méditerranéennes (Corse et Sardaigne). Ces sous-espèces de *machaon*, situées aux extrêmes limites de l'aire de répartition de ce taxon, ont des habitus caractéristiques et ont donc un patrimoine génétique spécifique transmissible. L'étude de ces descendances hybrides pourrait également donner des critères pour valider ou rejeter une sous-espèce douteuse. Lorsque des sous-espèces "fortes" sont croisées avec une (autre) espèce affine - comme *P. hospiton* – les caractères uniques distinctifs sont réorganisés lors du mélange des gamètes, d'une manière spécifique mais jusqu'ici inconnue (dominant, récessif, intermédiaire, mosaïque...?). On ne peut prévoir comment sera le phénotype, mais on peut s'attendre à un beau résultat surprenant !

Remerciements

Cet article a été mené à bien grâce à la collaboration de personnes que je voudrais ici remercier. En premier lieu, c'est à Sylvain CUVÉLIER que va ma gratitude pour la relecture et la correction des épreuves et les nombreuses suggestions pour la finalisation de l'article (ci-dessus). Ensuite, j'adresse mes remerciements au Dr Jacques HUTSEBAUT pour sa bienveillante collaboration, ses suggestions en matière de littérature et le prêt de spécimens (imagos de *P. hospiton* et de *T. violaceus*). Je voudrais encore remercier les personnes suivantes : Angel KEYMEULEN (traduction et adaptation du néerlandais en français), Joseph VERHULST (lay-out de l'article), Thomas MAERTENS (prêt d'hybride) et Daniel DEBACKER (don de quelques chrysalides de *P. machaon gorganus*). Enfin je suis grandement reconnaissant à mon amie Valerie VANDERSTRAETEN pour les

voyages lépidoptérologiques que nous faisons ensemble, et de même dans le cadre de ce article, pour la grande patience dont elle a fait preuve.

Littérature

- AUBERT, J. & DESCIMON, H. 1996. Population biology and conservation of the corsican swallowtail butterfly *Papilio hospiton* GENÉ. *Biological conservation* (78):247-255.
- AUBERT, J., BARASCUD, B., DESCIMON, H., MICHEL, F. 1997. Ecology and genetics of interspecific hybridisation in swallowtails, *Papilio hospiton* GENE and *P. machaon* L., in Corsica (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Biological Journal of the Linnean Society* (60):467-492.
- BARON, J. 1981 - Notes sur les hybrides machaon-hospiton. *Bull. de la Société Sciences nat.* (31):1-3.
- CIANCHI, R. 2003 - Differential patterns of hybridization and introgression between the swallowtails *Papilio machaon* and *P. hospiton* from Sardinia and Corsica islands (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Molecular Ecology* 12(6):1461-1471.
- CLARKE & SHEPPARD. 1956 - Hand-pairing of butterflies 10(1-2):47.
- CUVELIER, S. 2003. "Papillonner" à partir de la Toscane par la Sardaigne et à travers la Corse (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) - "Vlinderen" via Toscane over Sardinië naar Corsica (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*). *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXII/1:11-15.
- CUVELIER, S. 2008. Eté 2008, Italia : farfalle, mare, isole e vulcani et la Corse : l'Île de Beauté (*Lepidoptera* : *Papilionoidea* & *Hesperioidea*) - Zomer 2008, Italia : farfalle, mare, isole e vulcani & Corsica : l'Île de beauté (*Lepidoptera* : *Papilionoidea* & *Hesperioidea*). *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXVII/2-3:41-56.
- CUVELIER S., DEGRANDE J., MERVEILLIE L., SPRUYTTE S. & VERVAEKE J. 2007 Dagvlinders in West-Vlaanderen. Verspreiding en Ecologie. 2000-2006, p. 42.
- DE CLERCQ, P. 2006 - Coursus "Toegepaste entomologie". Opleiding Bio-Ingenieur, Universiteit Gent.
- DEMOULIN, J. 1971 - À propos des "hybrids" *Papilio machaon* LINNÉ x *Papilio hospiton* GENÉ. - *Bulletin du Cercle des Lépidoptéristes de Belgique/Bulletin van de Belgische Lepidopterologische Kring*, XXXVII/2-3:89-92.
- GUYOT, H. 2000. Découverte d'une nouvelle plante-hôte de *Papilio hospiton* en Corse (*Lepidoptera* : *Papilionidae*). *Alexanor* 21(5):285-287.
- PIERRON, M. 1992 - Polyphagie de *Papilio hospiton* (GENÉ). Influence du trophisme. Hybridations expérimentales. *Alexanor*. 17(7):387-390.
- SETTELE, J., SHREEVE, T., KONVICKA, M. & VAN DYCK, H. 2009. Ecology of Butterflies in Europe, Published by Cambridge University Press. Ed. 2009, pp. 130-156.
- SIMMONS, A. 1927 - Notes on the larvae of *Papilio hospiton* and its food-plants. *The Entomologist* (60):49-51.
- STROBINO, R. 1970. Observations concernant *Papilio hospiton* GENÉ en Corse, et ses hybrides naturels avec *P. machaon* LINNÉ. *Entomops*. 3(19):103-112.
- WIKLUND, C. 1973. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Ent. exp. & appl.* (16):232-242.
- WIKLUND, C. 1974. Oviposition preferences in *Papilio machaon* in relation to the host plants of the larvae. *Ent. exp. & appl.* (17):189-198.
- WIKLUND, C. 1975. The evolutionary relationship between oviposition preferences and larval host range in *Papilio machaon* LINNÉ. *Oecologia* (18):185-197.

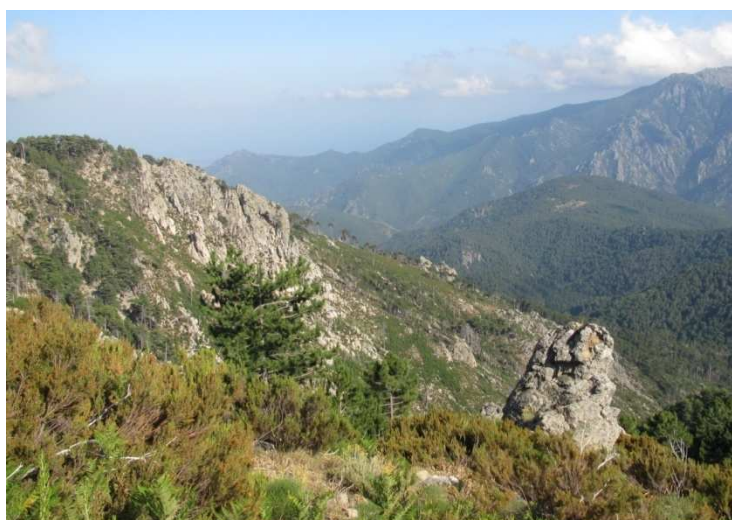


Foto biotoop 2 : Corsica, Haute-Corse, Col de Sorba (~1400 m). Biotoop van *P. machaon*, *P. hospiton* en hybrides.

Photo biotope 2 : Corse, Haute-Corse, Col de Sorba (~1400 m). Biotope de *P. machaon*, *P. hospiton* et hybrides.

Foto/photo : L. PARMENTIER (zie tekst voor details/ voir texte pour les details).