

Contribution à l'écologie pré-imaginale et à la conservation de quelques papillons forestiers du Jorat

JÉRÔME PELLET¹, AUDREY MEGALI², ALINE PASCHE³ & ANDREAS SANCHEZ⁴

¹ n+p, Av. Ramuz 94, CH-1009 Pully; jerome.pellet@nplusp.ch

² A. Maibach Sàrl, CP 99, Ch. de la Poya 10, CH-1610 Oron-la-Ville

³ Rue des Rôtafayes 4, CH-1063 Chapelle-sur-Moudon

⁴ Rue des Pommiers 50, CH-1962 Pont-de-la-Morge

Abstract: Contribution to the ecology and conservation of the Jorat forest butterflies. – Monitoring woodland butterflies is hindered by our ability to detect species flying high above the canopy cover. Larval stages (eggs and caterpillars) allow discovering the reproduction habitat and informing managers on the best practices to conserve some of these elusive species. A winter survey of Purple Emperor caterpillars *Apatura iris* and Brown Hairstreak eggs *Thecla betulae* in the Jorat north of Lausanne allowed us to clarify the regional distribution of both species. Habitat analyses demonstrated that the Purple Emperor only reproduced in small sheltered forest regeneration patches. These characteristics are typical of natural windfall patches that can be mimicked by appropriate small-scale woodland management. The Brown Hairstreak was confined to sinuous woodland edges with a wide bushy belt and a wide herbaceous margin, irrespective of the edge's exposition. We also surveyed the White-letter hairstreak *Satyrrium w-album* and the Purple hairstreak *Neozephyrus quercus*. Despite a systematic search of all potential habitats, the White-letter hairstreak could only be found on three of its host plant and the Purple hairstreak in one location. The monitoring of butterfly larval stages offers the possibility to explore multiple dimensions of their ecological niche. These facts will be instrumental in orienting intensifying woodland management practices.

Zusammenfassung: Beitrag zur Ökologie und zur Erhaltung der im Wald lebenden Tagfalter des Jorat. – Das Monitoring von im Wald lebenden Tagfaltern ist für den Entomologen nur sehr beschränkt möglich, da sich viele Arten schwer erreichbar im Bereich der Baumwipfel aufhalten. Das Auffinden von Präimaginalstadien (Eier und Raupen) erlaubt es, die spezifischen Habitate in welchen die Entwicklung stattfindet, zu erkennen und entsprechend unterstützende Massnahmen in der Beforstung der Wälder einzubringen, um gewisse Arten gezielt zu fördern. Eine Suche nach den Raupen des Grossen Schillerfalters *Apatura iris* im Winter und der Eier des Birkenzipfelfalters *Thecla betulae* in den Wäldern des Jorat bei Lausanne erlaubte es, die regionale Verbreitung der beiden Arten zu präzisieren. Habitatanalysen haben gezeigt, dass der Grosse Schillerfalter nur gut geschützte Flächen mit niederständigem, nachwachsendem Wald besiedelte. Diese sind typisch für natürliche Windwurfflächen, können aber auch in der Plenterdurchforstung erzeugt werden. Der Birkenzipfelfalter beschränkte sich auf Flächen mit gewundenen Lichtungen, mit einem Gebüschgürtel und einem hohen Krautsaum, egal welcher Exposition. Auch der Ulmenzipfelfalter *Satyrrium w-album* und der Eichenzipfelfalter *Neozephyrus quercus* wurden gesucht. Trotz einer systematischen Suche auf den entsprechenden Wirtspflanzen konnte der Ulmenzipfelfalter nur auf drei Ulmen nachgewiesen werden. Der Eichenzipfelfalter wurde nur an einer Stelle gefunden. Die Suche nach den Präimaginalstadien der im Wald lebenden Tagfalter bietet vielschichtige Einblicke in ihre ökologische Nische. Die dabei gewonnenen Informationen dienen als Leitlinien für zukünftige Massnahmen in der intensivierten Forstpraxis.

Résumé: Le suivi des papillons forestiers est limité par la détectabilité des espèces volant dans la canopée, le plus souvent hors de portée de l'entomologiste. Le suivi des stades pré-imaginaux (œufs et chenilles) permet de mettre en évidence l'habitat de reproduction et de renseigner les gestionnaires forestiers sur les mesures à mettre en œuvre pour favoriser quelques-unes de ces espèces. Une recherche hivernale des chenilles du Grand mars changeant *Apatura iris* et des œufs du Thécla du bouleau *Thecla betulae* dans les forêts du Jorat lausannois a permis de préciser la distribution régionale de ces deux espèces. Les analyses d'habitat ont montré que le Grand mars changeant n'occupait que les surfaces de régénération de petite taille bien abritées, des caractéristiques typiques des surfaces de chablis qui peuvent être imitées à l'aide d'éclaircies jardinatoires. Le Thécla du bouleau se limitait aux lisières sinueuses, avec un manteau buissonnant et un ourlet herbacé largement développés, quelle que soit l'exposition de la lisière. Le Thécla de l'orme *Satyrrium w-album* et le Thécla du chêne *Neozephyrus quercus* ont également été recherchés. Malgré une prospection systématique de leur plante hôte respective, le Thécla de l'orme n'a été trouvé que sur trois ormes et le Thécla du chêne qu'à un seul emplacement. Les suivis pré-imaginaux de papillons forestiers offrent des perspectives d'exploration des multiples dimensions de leur niche écologique. Ces informations sont déterminantes pour orienter les gestionnaires dans un contexte d'exploitation forestière de plus en plus soutenue.

Keywords: niche écologique, stades pré-imaginaux, micro-climat, gestion forestière, chablis.

INTRODUCTION

Bien que les milieux forestiers représentent un écosystème fondamental du Plateau suisse, ils n'abritent qu'une vingtaine d'espèces de papillons de jour (Groupe de travail des Lépidoptéristes 1987). La plupart de ces espèces est inféodée aux milieux herbacés le long des chemins, sentiers et clairières où les adultes peuvent être plus facilement observés. Quelques autres espèces plus strictement forestières sont actives dans les hautes strates de la canopée forestière et ne descendent au niveau du sol que pour de brefs instants, rendant leur détection beaucoup plus délicate (Pollard & Yates 1993, Willmott 1994, Pellet et al. 2012).

Même s'il reste possible, par l'accumulation d'observations ponctuelles, de déterminer la distribution d'espèces forestières à grande échelle, leur discrétion dans les phases reproductrices (accouplement et oviposition) rend difficile la description de leur niche écologique. Ainsi, pour la plupart des espèces forestières se développant sur des essences ligneuses, leur niche écologique est traditionnellement décrite par les plantes hôtes des chenilles et s'accompagne de quelques considérations naturalistes sur le comportement des adultes (places de parade, sources de nectar,...) (Groupe de travail des Lépidoptéristes 1987, Pullin 1995, Weidemann 1995, Settele et al. 1999, Asher et al. 2001, Fichet 2006, Swiss butterfly conservation 2011). Il est cependant reconnu que l'habitat de reproduction de la plupart des papillons se situe dans une enveloppe environnementale souvent réduite par le microclimat, l'exposition ou la complémentarité des ressources des différents stades larvaires (Dennis 1992, Pullin 1995, Weidemann 1995, Settele et al. 1999, Lafranchis 2000). L'identification et la caractérisation des niches larvaires sont donc fondamentales dans une optique de conservation d'espèces évoluant souvent dans des milieux exploités intensivement. La publication relativement récente des méthodes d'investigation des stades pré-imaginaux (œufs, chenilles et chrysalides) offre de multiples avantages, parmi lesquels une plus haute détectabilité de ces espèces et la possibilité

de suivis s'étendant sur plusieurs mois en hiver. Les récentes expériences publiées dans ce domaine démontrent l'intérêt grandissant de cette approche entomologique (Fartmann & Timmermann 2006, Hermann 2007, Oates 2012).

La présente étude visait (i) à clarifier la distribution du Grand mars changeant *Apatura iris* (Linnaeus, 1758), du Thécla du bouleau *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758), du Thécla de l'orme *Satyrrium w-album* (Knoch, 1782) et du Thécla du chêne *Neozephyrus quercus* (Linnaeus, 1758) dans le Jorat lausannois par un suivi des stades pré-imaginaux, (ii) à identifier les facteurs d'habitat déterminant leur présence et (iii) à proposer d'éventuelles adaptations sylviculturales en leur faveur.

MÉTHODES

Le territoire d'étude (20 km²) comprenait l'ensemble du Jorat lausannois, les «coulées vertes» des cours d'eau du bassin lémanique et quelques parcs urbains. Notre étude s'est focalisée sur quatre espèces connues de la région (Fig. 1), en adoptant les techniques de recherche proposées par Hermann (2007).

1. Grand mars changeant *Apatura iris* (Nymphalidae)

Cette espèce se reproduit dans différents types de forêts, mais la présence du saule marsault *Salix caprea*, plante hôte de la chenille, est impérative. Dans le Jorat lausannois, la plante hôte se concentre dans les trouées forestières (coupes ou chablis), le long des sentiers et chemins, le long des cours d'eau, en bordure des surfaces marécageuses et en lisière. Compte tenu du fait que la plupart des trouées forestières sont le fruit de coupes de réalisation, notre étude s'est concentrée sur 19 surfaces de réalisation datant de 2003 à 2008, sélectionnées aléatoirement dans la base de données des interventions du service forestier de la ville. Chaque site a été caractérisé par sa surface, son âge (nombre d'années écoulées depuis la coupe de réalisation), la présence ou l'absence de milieux humides (fossés, ruisseaux, plans d'eau), la richesse spécifique en essences ligneuses, la présence de milieux herbacés et l'association végétale dominante. Dans chacune de ces surfaces, nous avons recherché des chenilles hivernantes sur les branches des saules marsault durant 1 à 2 heures, en fonction de la surface de la coupe.

2. Thécla du bouleau *Thecla betulae* (Lycaenidae)

Ce papillon se reproduit exclusivement sur le prunellier *Prunus spinosa*. Ce dernier se développe en lisière forestière, le long des cordons riverains, dans les haies et bosquets champêtres et occasionnellement dans certains parcs urbains. Notre étude s'est concentrée sur le programme de gestion des lisières mis en place par le service forestier lausannois depuis une dizaine d'années. Ce programme vise à intervenir sur les lisières présentant le meilleur potentiel écologique par une restructuration profonde du manteau buissonnant. Nous avons sélectionné 36 tronçons de lisières de 200 m chacun, dont la moitié avait fait l'objet d'une intervention de restructuration dans les cinq années précédentes. Parmi ces tronçons, deux ne contenaient pas de prunelliers et ont été retirés des analyses. Chaque tronçon de lisière a été caractérisé par la largeur du manteau buissonnant, la largeur de l'ourlet herbacé, la présence de milieux ouverts

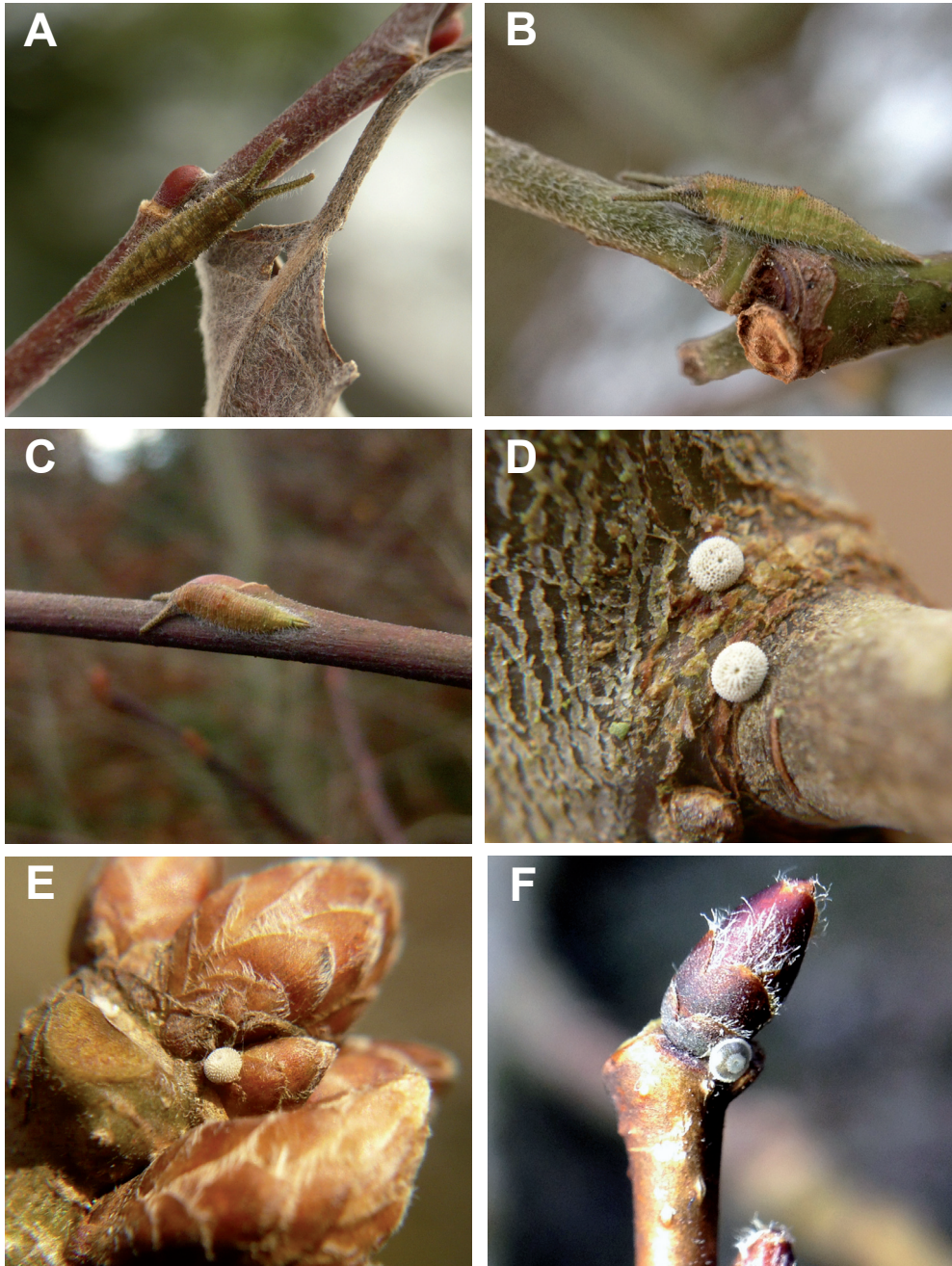


Fig. 1. Stades pré-imaginaux des papillons forestiers suivis dans le Jorat lausannois. A à C: chenille hivernante du Grand mars changeant *Apatura iris* sur un Saule marsault *Salix caprea*. A. On distingue encore l'attache tissée sur la dernière feuille consommée en automne. B et C. Variation de la couleur des chenilles du Grand mars changeant en fonction de la teinte de la branche sur laquelle elles hivernent. D: œuf du Thécla du bouleau *Thecla betulae* sur un Prunellier *Prunus spinosa*. E: œuf du Thécla du chêne *Neozephyrus quercus* sur un bourgeon de Chêne pédonculé *Quercus robur*. F: œuf du Thécla de l'orme *Satyrion w-album* sur un bourgeon d'Orme de montagne *Ulmus glabra*.

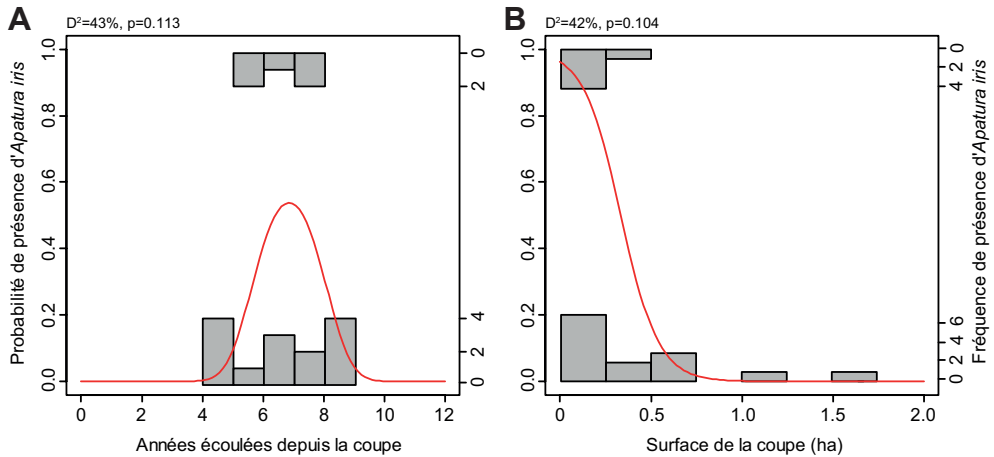


Fig. 2. Probabilité de présence et fréquence de présence de chenilles du Grand mars changeant *Apatura iris* en fonction du nombre d'années écoulées depuis la coupe (A) et de la surface de la coupe (B). Les histogrammes gris représentent la distribution des sites où l'espèce est absente (en bas) ou présente (en haut, ordonnée de droite). La courbe rouge représente la probabilité modélisée (ordonnée de gauche).

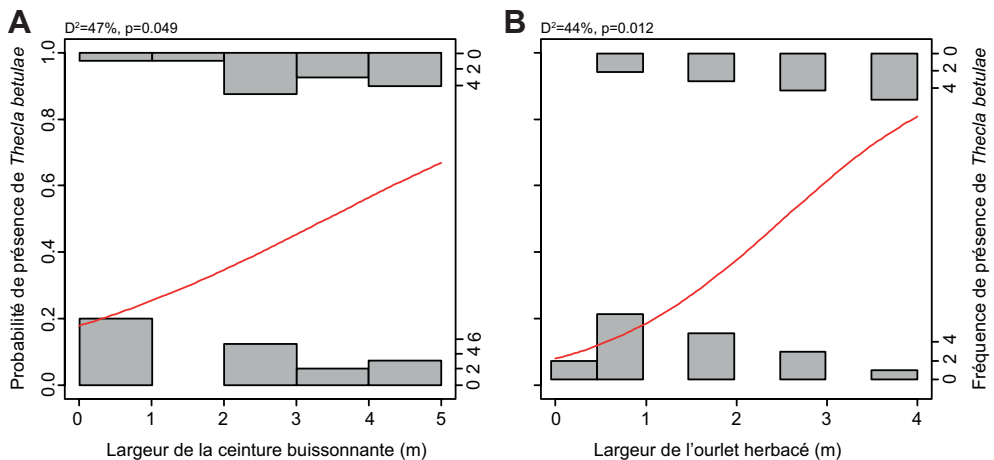


Fig. 3. Probabilité de présence et fréquence de présence d'œufs de Thécla du bouleau *Thecla betulae* en fonction de la largeur de la ceinture buissonnante (A) et de la largeur de l'ourlet herbacé (B). Les histogrammes gris représentent la distribution des sites où l'espèce est absente (en bas) ou présente (en haut, ordonnée de droite). La courbe rouge représente la probabilité modélisée (ordonnée de gauche).

à proximité (clairières, prairies ou pâturages), la richesse spécifique en essences arbustives, l'orientation et le tracé (sinueux ou linéaire) de la lisière. Les œufs du Thécla du bouleau ont été recherchés systématiquement sur les branches de prunelliers de chaque tronçon de lisière.

3. Thécla du chêne *Neozephyrus quercus* (Lycaenidae)

Ce papillon se reproduit sur différentes espèces de chênes (*Quercus robur* dans le Jorat). Le Thécla du chêne a été recherché de manière opportuniste sur les grands chênes bien exposés qui présentaient des branches suffisamment basses pour être

examinées en détail (Ebert 1993). Les bourgeons floraux de 32 arbres ont ainsi pu être observés, aussi bien en lisière forestière que dans les parcs urbains (Asher et al. 2001).

4. Thécla de l'orme *Satyrium w-album* (Lycaenidae)

Cette espèce se reproduit sur les ormes. Grâce à la collaboration des gardes forestiers, une cartographie préliminaire des Ormes *Ulmus glabra* ayant survécu à l'épidémie de graphiose a permis de localiser plus de 30 pieds qui ont tous fait l'objet d'une recherche ciblée sur les bourgeons et les rameaux terminaux.

Les analyses statistiques par régression logistique visaient à trouver les meilleurs prédicteurs de la présence ou de l'absence du Grand mars changeant et du Thécla du bouleau. Toutes les analyses ont été réalisées avec le programme R (R Development Core Team 2010).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Grand mars changeant *Apatura iris*

Les chenilles du Grand mars changeant ont été trouvées dans 5 des 19 surfaces de réalisation (coupes forestières) prospectées (26% de présence). Parmi les paramètres explorés, seuls 2 ont un effet marginalement significatif sur la présence de chenilles (Fig. 2).

Les chenilles ont été trouvées dans les surfaces de coupe d'âge intermédiaire (entre 5 et 8 années écoulées depuis la coupe). Ce résultat reflète le fait que le Saule marsault nécessite plusieurs années de développement avant de servir de support de ponte pour les femelles (Willmott 1987, Oates 2012). Les études menées en Angleterre démontrent un attrait similaire pour une large gamme d'insectes (Fuller & Warren 1993). Enfin, les premières fauches des surfaces de régénération apparaissent entre 8 et 10 ans après la coupe et visent essentiellement à éliminer les essences de faible valeur commerciale dont fait partie le Saule marsault. Le débroussaillage des saules, allié à la concurrence des autres espèces forestières diminuent alors la valeur des coupes pour le Grand mars changeant.

Le second résultat démontre que le Grand mars changeant occupe essentiellement de petites trouées forestières, ne faisant jamais plus de 0.5 ha. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les femelles pondent leurs œufs dans des situations suffisamment ombragées et abritées du vent pour limiter les risques de dessiccation durant le long hivernage (Heslop et al. 1964, Willmott 1987, Bourne & Warren 2000, Oates 2012). On signalera toutefois que les chenilles du Grand mars changeant peuvent également être trouvées dans de grandes surfaces de chablis de plusieurs hectares, à la condition que des saules marsaults de grandes tailles soient disponibles le long de lisières ombragées (A. Rey, comm. pers.).

2. Thécla du bouleau *Thecla betulae*

Le Thécla du bouleau a été observé dans 14 des 32 tronçons de lisières prospectés (44% de présence). Parmi l'ensemble des paramètres d'habitat relevés, deux ont un effet statistiquement significatif: la largeur de la ceinture buissonnante et celle de l'ourlet herbacé (Fig. 3).

Les œufs sont pondus le long de lisières présentant à la fois une large ceinture buissonnante et un ourlet herbacé étendu. La préférence pour une large ceinture buissonnante pourrait s'expliquer par un effet tampon microclimatique bénéfique à l'œuf et aux jeunes chenilles (Bourne & Warren 1998, Fartmann & Timmermann 2006, Merckx & Berwaerts 2010) ainsi que par la présence d'un bon rajeunissement de prunelliers (A. Rey, comm. pers.). Le Thécla du bouleau préfère en effet les jeunes pousses de prunelliers (entre 1 et 2 ans). L'importance de la largeur de l'ourlet herbacé peut s'expliquer par le fait qu'un ourlet plus important offre plus de nectar aux adultes et, de ce fait, favorise la ponte des femelles à proximité des plantes nourricières. Une explication alternative est peut-être liée à une gestion plus extensive (partielle) des larges ourlets herbacés, favorisant ainsi la plante hôte. Le tracé des lisières a un effet marginalement significatif sur la présence d'œufs de cette espèce, cette dernière semblant préférer les lisières sinueuses aux lisières linéaires.

3. Thécla du chêne *Neozephyrus quercus*

Malgré des recherches ciblées sur 32 grands chênes bien exposés, le Thécla du chêne n'a été trouvé que sur un seul chêne situé au sud de la forêt de Sauvabelin.

4. Thécla de l'orme *Satyrium w-album*

Le Thécla de l'orme n'a été observé que sur 3 ormes parmi les 35 arbres prospectés. Les trois ormes occupés par l'espèce étaient d'un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de plus de 20 cm.

Plusieurs facteurs ont probablement influencés les résultats obtenus ici. Le premier est lié à la détectabilité des stades pré-imaginaux. Si cette recherche nous semble nettement plus aisée que celle des adultes pour les 4 espèces étudiées ici, elle reste limitée aux branches accessibles. Or, il est certain que ces espèces pondent en hauteur, souvent hors de portée de l'entomologiste (Fartmann & Timmermann 2006, Hermann 2007, Oates 2012). Notre jeu de données contient donc probablement des fausses absences. La plupart des espèces, enfin, présentent des fluctuations annuelles d'effectifs qui modifient à la fois leur distribution et leur abondance locale (Asher et al. 2001).

CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION

Le Jorat est l'un des plus grands massifs forestiers d'un seul tenant de Suisse. De par sa taille seule, il présente un important potentiel de diversité entomologique (Robertson et al. 1994). Toutefois, comme la plupart des boisés de basse altitude facilement exploitables, il présente une physionomie sombre, avec peu de surfaces ouvertes propices au développement d'insectes dépendant de la présence régulière des premiers stades de succession (Robertson et al. 1994, Benes et al. 2006) et d'abondantes sources de nectar (Konvicka & Kadlec 2011). Les espèces étudiées ici sont pour la plupart peu abondantes compte tenu de la faible proportion d'habitats favorables. La promotion des papillons forestiers dans ce type de boisement requiert donc des adaptations sylviculturales à même de créer les habitats de reproduction nécessaires aux espèces visées.

Les surfaces de réalisation (coupes forestières) représentent l'équivalent artificiel du chablis naturel. Le souci de rentabilité du gestionnaire le pousse toutefois à intervenir sur des surfaces étendues, ce qui aboutit à des trouées de grande taille, souvent uniformes et peu attractives pour le Grand mars changeant. Une adaptation de cette pratique consisterait à réduire les surfaces d'intervention à moins de 0.5 ha, quitte à intervenir une dizaine d'années plus tard sur le reste de la surface mature. Les premiers traitements sylviculturaux ne devraient pas systématiquement éliminer le Saule marsault. Il conviendrait de conserver, dans chaque surface de régénération, un bosquet contenant quelques pieds d'âges différents, idéalement situé dans un endroit ombragé (Willmott 1987, Oates 2012). Une gestion des peuplements matures par éclaircies jardinatoires permettrait d'obtenir un résultat similaire. On notera enfin que la structure recherchée (petites trouées de quelques années) apparaît naturellement dans les réserves forestières atteignant un stade avancé, lorsqu'un bouquet d'arbres s'effondre à la suite de vents importants ou de fortes chutes de neige. La mise en réserve forestière de surfaces étendues permettrait donc de favoriser le Grand mars changeant.

Certains auteurs suggèrent enfin que la pollution atmosphérique affecte de nombreuses espèces se nourrissant de miellat de pucerons ou d'exsudats sucrés sur les feuilles ou les troncs (Corke 1998). Ceci est probablement le cas pour le Grand mars changeant, qui était absent des massifs les plus proches des centres urbains. Les mesures en sa faveur devraient donc se concentrer au cœur du massif joratois.

Les mesures en faveur du Thécla du bouleau doivent viser à diversifier la structuration des lisières par un élargissement des ceintures buissonnantes et des ourlets herbacés tout en augmentant la sinuosité des tracés. Dans la plupart des cas, de telles interventions sont extrêmement coûteuses, car elles requièrent des coupes sélectives sur une profondeur allant jusqu'à une hauteur d'arbres (30 m environ) et des interventions régulières dans les années suivantes pour conserver la structure horizontale créée. Compte tenu des coûts engendrés par de telles interventions, il est préférable de les appliquer le long des lisières présentant le meilleur potentiel d'amélioration (grande diversité spécifique de ligneux et faible structuration horizontale). On se concentrera également sur les lisières internes (le long des chemins), plutôt que les lisières externes, qui semblent présenter un meilleur potentiel pour le Thécla du bouleau (Dover et al. 2000, Kuussaari et al. 2007, van Halder et al. 2011). Les lisières internes présentent également l'avantage de mieux tamponner les fluctuations climatiques et d'offrir ainsi une protection contre les changements climatiques (de Vries et al. 2010, English Woodland Grand Scheme 2005, Merckx & Berwaerts 2010).

Le faible potentiel de dispersion de la plupart des Theclinae (Kuussaari et al. 2007, Middleton & Goodyear 2009) implique que la gestion en leur faveur doit s'effectuer à petite échelle spatiale et temporelle. Le temps de rotation entre deux interventions sur les lisières devrait être compris entre 3 et 5 ans (Fartmann & Timmermann 2006). Enfin, on veillera à ne pas faucher l'ensemble de l'ourlet herbacé le long de ces lisières, de manière à conserver des sources de nectar proches des sites de reproduction (van Halder et al. 2011).

Il est délicat d'élaborer des recommandations de gestion pour le Thécla du chêne *Neozephyrus quercus* qui n'a été trouvé qu'une seule fois. On peut toutefois promouvoir la conservation des grands chênes bien exposés, quitte à les maintenir jusqu'à un

stade de sénescence avancé (Ebert 1993). Une telle mesure permettra de conserver quelques rares populations du Thécla du chêne en attendant que la prochaine génération de chênes atteigne une taille suffisante pour constituer un site de reproduction adéquat. Il a en effet été démontré que des populations entières peuvent se maintenir sur un seul chêne durant de nombreuses années (Asher et al. 2001).

De même, la promotion des ormes semenciers par des mises en lumière adéquates devrait permettre de favoriser la germination de lignées résistantes à la graphiose au bénéfice du Thécla de l'orme *Satyrrium w-album*. Compte tenu de la situation de l'orme dans le Jorat lausannois, il ne semble pas nécessaire d'adopter une approche par plantation d'hybrides résistants comme ce fût le cas en Angleterre (Brookes 2010).

Pour ces trois espèces de Lycaenidae enfin, la conservation des sources de nectar est primordiale dans l'ensemble des boisés, que ce soit sous la forme de ronciars à conserver ou d'ourlets herbacés à faucher en rotation, une année sur deux.

Un massif forestier de l'ampleur du Jorat abrite une faune et une flore diversifiées qui en fait un îlot de naturalité unique. Les mesures proposées ici miment, pour la plupart, des mécanismes naturels que l'on peut observer dans les forêts primaires ou dans les peuplements où les cycles sylviculturaux sont allongés à l'extrême (Robertson et al. 1994, Benes et al. 2006). Si le projet actuel de parc naturel périurbain dans le Jorat offre des perspectives de mise en réserve forestière favorables à ces espèces, leur promotion requiert encore des interventions forestières ciblées.

Remerciements

Le Service des espaces verts et des domaines (SPADOM) de la ville de Lausanne a financé cette étude. Les forestiers se sont largement impliqués en signalant tous les ormes qu'ils rencontraient durant leur activité sur le terrain. Le premier auteur tient à remercier André Rey pour avoir partagé ses expériences dans la recherche des stades pré-imaginaux des papillons forestiers et avoir commenté le manuscrit. Sandrine Jutzeler a aimablement relu une précédente version du manuscrit.

Littérature

- Asher J., Warren M.S., Fox R., Harding P.T., Jeffcoate G. & Jeffcoate S. 2001. The millenium atlas of butterflies. Oxford University Press, Oxford, 456 pp.
- Benes J., Cizek O., Dovala J. & Konvicka M. 2006. Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovicky Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 237: 353–365.
- Bourne N.A.D. & Warren M.S. 1998. Species Action Plan: Brown Hairstreak. *Butterfly Conservation*, 21 pp.
- Bourne N.A.D. & Warren M.S. 2000. Species Action Plan: Purple Emperor. *Butterfly Conservation*, 17 pp.
- Brookes A.H. 2010. An evaluation of disease-resistant hybrid and exotic elms as larval host plants for the White-letter hairstreak *Satyrrium w-album*. *Butterfly Conservation*, Wareham Dorset, 34 pp.
- Corke D. 1998. Are honeydew/sap-feeding butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera) affected by particulate air-pollution? *Journal of Insect Conservation* 3: 5–14.
- de Vries H.H., Ens S.H., de Graaf G., Teunissen L., van der Velde R., Vogelaar L., Winterink A. & Visser M.E. 2010. Synchronisation of egg hatching of brown hairstreak (*Thecla betulae*) and budburst of blackthorn (*Prunus spinosa*) in a warmer future. *Journal of Insect Conservation* 15: 311–319.
- Dennis R.L.H. (Ed.) 1992. The ecology of butterflies in Britain. Oxford University Press, Oxford, UK, 368 pp.
- Dover J., Sparks T., Clarke S., Gobbett K. & Glossop S. 2000. Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 80: 227–242.
- Ebert G. (Hrsg.) 1993. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1 & 2. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 552 & 535 pp.
- English Woodland Grand Scheme 2005. Guide to managing woodland rides and glades for wildlife. Operations Note 011, 20 pp.
- Fartmann T. & Timmermann K. 2006. Where to find the eggs and how to manage the breeding sites of the Brown Hairstreak (*Thecla betulae* (Linnaeus, 1758)) in Central Europe? *Nota Lepidoterologica* 29: 117–126.

- Fichefet V. 2006. Plein phare sur nos papillons forestiers. *Echo des Réserves* 8: 1–4.
- Fuller R.J. & Warren M.S. 1993. Coppiced woodlands: their management for wildlife. JNCC, Peterborough, 29 pp.
- Groupe de travail des Lépidoptéristes 1987. Les papillons de jour et leurs biotopes. Ligue Suisse pour la Protection de la Nature, Basel, 512 pp.
- Hermann G. 2007. Tagfalter suchen im Winter. Searching for butterflies in winter. Books on Demand GmbH, Nordestedt, 224 pp.
- Heslop I.R.P., Hyde G.E. & Stockley R.E. 1964. Notes and views on the Purple Emperor. Southern Publishing Company, Brighton, 248 pp.
- Konvicka M. & Kadlec T. 2011. How to increase the value of urban areas for butterfly conservation? A lesson from Prague nature reserves and parks. *European Journal of Entomology* 108: 219–229.
- Kuussaari M., Heliola J., Poyry J. & Saarinen K. 2007. Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 11: 351–366.
- Lafranchis T. 2000. Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. Biotope, Mèze, France, 448 pp.
- Merckx T. & Berwaerts K. 2010. What type of hedgerows do Brown hairstreak (*Thecla betulae* L.) butterflies prefer? Implications for European agricultural landscape conservation. *Insect Conservation and Diversity* 3: 194–204.
- Middleton L.P. & Goodyear L. 2009. Some notes on the territorial activity of Brown Hairstreak *Thecla betulae* (L.) (Lep.: Lycaenidae) in particular, its timing. *Entomologist's Gazette* 120: 183–186.
- Oates M. 2012. Adventures with caterpillars. The larval stage of the Purple Emperor butterfly. *British Wildlife June 2012*: 335–342.
- Pellet J., Bried J.T., Parietti D., Gander A., Heer P.O., Cherix D. & Arlettaz R. 2012. Monitoring butterfly abundance: beyond Pollard walks. *Plos One* 7(7): e41396.
- Pollard E. & Yates T.J. 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation. Chapman & Hall, London, 274 pp.
- Pullin A. (Ed.) 1995. Ecology and conservation of butterflies. Chapman & Hall, London, UK, 363 pp.
- R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robertson P.A., Clarke S.A. & Warren M.S. 1994. Woodland management and butterfly diversity. In: Pullin A.S. (Ed.), *Ecology and Conservation of Butterflies*. pp. 113–121, Chapman & Hall, London.
- Settele J., Feldmann R. & Reinhardt R. 1999. Die Tagfalter Deutschlands - Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 452 pp.
- Swiss butterfly conservation 2011. Papillons de jour forestiers. Espèces, exigences et habitats. ASPO/Birdlife, La Sauge, Cudrefin, 2 pp.
- van Halder I., Barbaro L. & Jactel H. 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15: 591–601.
- Weidemann H.J. 1995. Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2ème édition. Naturbuch Verlag, Augsburg, 659 pp.
- Willmott K.J., 1987. The ecology and conservation of the purple emperor butterfly, Report on Project BSP/2 for WWF, Godalming, UK, 194 pp.
- Willmott K.J. 1994. Locating and conserving the elusive Purple Emperor. *British Wildlife* 5: 288–295.