

Mémoire de deuxième année de Master, année universitaire 2013-2014

## Impact de la composition de la communauté végétale, de la structure de l'habitat et du paysage sur les populations du mélibée (*Coenonympha hero*, L. 1753) en Franche-Comté



par : **Brendan GREFFIER**

réalisé sous la direction de **Catherine DUFLO**, entomologiste

Conservatoire botanique national de Franche-Comté – Observatoire régional des invertébrés  
7 rue Voirin 25000 Besançon



# Sommaire

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Introduction.....</b>  | <b>1</b>  |
| <b>Matériel et méthodes.....</b>  | <b>4</b>  |
| Biologie de l'espèce étudiée.....   | 4         |
| Sites d'études.....   | 5         |
| Protocole d'échantillonnage.....  | 7         |
| 1. Estimation de l'effectif.....  | 7         |
| 2. Caractérisation de l'habitat par sa structure et sa composition.....     | 7         |
| 3. Réalisation de relevés de végétation.....                                | 8         |
| 4. Caractérisation de la structure de l'habitat et du paysage via QGIS..... | 8         |
| Transformations des données.....  | 9         |
| Analyses statistiques.....  | 10        |
| <b>Résultats.....</b>   | <b>11</b> |
| À l'échelle de la parcelle.....   | 11        |
| 1. Composition de la parcelle.....  | 11        |
| 2. Structure de la parcelle.....  | 15        |
| 3. Structure du paysage.....  | 16        |
| 4. Modèle retenu.....   | 17        |
| À l'échelle des transects.....  | 17        |
| 1. Composition des transects.....   | 17        |
| 2. Structure du transect.....   | 18        |
| 3. Modèle retenu.....   | 18        |
| À l'échelle des segments de 10 mètres.....                                  | 18        |
| <b>Discussion.....</b>  | <b>20</b> |
| Impact de l'isolement et de la connectivité.....                            | 20        |
| Influence de la structure de l'habitat à travers la lisière.....            | 21        |
| Rôle de la composition de l'habitat.....                                    | 22        |
| Exigences écologiques et mesures de conservation.....                       | 24        |
| <b>Remerciements</b>  |           |
| <b>Annexes</b>  |           |
| <b>Bibliographie</b>  |           |

## Introduction

La biodiversité, qu'elle s'intéresse aux gènes, aux espèces ou aux écosystèmes, a rapidement chuté durant ces dernières décennies (Balmford & Bond, 2005). Il est aujourd'hui reconnu que l'Homme en est responsable notamment en détruisant ou modifiant les écosystèmes, conduisant ainsi de nombreuses espèces à l'extinction (Vackar et al., 2012). La destruction, l'altération et la fragmentation des habitats sont en effet des causes majeures de déclin de la biodiversité (Fahrig, 1997). Elles entraînent une diminution de surface et un isolement des habitats favorables qui conduisent à la réduction de la taille des populations et à l'inhibition des flux inter-populationnels. Les populations deviennent alors plus vulnérables à la stochasticité démographique et à la stochasticité environnementale (Frankham, 1995), ce qui accroît la probabilité d'extinction (Burkey, 1989), et ce même si la qualité de l'habitat et une gestion appropriée sont maintenues (Hooftman et al., 2003). La diminution voire l'arrêt des flux de gènes entre populations provoque l'augmentation de la dérive génétique et de la consanguinité. Ces dernières conduisent à une diminution de la diversité génétique intra-populationnelle, rendant les populations plus vulnérables encore aux perturbations de leur environnement (Barret & Kohn, 1991) et menaçant leur viabilité (Young et al., 1996).

Les milieux humides sont particulièrement touchés par la fragmentation et la perte d'habitats car fortement influencés par les activités humaines, et ce à l'échelle mondiale puisque près de la moitié de leur surface a été perdue (Zedler & Kercher, 2005). En France, ce sont les deux tiers de la superficie des milieux humides qui ont été détruits en l'espace de cent ans, une disparition représentant 2,5 millions d'hectares (Bernard, 1994). De 1960 à 1990 seulement, c'est plus de 50% de leur surface qui a disparu. Les menaces pesant sur ces milieux sont diverses. Brinson et Malvarez (2002) les classent en quatre catégories : les altérations d'ordre hydrologique et géomorphologique (drainage, construction de barrages et de digues, rectification des cours d'eau), la modification de la composition du sol par l'agriculture intensive (contamination par des fertilisants, des pesticides et des divers polluants), le prélèvement d'individus (déboisement, chasse et pêche) et les changements climatiques. Ces atteintes au milieu modifient la composition et la structure de la végétation, impactant en conséquence la faune qui lui est associée.

Ce constat est d'autant plus problématique que les milieux humides fournissent non seulement de nombreux services écosystémiques (Keddy, 2010), mais représentent souvent les derniers refuges de la biodiversité dans des paysages hautement anthropisés (Brinson & Malvarez, 2002). Ces milieux sont en effet connus pour héberger des espèces originales et

spécialisées. Ils excluent les espèces non adaptées aux inondations et aux sols saturés en eau, fournissent des refuges et constituent des habitats exclusifs pour de nombreuses espèces (Brinson & Malvarez, 2002 ; Keddy, 2010). De nombreux exemples existent chez les papillons de jour où la spécialisation vis à vis de la plante nourricière de la chenille peut être forte. On peut citer le nacré de la canneberge (*Boloria aquilonaris*) qui fréquente uniquement les tourbières à canneberge (*Vaccinium oxycoccos*) ou encore l'azuré des mouillères (*Phengaris alcon* subsp. *alcon*) que l'on trouve uniquement dans les marais à gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*) (Lafranchis, 2000). D'autres montrent une préférence marquée pour un habitat précis sans que l'on puisse en connaître la ou les plante(s) hôte(s). C'est le cas du mélibée (*Coenonympha hero*), un papillon grandement menacé en France et dans de nombreux autres pays d'Europe.

Le mélibée possède une aire de répartition paléarctique typique allant de la Scandinavie et de l'Est de la France au Japon (Kodandaramjaha & Wahlberg, 2009). En Europe, il était connu de vingt pays. Cependant, il a tellement régressé durant les dernières décennies qu'il est devenu l'un des papillons les plus menacés en Europe. Il est en effet considéré éteint dans six d'entre eux (Belgique, Luxembourg, Pays-Bas, Suisse, Danemark et République Tchèque) et en danger d'extinction dans la plupart des autres (van Swaay et al., 2010). Les principales causes de ce déclin seraient liées à l'abandon des formes traditionnelles d'utilisation des terres en agriculture et en sylviculture (le pâturage boisé par exemple). Ces changements se caractérisent notamment par l'intensification des pratiques, le drainage des zones humides et le boisement naturel (après un arrêt de l'entretien) ou anthropique (par la plantation d'épicéas par exemple) (Ortner & Lechner, 2008). En conséquence, les habitats favorables diminuent en surface et deviennent de plus en plus isolés les uns des autres (Endrestol & Bengtson, 2012), ce qui fragilise les populations sous l'effet de la dérive génétique et la dépression de consanguinité (Cassel et al., 2001). De plus, l'espèce est suspectée d'être particulièrement sensible au réchauffement climatique. Wilson et Maclean (2011) classent en effet le mélibée dans la catégorie « à très haut risque ». Ce papillon étant sédentaire, son aire de répartition pourrait se rétracter vers des latitudes et des altitudes plus élevées. Il a été également suggéré qu'il souffrirait d'une compétition voire d'une hybridation avec une espèce proche bien plus commune qui est le céphale (*Coenonympha arcania*). Les deux espèces apprécient les mêmes types de milieux mais sont pourtant rarement observées ensemble (Endrestol & Bengtson, 2012).

En France, ce papillon était autrefois présent dans la plupart des départements du quart Nord-Est. Aujourd'hui, il est en danger critique d'extinction et ne subsisterait plus que dans le

massif du Jura entre 500 et 800 mètres d'altitude (UICN France et al., 2012). L'enjeu est donc fort et la responsabilité pour la conservation de l'espèce en France ne repose aujourd'hui plus que sur la Franche-Comté. Dans cette optique de conservation, il était particulièrement important de connaître précisément l'habitat de l'espèce et les facteurs limitant ou favorisant la pérennité des populations.

Dans le massif du Jura, l'espèce semble fréquenter uniquement des moliniaies (Ferrez, 2011), ce qui est localement le cas en Autriche<sup>1</sup> mais n'est observé dans aucun autre pays. Il est possible que cette préférence soit liée à la plante nourricière. Cependant aucune étude n'a encore précisé de quelle(s) espèce(s) se nourrit la chenille du mélibée en France.

Si la plante nourricière est une ressource indispensable pour le développement larvaire, une variété d'autres ressources sont très importantes au bon déroulement du cycle de vie de l'espèce. Elles peuvent être liées par exemple au site d'hivernage, à l'alimentation des adultes, à la recherche de partenaires, aux abris et aux lieux de repos. Dennis et al. (2006) suggèrent ainsi une définition de l'habitat basée sur l'intersection et l'union de ces ressources. À cela s'ajoutent des préférences en termes de facteurs abiotiques, comme la température, l'humidité, l'ombrage et l'exposition au vent, dont peuvent dépendre le développement et la survie des individus.

La structure du paysage, par son impact sur la capacité de dispersion des individus est également un facteur déterminant. Certaines populations sont clairement ouvertes en raison d'une forte mobilité de l'espèce, tandis que les espèces à faible capacité de dispersion éprouvent de grandes difficultés à traverser le paysage. Dans ce dernier cas, la surface minimale requise de l'habitat et l'accessibilité à des habitats favorables à proximité en plus de la qualité de l'habitat sont des paramètres vitaux pour le maintien de la population (Dover & Settele, 2009). En plus de la composition floristique, il semble donc intéressant de rechercher la solution dans la structure et les caractéristiques de l'habitat et du paysage dans lequel s'inscrivent les stations de mélibée.

L'objectif de cette étude est de préciser les exigences écologiques du mélibée dans le massif du Jura en s'intéressant à la composition du cortège végétal, ainsi qu'à la structure de l'habitat et du paysage.

A travers l'étude de la composition de la végétation, des corrélations avec les plantes nourricières de la chenille pourraient être découvertes. L'abondance du papillon dans un

---

1. Selon Ortner et Lechner (2007), les stations de la vallée du Lech seraient caractérisées par *Gentiana pneumonanthe*, *Succisa pratensis* et *Molinia caerulea* qui sont, ensemble, des plantes assez typiques des moliniaies (Ferrez, 2011).

endroit donné pourrait effectivement être lié avec celle de sa plante nourricière. La présence d'une strate arbustive et/ou arborée développée en bordure et à l'intérieur des parcelles occupées par l'espèce étant un critère régulièrement observé (Cassel et al., 2001 ; Endrestol & Bengtson, 2012 ; Kratochwil, 1989), le développement des ligneux autour du site et/ou dans le site pourrait être un facteur important caractérisant l'habitat du mélibée. A l'échelle du paysage, l'isolement, la taille de la parcelle habitée ainsi que le nombre de parcelles occupées à proximité sont probablement des facteurs conditionnant l'abondance de l'espèce au sein d'une parcelle donnée. Cela sous-entendrait un fonctionnement en métapopulation. Des structures en métapopulation ont effectivement été décrites chez cette espèce en Scandinavie et en Allemagne (Cassel et al., 2001 ; Endrestol & Bengtson, 2012 ; Kaikkonen, 2010), ainsi que chez une espèce proche : l'œdippe (*Coenonympha oedippus*) (Örvössy et al., 2013).

## Matériel et méthodes

### *Biologie de l'espèce étudiée*

Le mélibée (*Coenonympha hero*) est un papillon de jour de la famille des *Nymphalidae* et plus précisément de la sous-famille des *Satyrinae*. Même à distance, il est aisément reconnaissable par sa petite taille, sa couleur marron et son vol lent rasant la végétation. Son cycle de vie est réalisé en une génération annuelle. Les œufs sont déposés isolément dans la végétation sèche à proximité du sol, puis les jeunes chenilles débutent leur développement jusqu'au troisième ou quatrième stade larvaire durant lesquels elles vont hiverner au sein de la végétation. La croissance reprend à la fin de l'hiver jusqu'à la nymphose qui a lieu au mois de mai. Le papillon vole dans le massif du Jura généralement de fin mai à fin juin avec un pic de vol situé début juin.

Les imagos ont un vol lent, bas et généralement de courte durée. Ils sont également assez farouches, pouvant même exceptionnellement se percher en hauteur lorsqu'ils sont dérangés. Par temps ensoleillé, ils peuvent être actifs de 9h à 19h. Les mâles patrouillent le long des lisières à la recherche de femelles (Cassel-Lundhagen, 2004 ; Endrestol & Bengtson, 2012). Ils visiteraient peu les fleurs et seraient restrictifs quant à l'espèce butinée. Les observations sur *Ranunculus acris* seraient courantes en Suède (Cassel-Lundhagen, 2004 ; Kratochwil, 1989). En Allemagne, il a été observé sur des ronces, des ombellifères, des cirses et des trèfles (Wagner, 2014). Le mélibée serait de plus caractérisé par un comportement très sédentaire. Il se disperserait effectivement peu et généralement sur de très courtes distances.

Dans son étude reposant sur un échantillonnage par capture-marquage-recapture, Cassel-Lundhagen (2004) a pu montrer que la grande majorité des individus ne quittaient pas la prairie dans laquelle ils avaient été capturés. Ils étaient même habituellement recapturés à une distance inférieure à 50 mètres de l'endroit de la première capture.

Dans le massif du Jura, toutes les stations connues du papillon correspondent à des moliniaies. Il s'agit d'un habitat caractérisé par une strate herbacée dominée et structurée par la molinie bleuâtre (*Molinia caerulea*) reposant sur un sol oligotrophe, argileux à tourbeux et soumis à des battements de nappe saisonniers pouvant être de grande amplitude. Ces fluctuations du niveau d'eau à faible profondeur provoquent une forte humidité voire une saturation du sol en hiver et au printemps, suivi d'un assèchement estival pouvant être marqué (Bensettiti et al., 2005 ; Botta-Dukat et al., 2005 ; Collober, 2012 ; Terrisse, 2012 ; Vanden Berghen, 1951). Il s'agit donc de milieux humides temporaires. Selon Ferrez (2011), deux associations végétales correspondant aux moliniaies ont été décrites dans le massif du Jura : le *Trollio europaei* – *Molinetum caerulea* et le *Ranunculo polyanthemoides* – *Molinetum caeruleae* (sous-association *caricetosum pulicaris* subass. *nov hoc loco*). La première se développe sur des sols tourbeux tandis que la seconde s'installe préférentiellement sur les marnes de l'Oxfordien et les dépôts glaciaires du Würm ou du Riss.

En Scandinavie, des chenilles ont été élevées avec succès sur *Festuca ovina* et *Poa annua* (Cassel et al., 2001 ; comme cité par Endrestol & Bengtson, 2012). En Allemagne, les œufs seraient déposés sur *Carex remota*, *Deschampsia cespitosa* et *Calamagrostis* sp. (Ortner & Lechner, 2008). Cependant, ces espèces n'appartiennent pas au cortège floristique des moliniaies ou n'en sont du moins pas typiques (Ferrez, 2011). Endrestol & Bengtson (2012) considèrent que les chenilles sont généralistes en se nourrissant de diverses espèces de graminées et qu'il n'y aurait vraisemblablement pas de restriction à ce niveau en terme d'habitat naturel favorable. Toutefois, on peut penser que des variations géographiques dans le choix des plantes nourricières ne peuvent être exclues. Il est ainsi suspecté que la molinie bleuâtre soit la plante nourricière de la chenille dans le massif du Jura. La molinie est toutefois retrouvée dans bien d'autres habitats que la moliniaie (Taylor et al., 2001) sans que l'on puisse y trouver des populations de mélibée.

### *Sites d'études*

Les stations du mélibée en Franche-Comté sont réparties en deux foyers principaux tous situés dans le massif du Jura. Le plus important est situé sur le premier plateau du Doubs

entre 500 et 800 mètres d'altitude. Le second est situé à des altitudes similaires dans le département du Jura autour du lac de Vouglans. Enfin, une station située entre ces deux foyers a été récemment découverte. L'étude a été effectuée sur une sélection aléatoire de l'ensemble des stations connues.

Le protocole expérimental a été réalisé uniquement sur des parcelles d'habitat favorable. Selon Dennis et al. (2006), une parcelle est une unité de distribution d'une espèce qui diffère en apparence de son environnement et qui contient les ressources exploitées nécessaires au maintien de l'espèce. Dans cette étude, elle a été définie en premier lieu par la présence de moliniaies, bien que l'habitat d'une espèce corresponde rarement à un type de végétation particulier.

L'instauration de plusieurs règles a toutefois été nécessaire afin de bien délimiter une parcelle, à savoir : l'exclusion de tous les habitats jugés non favorables situés en bordure et l'établissement d'une distance minimale entre deux parcelles (Dennis et al. 2006). Des distances minimales ont donc été fixées arbitrairement en prenant en compte la structure et la nature de l'habitat limitrophe, ainsi que le comportement de vol et la faible capacité de dispersion du papillon. Ainsi, une parcelle devait être séparée d'une autre par au moins :

- 5 mètres de formation ligneuse d'une hauteur supérieure ou égale à 5 mètres,
- 10 mètres de formation ligneuse d'une hauteur inférieure à 5 mètres,
- 20 mètres de formation herbacée défavorable.

D'après la définition précédente, 30 parcelles ont été sélectionnées aléatoirement pour l'étude parmi les 86 parcelles que constituent les stations connues du mélibée en Franche-Comté et les parcelles jugées favorables dans lesquelles l'espèce n'a jamais été vue et qui sont situées à moins d'un km d'une parcelle habitée. Cette limite d'un km correspond environ à la capacité de dispersion maximale de l'espèce (Cassel-Lundhagen & Sjögren-Gulve, 2007). Les données récoltées lors de prospections et de suivis de l'espèce réalisés les années précédentes ont été intégrées à cette sélection de manière à obtenir 10 parcelles avec des effectifs supposés élevés (plus de 20 individus relevés par an), 10 parcelles avec des effectifs supposés faibles (moins de 5 individus) et 10 autres avec des effectifs supposés intermédiaires. Au final, 23 parcelles dans le département du Doubs et 7 parcelles dans le département du Jura ont été choisies.

Au sein de chaque parcelle, plusieurs transects linéaires ont été placés aléatoirement via le logiciel QGIS de manière à obtenir une densité constante de 100 mètres de transect par

hectare de parcelle. La création aléatoire des transects ayant été contrainte par la forme et la surface des parcelles, le nombre et la longueur des transects variaient entre les parcelles. La longueur d'un transect était obligatoirement un multiple de 10 mètres afin de pouvoir le diviser en plusieurs segments réguliers de cette longueur précise. Ces segments ont servis à la fois de repère et d'unité d'échantillonnage pour certaines variables (Fig. 1).

### *Protocole d'échantillonnage*

#### *1. Estimation de l'effectif*

Les comptages ont été réalisés durant le pic de vol de l'espèce (première moitié de juin), par temps ensoleillé et entre 10h et 17h. Chaque transect a été suivi une seule et unique fois, à une vitesse lente et constante afin de compter tous les individus rencontrés dans une bande de 6 mètres de large (soit 3 mètres de part et d'autre du transect). Pour chaque mélibée observé depuis ce parcours, son emplacement initial a été pointé sur un fond de carte. Tous les transects d'une même parcelle ont été parcourus dans la même journée pour minimiser le risque de compter deux fois le même individu.

#### *2. Caractérisation de l'habitat par sa structure et sa composition*

Une caractérisation rapide de l'habitat a été effectuée à la suite des comptages en suivant de nouveau le transect. Certains éléments ont été relevés à l'échelle de chaque segment de 10 mètres, d'autre à l'échelle du transect.

Pour chaque segment de 10 mètres, ont été relevés :

- la hauteur moyenne de la végétation selon 5 modalités (< 0,5 m / 0,5-1 m / 1-1,5 m / 1,5-2 m / >2 m),
- le type de la végétation selon 6 modalités (herbacées / arbustes / arbres / herbacées et arbustes / herbacées et arbres / arbustes et arbres / herbacées, arbres et arbustes), en fixant la limite arbitraire de 5 mètres de hauteur pour distinguer les arbres des arbustes.

Ont été précisés à l'échelle du transect :

- la hauteur moyenne de la lisière selon 4 modalités (0 à 2 m / 2 à 5 m / 5 à 10 m / > 10 m),

- le profil moyen de la lisière selon 3 modalités : étagé / en P / en L (Annexe 1).

### 3. Réalisation de relevés de végétation

Une fois les comptages réalisés, un deuxième passage plus tardif a été effectué dans chaque parcelle afin d'estimer le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle et de réaliser un relevé phytosociologique de la communauté végétale.

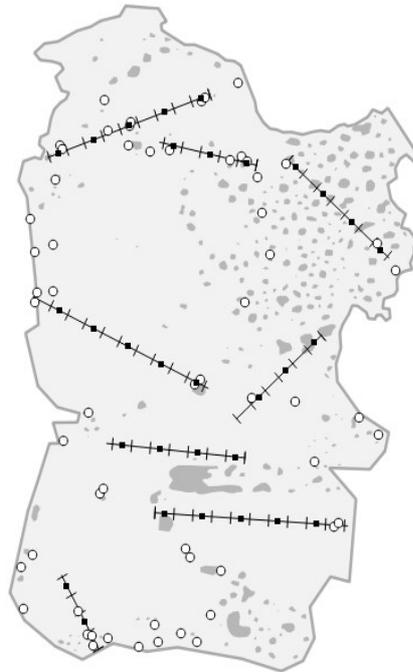
Des quadrats de 2 m<sup>2</sup> ont été placés tous les 20 mètres le long de chaque transect en débutant au centre d'un segment de 10 mètres (Fig. 1). Le temps passé sur chaque quadrat a été fixé à 2 minutes, afin de maintenir un effort d'échantillonnage constant. Durant ce laps de temps, le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle présente a été estimé. Ces plantes sont *Carex davalliana*, *Carex flacca*, *Carex hostiana*, *Carex panicea*, *Carex pulicaris*, *Carex umbrosa*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Molinia caerulea* et les fétuques à feuilles fines (regroupant *Festuca filiformis*, *Festuca rubra* et *Festuca nigrescens*).

Parallèlement, un relevé phytosociologique a été réalisé sur une surface d'environ 80 m<sup>2</sup> placée de manière à inclure à la fois une communauté végétale homogène représentative de la parcelle et une zone très fréquentée par le mélibée. Si le papillon fréquentait différentes communautés végétales homogènes au sein d'une même parcelle, un relevé phytosociologique était réalisé pour chaque communauté végétale. Le relevé a consisté en l'inventaire de toutes les espèces de plantes vasculaires présentes en dissociant les strates herbacées et arbustives. A chaque espèce a été associé un indice de recouvrement défini selon l'échelle d'abondance-dominance de Braun-Blanquet. Enfin, le recouvrement (en %) de chaque strate de végétation a été estimé.

### 4. Caractérisation de la structure de l'habitat et du paysage via QGIS

En parallèle de la phase de terrain, chaque parcelle a été caractérisée via le logiciel QGIS par sa surface, son périmètre, le pourcentage de boisement, la longueur totale de lisière (du pourtour de la parcelle), la distance à la parcelle la plus proche, le nombre de parcelles

occupées dans un rayon d'un kilomètre et de 300 mètres autour de la parcelle<sup>2</sup>, ainsi que le nombre de parcelles occupées directement connectées (par un corridor biologique). La distance minimale à la lisière a pu être mesurée pour chaque transect et segment de 10 mètres en partant de son centre.



**Figure 1.** Illustration du plan d'échantillonnage : parcelle (gris), transects divisés en segments de 10 mètres (segments noirs), quadrats de 2 m<sup>2</sup> (carrés noirs), mélibées rencontrés (ronds blancs) et boisements (gris foncé).

### *Transformations des données*

A la suite des comptages, les résultats ont été additionnés pour obtenir un effectif par parcelle. Afin d'éliminer l'effet de la longueur, l'effectif total de chaque transect a été divisé par le nombre de segments de 10 mètres le composant afin d'obtenir un nombre d'individu par segment (soit 60 m<sup>2</sup>). Le pourcentage moyen de recouvrement de chaque espèce de plante nourricière potentielle a été calculé pour chaque parcelle d'après les relevés réalisés dans les quadrats de 2 m<sup>2</sup>.

Les relevés phytosociologiques ont permis d'obtenir des valeurs écologiques moyennes de Landolt pour chaque parcelle (Landolt, 1977), en pondérant les valeurs des

---

2. Ces distances correspondent respectivement à la capacité de dispersion maximale des mâles et des femelles selon Cassel-Lund Hagen & Sjögren-Gulve (2007).

indices de chaque espèce de plante par l'indice de recouvrement correspondant (après conversion en pourcentage, d'après Baudière & Serve (1975)). Ces valeurs allant de 1 à 5 indiquent l'humidité du sol, la réaction du sol (degré d'acidité), la lumière, la température, la continentalité (valeur climatique), la richesse en nutriment et la richesse en humus du sol. Finalement, l'association végétale phytosociologique a été déterminée en utilisant le Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté (Ferrez et al., 2011) et des tableaux comparatifs des associations végétales des moliniaies (Ferrez, 2011).

### *Analyses statistiques*

L'ensemble des analyses a été effectué à l'aide du logiciel R en choisissant comme seuil de significativité  $\alpha = 5 \%$ . Les variables de comptage du mélibée ne suivant pas la loi normale, des régressions de Poisson ont été réalisées pour tester l'effet des variables décrivant la structure du paysage, la structure de l'habitat et la composition de la communauté végétale. Les données comptant beaucoup de valeurs nulles et étant surdispersées, la famille « quasipoisson » a été sélectionnée dans R lors de la construction du modèle. Afin de mesurer la part de variation de la variable Y (nombre ou densité d'individus) expliquée par la ou les variables explicatives X du modèle, le pseudo- $R^2$  de McFadden a été calculé par la formule suivante (les valeurs des déviations étant calculées avec la régression) :

$$pseudo-R^2 = 1 - \frac{ResidualDeviance}{NullDeviance}$$

Des modèles plus complexes ont été obtenus par des comparaisons de modèles ascendantes en sélectionnant les variables par leur AIC (Critère d'Information d'Akaike) de manière croissante. Ce critère permet de mesurer la qualité d'un modèle statistique : plus il est faible, plus la qualité est élevée. La loi de Poisson étant choisie, les équations des modèles sont de la forme  $\ln(Y) = \alpha + \beta_1 X_1$  (les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  étant calculés lors de la régression).

Des corrélations de Pearson ont été effectuées entre les valeurs écologiques de Landolt et les pourcentages de recouvrement des plantes nourricières potentielles afin de préciser si certaines plantes permettraient d'expliquer des corrélations qui seraient éventuellement trouvées entre l'effectif du mélibée et ces valeurs de Landolt. Les données n'étant pas distribuées normalement, la méthode du *bootstrap* a été choisie pour réaliser ces tests. Il a consisté à faire la moyenne des coefficients de corrélation ( $r$ ) obtenus par 10000

rééchantillonnages du jeu de données. Un intervalle de confiance à 95 % autour de la moyenne a permis de préciser la significativité de ce coefficient moyen et donc de la corrélation.

## Résultats

### *À l'échelle de la parcelle*

Au final, seulement 27 parcelles sur les 30 prévues ont pu être échantillonnées par manque de temps. Le premier imago a été observé le 22 mai, et le dernier le 3 juillet. Les comptages ont été effectués du 3 au 13 juin durant le pic de vol. Les conditions météorologiques ont été très favorables à l'activité des papillons et donc à l'échantillonnage. Au total, 300 individus ont été rencontrés le long des transects, pour une moyenne de 11 individus par parcelle ( $\pm 9$  individus) et une plage de variation de 0 à 32 individus. Pour deux des parcelles, aucun individu n'a été observé. En revanche, une nouvelle station de l'espèce a pu être découverte dans une parcelle jugée favorable et sélectionnée pour l'échantillonnage.

#### *1. Composition de la parcelle*

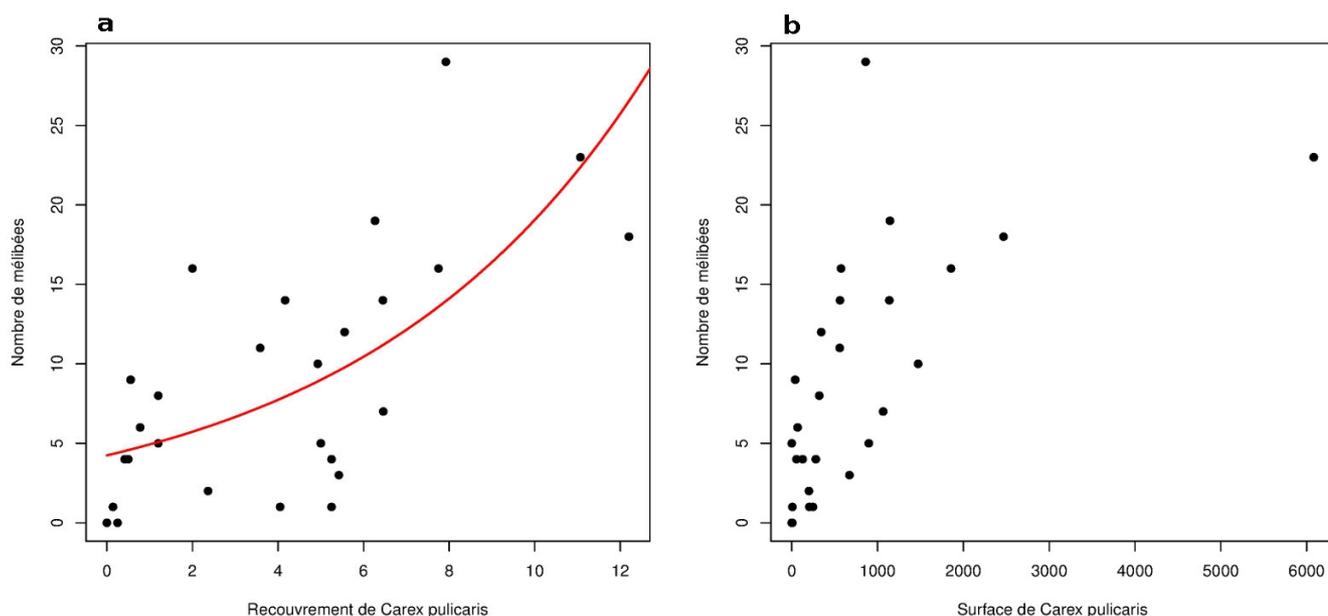
Les relevés phytosociologiques ont permis de distinguer une association végétale qui caractérise la quasi totalité des parcelles et plus spécifiquement des endroits fréquentés par le papillon. Il s'agit du *Ranunculo polyanthemoides – Molinietum caeruleae*, une association du Molinion distinguée notamment par *Silaum silaus*, *Cirsium tuberosum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Lotus maritimus*, *Brachypodium rupestre* et *Ranunculus polyanthemoides*. Dans les sites étudiés, cette association était dominée par *Molinia caerulea*, *Carex panicea*, *Carex pulicaris*, *Carex hostiana*, *Succisa pratensis*, *Scorzonera humilis*, *Brachypodium rupestre* et *Danthonia decumbens*. Les quelques stations restantes étaient représentées par une association proche mais plus montagnarde : le *Trollio europaei – Molinietum caerulea*.

Parmi les dix plantes nourricières potentielles retenues, le recouvrement de la plupart d'entre elles n'a aucun effet significatif sur l'abondance du mélibée (Tableau 1). Toutefois, deux espèces de laïches (genre *Carex*) semblent avoir un lien avec l'abondance du papillon. Le pourcentage de recouvrement de *Carex pulicaris* a un effet très significatif ( $F_{1,25} = 17,84$  ;  $p = 0,001$ ) et permettrait d'expliquer 39,5 % de la variation de l'abondance du mélibée par parcelle. Celui de *Carex panicea* influence moins significativement l'abondance ( $F_{1,25} =$

4,30 ;  $p = 0,049$ ) avec un pseudo- $R^2$  de 14,3 %. Le nombre de mélibées par parcelle augmente donc significativement avec le pourcentage de recouvrement de *C. pulicaris* (Fig. 2) et avec celui de *C. panicea*.

**Tableau 1.** Résultats des régressions de Poisson réalisées entre le nombre de mélibées par parcelle et le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle. Les fétuques filiformes regroupent *Festuca filiformis*, *Festuca rubra* et *Festuca nigrescens*. F du test de Fisher, degrés de liberté, valeur de p (\* : significatif ; \*\*\* : très significatif).

| Plantes nourricières potentielles | F     | ddl     | p           |
|-----------------------------------|-------|---------|-------------|
| <i>Carex davalliana</i>           | 0,30  | 1 et 25 | 0,59        |
| <i>Carex flacca</i>               | 3,46  | 1 et 25 | 0,08        |
| <i>Carex hostiana</i>             | 0,59  | 1 et 25 | 0,45        |
| <i>Carex panicea</i>              | 4,30  | 1 et 25 | 0,049 *     |
| <i>Carex pulicaris</i>            | 17,84 | 1 et 25 | < 0,001 *** |
| <i>Carex umbrosa</i>              | 0,75  | 1 et 25 | 0,40        |
| <i>Dactylis glomerata</i>         | 1,08  | 1 et 25 | 0,31        |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>      | 1,05  | 1 et 25 | 0,32        |
| Fétuques à feuilles fines         | 0,88  | 1 et 25 | 0,36        |
| <i>Molinia caerulea</i>           | 1,76  | 1 et 25 | 0,20        |



**Figure 2.** Evolution du nombre de mélibées par parcelle avec : (a) le recouvrement de *Carex pulicaris* (en %) et courbe de corrélation obtenue par une régression de Poisson ( $p < 0,001$ ) ; (b) la surface occupée par *Carex pulicaris* (en  $m^2$ ).

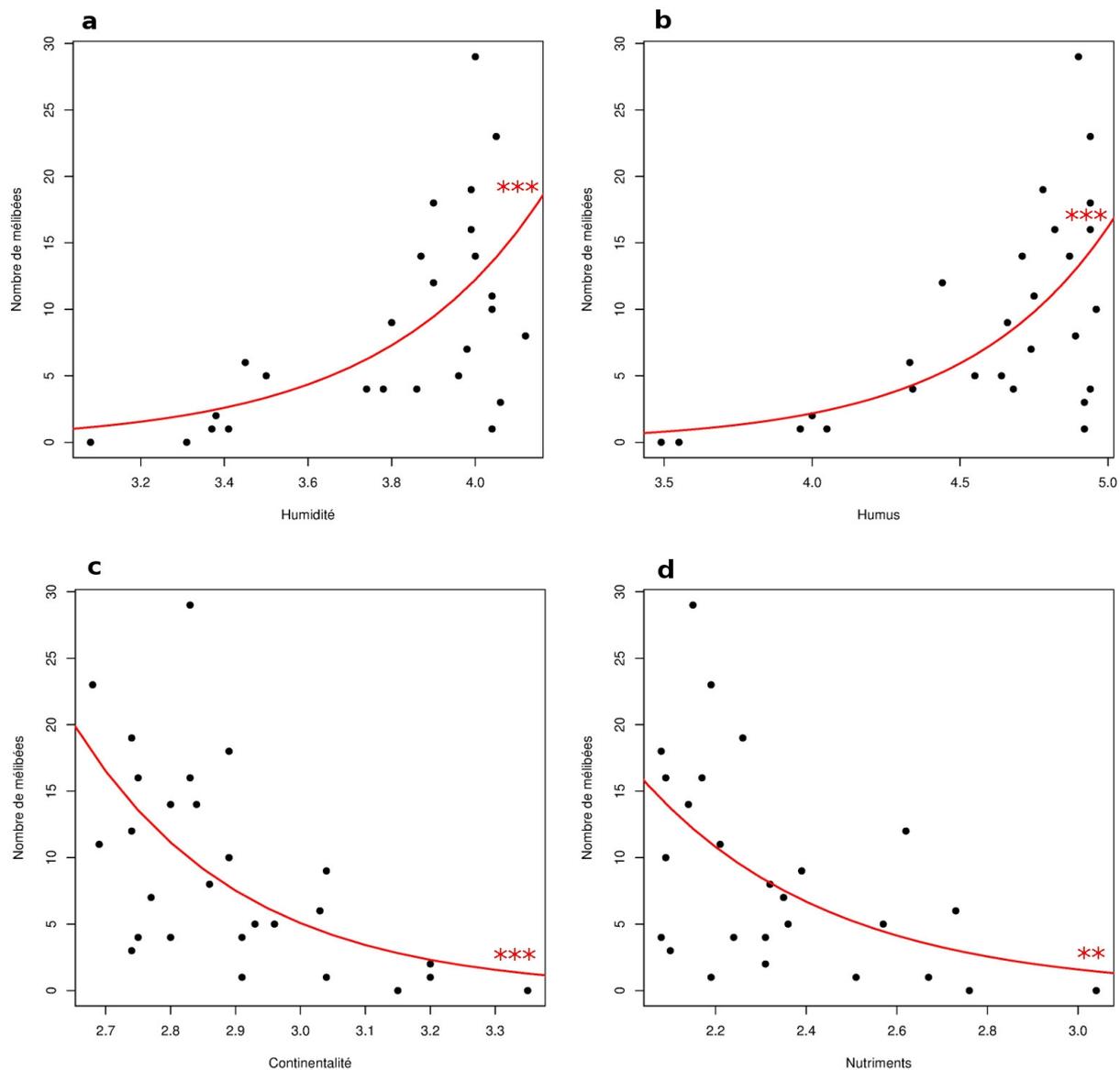
Parallèlement, l'analyse des valeurs écologiques de Landolt a également permis de dégager des corrélations significatives (Tableau 2). En effet, les valeurs d'humidité du sol, de lumière, de continentalité, de richesse en nutriments et de richesse en humus influent significativement sur le nombre de mélibées relevés par parcelle. Le facteur humidité du sol permettrait d'expliquer 41,7 % de la variation du nombre de mélibée ( $F_{1,25} = 19,44$  ;  $p < 0,001$ ). La Figure 3a précise que l'effectif augmente avec la valeur d'humidité qui varie de 3

(modérément humide) à 4 (humide à très humide). Le facteur lumière a aussi un effet positif significatif sur le nombre de mélibées ( $F_{1,25} = 5,93$  ;  $p = 0,022$  ; pseudo- $R^2 = 17,4\%$ ). Les valeurs de cet indice varient ici de 3 (moyennement ombragé) à 4 (lumineux). Le pseudo- $R^2$  atteint avec le facteur richesse en humus 45,9 % ( $F_{1,25} = 23,36$  ;  $p < 0,001$ ). Le nombre de mélibées augmente avec cette variable dont les valeurs s'étalent environ de 3,5 (teneur moyenne à forte) et 5 (teneur très forte) (Fig. 3b). L'effectif est cependant négativement impacté par les facteurs continentalité et richesse en nutriments. Le premier, dont les valeurs varient de 2,5 (climat subatlantique à intermédiaire) à 3,5 (climat intermédiaire à continental), expliquerait une part significative de 39,4 % de la variation du nombre d'individus par parcelle ( $F_{1,25} = 16,10$  ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 3c). Le second en expliquerait 30,4 % ( $F_{1,25} = 11,39$  ;  $p = 0,002$ ) et varie de 2 (sol pauvre) à 3 (sol moyennement riche) (Fig. 3d). Les facteurs température et réaction du sol n'ont quant à eux pas d'effet significatif (Tableau 2).

**Tableau 2.** Résultats des régressions de Poisson réalisées entre le nombre de mélibées par parcelle et les différents valeurs écologiques moyennes de Landolt. F du test de Fisher, degrés de liberté, valeur de p (\* : significatif ; \*\*\* : très significatif).

| Valeurs écologiques de Landolt | F     | ddl     | p           |
|--------------------------------|-------|---------|-------------|
| Humidité                       | 19,44 | 1 et 25 | < 0,001 *** |
| Lumière                        | 5,93  | 1 et 25 | 0,022 *     |
| Température                    | 4,11  | 1 et 25 | 0,054       |
| Continentalité                 | 16,10 | 1 et 25 | < 0,001 *** |
| Réaction                       | 0,66  | 1 et 25 | 0,42        |
| Nutriments                     | 11,39 | 1 et 25 | 0,002 **    |
| Humus                          | 23,36 | 1 et 25 | < 0,001 *** |

Les résultats des corrélations réalisées entre le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle et trois valeurs écologiques de Landolt (humidité, richesse en humus et richesse en nutriments) sont présentés dans le Tableau 3. Des corrélations significatives ont été trouvées entre les recouvrements de *Carex panicea*, *C. pulicaris*, *C. flacca* et *Molinia caerulea* et chacune des valeurs écologiques. Cependant le recouvrement de *C. flacca* est toujours inversement corrélé, en comparaison avec les autres espèces citées. Par exemple, il diminue avec l'augmentation de la valeur d'humidité alors que les recouvrements des autres espèces augmentent. Les plantes nourricières potentielles restantes ne présentent pas de corrélation significative, exception faite de *C. davalliana* dont le recouvrement est positivement corrélé à la valeur d'humus.



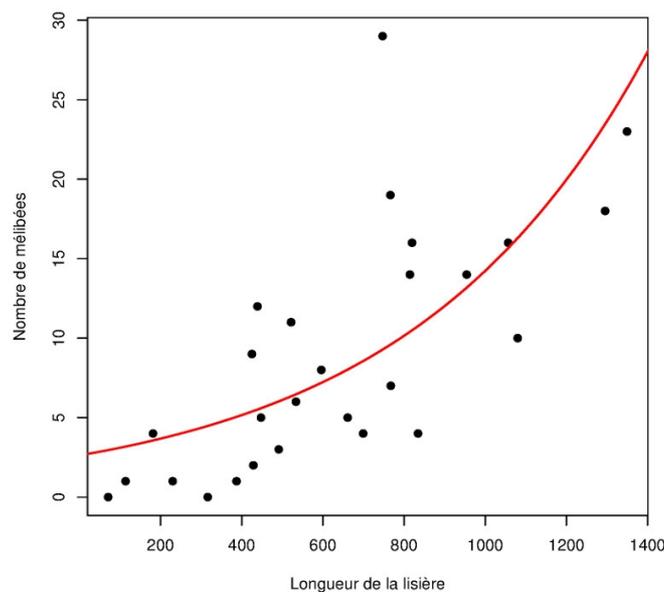
**Figure 3.** Evolution du nombre de mēlībēes par parcelle avec quatre valeurs écologiques moyennes de Landolt : (a) l'humidité du sol, (b) la richesse du sol en humus, (c) la continentalité, (d) la richesse du sol en nutriments. Les courbes de corrélation ont été obtenues par des régression de Poisson. Valeur de  $p$  :  $< 0,05$  (\*),  $< 0,01$  (\*\*),  $< 0,001$  (\*\*\*)

**Tableau 3.** Résultats des corrélations effectuées via des *bootstrap* entre le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle et trois valeurs écologiques de Landolt : l'humidité, la richesse en humus et la richesse en nutriments du sol. Coefficient de corrélation de Pearson  $r$  (\* : significatif) et intervalles de confiance à 95 % associés.

| Plantes nourricières potentielles | Humidité |                 | Humus   |                 | Nutriments |                 |
|-----------------------------------|----------|-----------------|---------|-----------------|------------|-----------------|
|                                   | $r$      | IC 95 %         | $r$     | IC 95 %         | $r$        | IC 95 %         |
| <i>Carex davalliana</i>           | 0,21     | [-0,11 ; 0,43]  | 0,36 *  | [0,21 ; 0,52]   | -0,28      | [-0,50 ; 0,04]  |
| <i>Carex flacca</i>               | -0,47 *  | [-0,81 ; -0,21] | -0,52 * | [-0,83 ; -0,26] | 0,40 *     | [0,12 ; 0,74]   |
| <i>Carex hostiana</i>             | 0,25     | [-0,07 ; 0,56]  | 0,15    | [-0,28 ; 0,53]  | -0,21      | [-0,57 ; 0,17]  |
| <i>Carex panicea</i>              | 0,60 *   | [0,38 ; 0,75]   | 0,55 *  | [0,27 ; 0,74]   | -0,56 *    | [-0,77 ; -0,27] |
| <i>Carex pulicaris</i>            | 0,49 *   | [0,23 ; 0,70]   | 0,53 *  | [0,29 ; 0,72]   | -0,50 *    | [-0,71 ; -0,21] |
| <i>Carex umbrosa</i>              | -0,30    | [-0,67 ; 0,21]  | -0,10   | [-0,45 ; 0,21]  | 0,38       | [-0,05 ; 0,76]  |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>      | -0,25    | [-0,66 ; 0,22]  | -0,14   | [-0,54 ; 0,18]  | 0,34       | [-0,11 ; 0,75]  |
| Fétuques à feuilles fines         | -0,08    | [-0,65 ; 0,44]  | -0,11   | [-0,66 ; 0,40]  | 0,09       | [-0,38 ; 0,53]  |
| <i>Molinia caerulea</i>           | 0,52 *   | [0,09 ; 0,81]   | 0,52 *  | [0,06 ; 0,80]   | -0,48 *    | [-0,73 ; -0,09] |

## 2. Structure de la parcelle

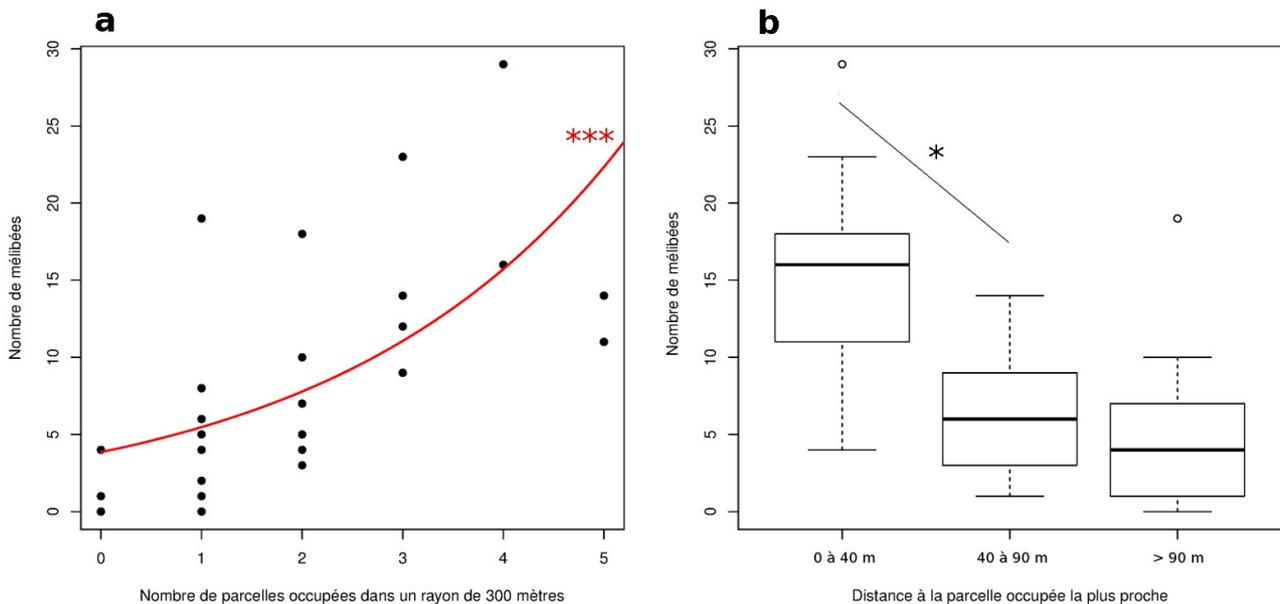
La taille des parcelles échantillonnées allait de 0,4 à 6,0 ha, et, sans surprise, l'effectif du mélibée augmente significativement avec cette variable ( $F_{1, 25} = 4,30$  ;  $p = 0,049$ ). Toutefois, ce facteur est faiblement significatif et ne permettrait d'expliquer que 15,7 % de la variation du nombre d'individus par parcelle. Le nombre de mélibées par parcelle augmentent plus significativement avec le périmètre ( $F_{1, 25} = 11,76$  ;  $p = 0,002$ ), qui expliquerait aussi une part de variation plus importante avec un pseudo- $R^2$  de 33,3 %. Mieux encore, la longueur de la lisière forestière a un effet très significatif ( $F_{1, 25} = 20,36$  ;  $p < 0,001$ ). Elle permettrait d'expliquer 46,6 % de la variation du nombre de mélibées par parcelle. La corrélation est positives entre l'effectif et chacun des facteurs précédents, comme l'illustre la Figure 4 pour la longueur de la lisière. En revanche, le rapport entre la longueur de la lisière et le périmètre n'a pas d'effet significatif ( $F_{1, 25} = 3,78$  ;  $p = 0,063$ ), mais sa moyenne de 81 % ( $\pm 20$  %) indique que les parcelles étudiées étaient majoritairement cloisonnées par des boisements. Le pourcentage de boisement variait de 1 à 27 % entre parcelles (moyenne de 10 %). Toutefois, aucune effet significatif sur l'effectif du papillon n'a été trouvé ( $F_{1, 25} = 3,7 \cdot 10^{-3}$  ;  $p = 0,95$ ).



**Figure 4.** Evolution du nombre de mélibées par parcelle avec la longueur de la lisière (en mètres) et courbe de corrélation obtenue par une régression de Poisson ( $p < 0,001$ ).

### 3. Structure du paysage

Les analyses à l'échelle du paysage ont permis de montrer que le nombre de parcelles occupées connectées à une parcelle influe significativement sur le nombre d'individus ( $F_{1,25} = 4,85$  ;  $p = 0,037$ ). Ainsi, plus une parcelle est connectée à d'autres parcelles occupées par l'espèce, plus le mélibée tend à être abondant dans cette parcelle. Cette mesure de la connectivité expliquerait 16,7 % de la variation du nombre d'individus par parcelle. De plus, l'abondance augmente significativement avec le nombre de parcelles occupées dans un rayon d'un kilomètre ( $F_{1,25} = 10,33$  ;  $p = 0,004$  ; pseudo- $R^2 = 28,9\%$ ) et l'est encore plus avec le nombre parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres ( $F_{1,25} = 16,31$  ;  $p < 0,001$ ). Cette dernière variable expliquerait 40,7 % de la variation du nombre de mélibées par parcelle (Figure 5a). D'autre part, la distance à la parcelle la plus proche possède aussi un effet significatif ( $F_{2,24} = 5,58$  ;  $p = 0,01$  ; pseudo- $R^2 = 31,5\%$ ). La Figure 5b, illustrant le résultat de ce dernier test, précise qu'il y a significativement plus de mélibées pour une distance de 0 à 40 mètres que pour une distance supérieure à 40 mètres.



**Figure 5.** Nombre moyen de mélibées par parcelle en fonction : (a) du nombre de parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres, (b) de la distance à la parcelle la plus proche occupée par l'espèce (en mètres) et erreurs types associées. Valeur de  $p$  :  $< 0,05$  (\*),  $< 0,01$  (\*\*),  $< 0,001$  (\*\*\*)

#### 4. Modèle retenu

A partir de toutes les variables explicatives précédemment présentées et ayant un effet significatif sur le nombre de mélibées, une comparaison de modèles a permis de retenir le modèle expliquant le mieux la variation du nombre de mélibées par parcelle. Il permettrait d'expliquer une part significative de 74,8 % de cette variation ( $F_{4,22} = 16,80$  ;  $p < 0,001$ ) :

$$\ln(Y) = -4,80 + 8,95.10^{-4}*X_1 + 1,20*X_2 + 8,77.10^{-2}*X_3 + 8,27.10^{-2}*X_4$$

où Y : nombre de mélibées par parcelle  
X<sub>1</sub> : longueur de la lisière  
X<sub>2</sub> : richesse en humus  
X<sub>3</sub> : nombre de parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres  
X<sub>4</sub> : nombre de parcelles occupées dans un rayon d'1 kilomètre

#### À l'échelle des transects

A cette nouvelle échelle, les comptages ont été réalisés sur 109 transects au total. Le nombre d'individus compté par transect a été en moyenne de 3 individus. Ce nombre variait de 0 à 17 individus et aucun individu n'a été rencontré sur 23 transects. La densité moyenne de mélibées par transect était de 0,41 ( $\pm 0,38$ ) individus / 60 m<sup>2</sup>, avec un maximum d'1,70 individus / 60 m<sup>2</sup>.

##### 1. Composition des transects

Comme précédemment, ce sont uniquement les pourcentages de recouvrement de *Carex pulicaris* et de *Carex panicea* qui influent significativement sur la densité de mélibées par transect (Tableau 4). Le recouvrement de la première espèce permettrait d'expliquer une part de 14,0 % de la variation de la densité de mélibées ( $F_{1,107} = 19,26$  ;  $p < 0,001$  ;  $\beta_1 = 0,07$  ; IC 95 % = [0,04 ; 0,10]), tandis que la seconde en expliquerait seulement 4,3 % ( $F_{1,107} = 5,13$  ;  $p = 0,025$  ;  $\beta_1 = 0,04$  ; IC 95 % = [0,01 ; 0,07]). La densité du papillon augmente également avec le recouvrement de chacune de ces deux plantes nourricières potentielles.

**Tableau 4.** Résultats des régressions de Poisson réalisées entre la densité de mélibées par transect et le pourcentage de recouvrement de chaque plante nourricière potentielle. Les fétuques filiformes regroupent *Festuca filiformis*, *Festuca rubra* et *Festuca nigrescens*. F du test de Fisher, degrés de liberté, coefficient de la variable « recouvrement » et intervalle de confiance à 95 % associé, valeur de p (\* : significatif ; \*\*\* : très significatif).

| Plantes nourricières potentielles | F     | ddl      | p           |
|-----------------------------------|-------|----------|-------------|
| <i>Carex davalliana</i>           | 2,65  | 1 et 107 | 0,11        |
| <i>Carex flacca</i>               | 0,94  | 1 et 107 | 0,34        |
| <i>Carex hostiana</i>             | 2,46  | 1 et 107 | 0,12        |
| <i>Carex panicea</i>              | 5,13  | 1 et 107 | 0,025 *     |
| <i>Carex pulicaris</i>            | 19,26 | 1 et 107 | < 0,001 *** |
| <i>Carex umbrosa</i>              | 0,56  | 1 et 107 | 0,46        |
| <i>Dactylis glomerata</i>         | 0,61  | 1 et 107 | 0,44        |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>      | 0,39  | 1 et 107 | 0,53        |
| Fétuques à feuilles fines         | 0,10  | 1 et 107 | 0,75        |
| <i>Molinia caerulea</i>           | 1,81  | 1 et 107 | 0,18        |

## 2. Structure du transect

Concernant la structure de l'habitat, ni la hauteur ( $F_{3, 105} = 0,81$  ;  $p = 0,49$ ) et ni le profil de la lisière ( $F_{3, 105} = 1,36$  ;  $p = 0,26$ ) n'ont d'effet significatif sur la densité de mélibées. En revanche, la distance à la lisière en possède un mais n'expliquerait qu'une part de 4,5 % de la variation de la densité du papillon ( $F_{1, 107} = 5,43$  ;  $p = 0,02$ ). Plus la distance à la lisière augmente, plus la densité de mélibées sur le transect diminue.

## 3. Modèle retenu

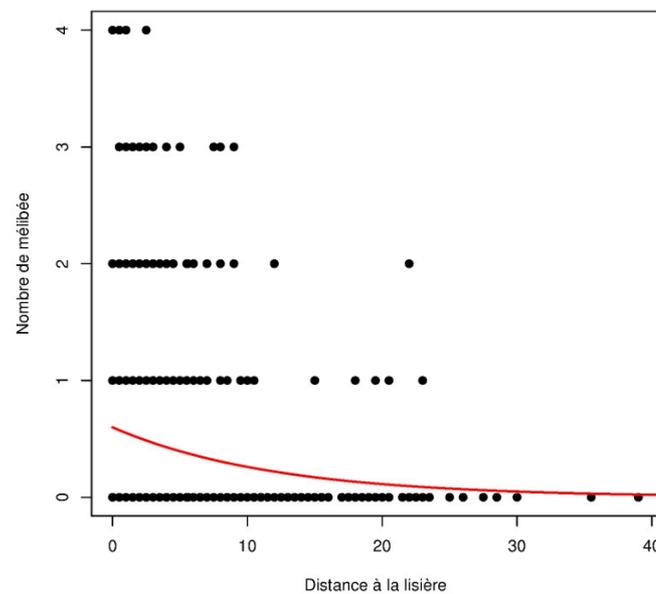
Parallèlement, l'appartenance d'un transect à une parcelle joue un rôle très important puisqu'elle expliquerait 49,8 % de la variation de la densité de mélibées ( $F_{26, 82} = 3,22$  ;  $p < 0,001$ ). Toutefois, le modèle retenu à l'échelle du transect intègre le recouvrement de *Carex pulicaris* en interaction avec la variable précédente. Ce modèle expliquerait une part de 72,2 % de la variation de la densité de mélibées par transect ( $F_{51, 57} = 3,21$  ;  $p < 0,001$ ).

### À l'échelle des segments de 10 mètres

Au total, 711 segments ont été échantillonnés avec une moyenne de 0,42 ( $\pm 0,75$ ) individus, un minimum de 0 individus et un maximum de 4 individus par segment. Un effet

significatif de la parcelle a été trouvé ( $F_{26, 684} = 4,39$  ;  $p < 0,001$  ; pseudo- $R^2 = 17,4$  %), ainsi qu'un effet significatif du transect ( $F_{108, 602} = 2,80$  ;  $p < 0,001$  ; pseudo- $R^2 = 34,2$  %). Cependant, la variable « parcelle » n'apporte pas plus d'information que la variable « transect ».

La hauteur de la végétation n'influe pas significativement sur le nombre de mélibées ( $F_{4, 706} = 1,88$  ;  $p = 0,11$ ). Toutefois, la présence d'arbres ou arbustes a un effet significatif ( $F_{1, 709} = 12,63$  ;  $p < 0,001$  ; pseudo- $R^2 = 2,2$  %). Il y a en effet presque deux fois plus de mélibées dans les segments où des arbres ou des arbustes sont présents. La distance à la lisière possède également un effet très significatif ( $F_{1, 709} = 26,04$  ;  $p < 0,001$  ; pseudo- $R^2 = 4,3$  %). Tout comme à l'échelle du transect, le nombre d'individus diminue quand la distance à la lisière augmente (Fig. 7). Le modèle qui a été retenu à l'échelle des segments permet d'expliquer 37,0 % de la variation du nombre d'individus par segment ( $F_{1, 709} = 2,97$  ;  $p < 0,001$ ). Il intègre les variables « transects », « distance à la lisière » et « présence d'arbres ou arbustes » sans interaction.



**Figure 7.** Evolution du nombre de mélibées par segment avec la distance à la lisière (en mètres) et courbe de corrélation obtenue par une régression de Poisson ( $p < 0,001$ ).

## Discussion

### *Impact de l'isolement et de la connectivité*

Un effet important de la structure du paysage sur les effectifs de mélibée par parcelle a été trouvé. Premièrement, les effectifs décroissent avec l'augmentation de la distance à la parcelle la plus proche. Ce résultat montre l'effet négatif de l'isolement par la distance sur les populations de mélibée. En effet, plus une parcelle occupée par l'espèce est isolée, plus les échanges d'individus avec d'autres parcelles occupées sont rares et plus la dérive génétique et la consanguinité augmente. Cette dernière est, à travers la perte de variabilité génétique et la fixation d'allèles délétères, néfaste pour la persistance à long terme d'une population (Frankham, 1995). L'isolement est d'autant plus problématique que ce papillon disperse peu et sur de courtes distances. C'est d'ailleurs ce que montre la Figure 5b illustrant ce résultat : le nombre d'individus relevés dans une parcelle éloignée de moins de 40 mètres d'une autre parcelle occupée est en moyenne plus de deux fois plus élevé que ceux relevés dans des parcelles plus isolées (éloignement de 40 à 90 mètres et de plus de 90 mètres). L'effet significatif du nombre de parcelles occupées par l'espèce dans un rayon d'un kilomètre ou de 300 mètres vient préciser l'importance du nombre de populations avec lesquelles les échanges sont possibles. Ainsi, plus il y a de parcelles occupées dans le rayon de dispersion maximal de l'espèce, plus l'effectif augmente. Cette augmentation peut être expliquée par des flux d'individus entre parcelles plus importants et diversifiés. La corrélation plus forte avec le nombre de parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres est à mettre en relation avec la faible capacité de dispersion du papillon. Les échanges étant bien plus fréquents avec des parcelles plus proches, l'augmentation du nombre de parcelles dans un rayon de 300 mètres est hautement plus favorable que dans un rayon d'un kilomètre. Cette espèce suit très probablement le modèle de dispersion « stepping-stone » à deux dimensions signifiant que la majorité des échanges ont lieu entre parcelles voisines et que c'est de proche en proche que les échanges de gènes ont lieu à plus grande échelle (Cassel & Tammaru, 2003)). Secondement, les analyses ont montré que plus il y a de parcelles occupées de connectées, plus le nombre d'individus est élevé. Ainsi, les effectifs augmentent avec la connectivité. Ce dernier résultat souligne l'importance des corridors biologiques connectant des parcelles proches entre elles, un réseau de corridors facilitant les déplacements des papillons (Delattre et al., 2013) et donc les échanges. Toutefois, la distance entre parcelles déterminerait l'efficacité des corridors (Haddad, 2001).

Les pseudo- $R^2$  relativement élevés accompagnant ces différentes variables (de l'ordre de 40 % pour l'une d'elles) confirment l'effet important de l'isolement sur les effectifs de mélibées par parcelle. La Figure 5a illustrant la forte corrélation positive entre le nombre de mélibées et le nombre de parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres témoigne aussi du caractère fragmenté de l'habitat de ce papillon. En effet, près de la moitié des parcelles étudiées possède moins de deux parcelles occupées dans un rayon de 300 mètres. Toutefois, l'isolement n'est pas la seule conséquence de la fragmentation. La taille des parcelles d'habitat du mélibée est aussi réduite par ce phénomène, et une taille de parcelle réduite limite celle de la population. Malgré tout, dans cette étude la corrélation est faible et la taille de la parcelle explique une part de variation du nombre de mélibées bien plus faible que l'isolement.

Cette première série de résultats est en accord avec ce qui était attendu, car mes stations de ce papillon fonctionneraient effectivement en métapopulations dans le massif du Jura. Des résultats similaires ont été obtenus dans d'autres pays d'Europe. Kaikkonen (2010) a en effet pu montrer une corrélation négative entre l'abondance et la distance à la parcelle occupée la plus proche, mais aussi une corrélation positive avec la moyenne de l'abondance des trois parcelles les plus proches. Cassel-Lundhagen et al. (2008) suggèrent que les grandes populations agiraient comme des sources pour les petites populations satellites. L'importance du maintien d'un réseau de parcelles interconnectées apparaît ainsi primordial pour la persistance de l'espèce à long terme.

#### *Influence de la structure de l'habitat à travers la lisière*

La taille de la parcelle, le périmètre et la longueur de la lisière ont tous les trois un effet significatif sur le nombre d'individus. Le périmètre est évidemment lié à la taille de la parcelle mais explique bien mieux la variation du nombre de mélibées que cette dernière. Cela laisse supposer que derrière le périmètre il y a autre chose que l'effet de la taille d'échantillonnage. La longueur de la lisière, qui expliquerait plus de 46 % de la variation du nombre de mélibée par parcelle, vient préciser que c'est la partie boisée du périmètre qui serait vraisemblablement favorable au papillon. Des hypothèses variées peuvent être émises pour expliquer ce résultat. Endrestol et Bengtson (2012) indiquent qu'en Scandinavie une des caractéristiques de l'habitat du mélibée est d'être protégé du vent par des zones boisées et que l'espèce évite les sites trop exposés au vent. Le vol mou et court de ce papillon est en effet mal adapté au vent, mais il est improbable qu'il le soit au point d'être impacté par des différences de longueur de lisière aussi faibles. De plus, le fait que la fermeture de la parcelle (le rapport de

la longueur totale de lisière sur le périmètre) n'ait pas d'effet significatif confirme que cette explication n'est pas pertinente. L'hypothèse de ressources liées aux lisières semblent plus probable. Elles peuvent concerner les différents stades du cycle de vie de cette espèce. Par exemple, les plantes nourricières de la chenille pourraient être plus abondantes vers les lisières et les arbustes pourraient servir de support à la chrysalide. Les imagos pourraient y trouver davantage de sources de nectar. Toutefois, l'espèce ne butinerait peu et aucune corrélation entre la quantité d'une fleur fréquemment butinée et l'abondance du papillon n'a pas été trouvée dans une autre étude (Cassel-Lundhagen, 2004). Selon Binzenhöfer et al. (2005), les lisières et les arbustes sont utilisés par les adultes pour les bains de soleil et les comportements territoriaux. La recherche de partenaires aurait justement lieu le long des lisières (Cassel-Lundhagen, 2004). Il est possible également que les adultes ou les chenilles recherchent un microclimat particulier à proximité des arbres (Kratochwil, 1989). Il pourrait s'agir d'une situation plus fraîche ou plus ombragée. L'étude de la hauteur et du profil de la lisière n'a pas permis de préciser quoique soit, ces derniers n'ayant aucun effet significatif sur la densité de mélibées.

L'effet négatif de la distance à la lisière sur le nombre et la densité d'individus observé à l'échelle des transects et des segments, ainsi que le nombre moyen d'individus significativement plus élevés en présence d'arbres ou d'arbustes, viennent confirmer la préférence nette des adultes pour les lisières et plus généralement pour la proximité d'arbres et d'arbustes. Cependant, le pourcentage de boisement ne semble pas avoir d'effet sur le nombre d'individus par parcelle. Il est possible que cette variable décrive à la fois un effet positif, correspondant à ce qui a été expliqué précédemment, et un effet négatif lié à l'augmentation du boisement. L'ourlification du milieu se traduisant par une modification de la communauté végétale, elle pourrait défavoriser les plantes nourricières de la chenille et donc le papillon. Si cela se confirmait, l'optimum serait une parcelle ni trop boisée, ni trop ouverte ; ce qui correspond justement au profil d'habitat type de l'espèce souvent décrit (Cassel et al., 2001 ; Endrestol & Bengtson, 2012 ; Kratochwil, 1989).

### *Rôle de la composition de l'habitat*

Les relevés phytosociologiques ont confirmé dans les stations étudiées l'exclusivité de l'espèce aux associations végétales du *Molinion*, dont la grande majorité correspond au *Ranunculo polyanthemoides – Molinietum caeruleae*. Cependant, bien que la structure de l'habitat décrite en Allemagne et en Scandinavie soit très similaire, la communauté végétale

semble différente. Malgré tout, Kratochwil (1989) indique que cette espèce se concentre dans une certaine association de plantes en Allemagne, sans apporter davantage de précisions. Plus étonnant encore, le mélibée ne voudrait pas ou ne serait pas capable de se déplacer au-delà de ses habitats favorables (Berglind, 2010). Une telle spécificité pour une association végétale doit pouvoir être expliquée par les plantes nourricières de la chenille. L'analyse des pourcentages de recouvrement des plantes nourricières potentielles a été concluante en ce sens. En premier lieu, le recouvrement de la molinie (*Molinia caerulea*) n'est pas corrélée à l'abondance du papillon, ni à l'échelle du transect, ni à l'échelle de la parcelle. Cette espèce structurante et dominante des stations de mélibée dans le massif du Jura était suspectée d'être la plante nourricière principale, mais des prospections de chenilles (infructueuses) réalisées au début du printemps ont permis de voir que cette plante était incompatible avec le cycle de développement larvaire. En effet, après une phase d'hivernation, la chenille recommence à s'alimenter à la fin de l'hiver. Hors, à cette période de l'année les feuilles de molinie de l'année passée sont sèches et les nouvelles se développent plus tardivement. La chenille doit donc dépendre de *Poaceae* et/ou de *Cyperaceae* se développant précocement ou restant vertes toute l'année, comme certaines fétuques et certaines laïches (Wagner, 2014). Les corrélations positives significatives observées entre l'abondance du mélibée et les pourcentages de recouvrement de *Carex pulicaris* et de *Carex panicea* laissent penser qu'il s'agirait des plantes nourricières principales. Leur développement précoce et leur abondance dans les milieux fréquentés par le papillon en font de bons candidats. Ce sont de plus des plantes assez typiques des moliniaies (Ferrez, 2011), ce qui expliquerait en partie pourquoi ce papillon apparaît inféodé à ces milieux dans le massif du Jura. D'autre part, *Carex panicea* a été relevé dans toutes les parcelles et *Carex pulicaris* était absent d'une seule parcelle qui correspond justement à l'une des deux parcelles où le mélibée n'a pas été observé (Fig. 2a). Le recouvrement de cette dernière plante explique aussi bien mieux la variation du nombre de mélibées. De plus, la Figure 2b décrivant la relation entre l'abondance du mélibée et celle de *Carex pulicaris* peut correspondre à ce qui serait attendu s'il s'agissait bien de la plante nourricière principale. En effet, les plantes nourricières étant la ressource principale des papillons (Dennis et al., 2006), l'abondance d'un papillon augmente nécessairement avec celle de ses plantes nourricières jusqu'à un certain seuil, où cette ressource n'est plus considérée comme limitante. L'abondance des plantes nourricières est d'autant plus importante dans le cas où les femelles de mélibée pondent sans préférence sur la végétation herbacée, c'est à dire pas spécifiquement sur les plantes nourricières. Les chances qu'une chenille parvienne à trouver de quoi se nourrir augmenteraient alors avec l'abondance des plantes nourricières.

*Carex pulicaris* semblerait donc correspondre à la plante nourricière principale du mélibée, ou du moins à une plante nourricière importante. Toutefois, un élevage ou des prospections de chenilles au début du printemps (éventuellement nocturnes) sont nécessaires pour confirmer qu'il s'agit à minima de l'une des plantes nourricières. Ce résultat apparaît en tout cas original pour la recherche sur l'écologie du mélibée, car aucune autre étude ne semble avoir montré de lien significatif entre une plante nourricière potentielle et ce papillon.

La plupart des valeurs écologiques moyennes de Landolt ont un effet significatif et marqué sur le nombre de mélibées par parcelle. Ils ont permis de donner une idée des caractéristiques abiotiques optimales pour le mélibée à travers l'étude de la communauté végétale. Ainsi, un sol humide à très humide, très riche en matière organique, mais pauvre en nutriments, une situation lumineuse mais pouvant être un peu ombragée et un climat intermédiaire ni trop continental ni trop océanique seraient préférés par ce papillon. Ces valeurs moyennes ayant été obtenues par l'intermédiaire de relevés de végétation, ils traduisent probablement les préférences abiotiques des plantes nourricières, bien que l'humidité du sol, la luminosité et le climat peuvent influencer sur le cycle de vie d'un papillon (Berglund, 2010 ; Dennis et al., 2006 ; Wilson & Maclean, 2011). Ces valeurs optimales correspondent d'ailleurs exactement aux valeurs écologiques de *Carex pulicaris* et de *C. hostiana*, et sont très proches de celles de *C. panicea* et de *C. davalliana*. Celles des plantes nourricières potentielles restantes sont nettement différentes (Landolt, 1977). Les corrélations réalisées entre les pourcentages de recouvrement de chaque plante nourricière et les valeurs d'humidité, d'humus et de nutriments semblent confirmer indirectement que *C. pulicaris*, *C. panicea* et *Molinia caerulea* sont caractéristiques de l'habitat du mélibée. A l'inverse, un recouvrement important de *C. flacca* apparaîtrait défavorable. Les moliniaies à petits *Carex* de bas-marais (*C. pulicaris* et *C. panicea*) seraient donc plus favorables que les moliniaies plus sèches où *C. flacca* est notamment mieux représenté.

#### *Exigences écologiques et mesures de conservation*

L'ensemble des résultats significatifs ont permis d'établir un modèle traduisant bien les exigences écologiques du mélibée, puisque le pseudo-R<sup>2</sup> calculé est de plus de 74 %. Ce modèle contient la longueur de la lisière, la valeur d'humus (selon Landolt), le nombre de parcelles occupées dans un rayon de 300 mètre et celui dans un rayon d'un kilomètre. Il intègre au travers de la longueur de la lisière l'effet de la taille de la parcelle et vraisemblablement celui d'une ressource liée aux lisières, comme expliqué précédemment.

Les nombres de parcelles occupées dans les rayons de dispersions maximales des mâles (1 km) et des femelles (300 m) sont une mesure de l'isolement, et la richesse en humus montrerait indirectement l'effet de la ou des plantes nourricières principales de l'espèce, avec une forte suspicion pour *Carex pulicaris*. Ainsi, le modèle retenu synthétise à la fois l'impact de la structure du paysage, de la structure de l'habitat et de sa composition, et précise que ces facteurs sont complémentaires. Dans le cas contraire, le modèle retenu ne contiendrait qu'une ou deux variable(s) explicative(s), car l'ajout de variables supplémentaires n'apporterait pas plus d'information. Par ailleurs, le rôle fort de la structure du paysage souligne l'importance de ne pas se focaliser qu'à l'échelle de l'habitat dans la conservation de cette espèce. Le maintien d'un réseau de parcelles favorables, proches et si possible interconnectées par des corridors semble en effet primordial pour la persistance de l'espèce à long terme. Endrestol & Bengtson (2012) préconisent le maintien dans un rayon d'un kilomètre autour d'une station d'au moins 4 parcelles habitées d'une surface d'au moins 0,5 ha et non séparées par des barrières naturelles ou artificielles. Dans un rayon de 300 mètres, trois parcelles sembleraient suffisantes (Fig. 5a). L'interconnexion est toutefois indispensable puisque même les populations séparées de moins de 300 mètres peuvent manquer de flux de gènes entrants quand des corridors sont absents (Cassel et al., 2001). D'autre part, le nombre minimal nécessaire de parcelles occupées interconnectées dépend de leur taille car les petites populations ont davantage besoin de flux de gènes pour contrer les effets néfastes de la dérive génétique et de la consanguinité. Finalement, dans une optique de conservation de l'espèce, le maintien et la création de corridors entre parcelles habitées ou favorables est préconisé.

Au sein des parcelles, il apparaît important de maintenir le milieu humide, d'une part d'après la corrélation avec la valeur écologique de Landolt (Fig. 3a) et d'autre part d'après les observations faites durant l'échantillonnage. En effet, les deux parcelles où l'espèce n'a pas été vue étaient nettement moins humides que les autres et la communauté végétale comprenait davantage d'espèce des milieux secs. Les valeurs d'humidité de ces deux parcelles étaient d'ailleurs les plus basses de la série. La pauvreté en nutriments et la richesse en matière organique seraient également des caractéristiques du sol à préserver autant que possible. Cependant, la dynamique naturelle conduit inévitablement à l'envahissement par la molinie et au boisement si aucun entretien n'est réalisé (Collober, 2012). La gestion nécessaire doit donc respecter le plus possible ces caractéristiques du sol. Une fauche tardive raisonnée avec export des chaumes semble ainsi être l'entretien le plus favorable au mélibée car elle ne fertilise pas le milieu. A défaut, un pâturage modéré et ayant un impact le plus faible possible sur les caractéristiques du sol peut être employé (Endrestol & Bengtson, 2012). En attendant de

confirmer la ou les plantes nourricières, il conviendrait d'essayer de préserver également les petites laïches (notamment *Carex pulicaris* et *C. panicea*). La régulation de la molinie par la fauche ou le pâturage laisse plus d'espace autres espèces de la communauté végétale (Jones, 1967) et pourrait profiter à ces espèces. Malgré tout, le maintien de boisement en périphérie et à l'intérieur des parcelles semble nécessaire, probablement parce qu'il augmente la disponibilité d'une ressource (recherche de partenaires, abris, sources de nectar, plantes nourricières) et/ou offre des caractéristiques microclimatiques exigées. Comme le faisait remarquer Endrestol & Bengtson (2012), le mélibée semble donc favorisé par un équilibre entre l'entretien et la dynamique naturel du milieu difficile à maintenir dans le temps.

## **Remerciements**

Je remercie grandement l'équipe du Conservatoire botanique national de Franche-Comté – Observatoire régional des invertébrés de m'avoir proposé ce sujet de stage, accueilli et donné de leur temps pour des conseils, des avis ou des précisions. Je remercie plus particulièrement Catherine DUFLO et Rémi COLLAUD de m'avoir encadré durant ces 5 mois de stage et de s'être rendu disponible pour me conseiller, m'aider à la réalisation du protocole et de l'échantillonnage.

Merci à tous les salariés et les bénévoles ayant contribué aux prospections, comptages et caractérisations d'habitat. Merci également au camp militaire du Valdahon pour nous avoir accueilli, permis de réaliser des prospections et accompagné durant deux jours.

# Annexes

Annexe 1. Fiche de terrain utilisée durant l'échantillonnage.

## Protocole de prospections mélibée 2014 Fiche de terrain

Identifier la parcelle, indiquer la date et préciser les conditions météorologiques : température (optionnel), force du vent (nul, faible ou fort) et nébulosité (absence, peu ou beaucoup de nuages).

|                         |  |
|-------------------------|--|
| Commune                 |  |
| Observateur (structure) |  |
| Lieu-dit                |  |
| N° de la parcelle       |  |
| Date                    |  |

|             |  |
|-------------|--|
| Température |  |
| Vent        |  |
| Nébulosité  |  |

### Composition de la parcelle prospectée (optionnel)

Cocher au mieux tous les éléments visibles présents à l'intérieur de la parcelle (polygone dessiné sur l'orthophoto jointe).

- Prairie à Molinie
  - Touradons de Molinie
  
- Formations arbustives de feuillus
  - Haies
  - Saule
  - Bosquets
  - Bourdaine
  - Autres (préciser) :
  
- Résineux
  - < 2 m
  - Epicéa
  - 2-5 m
  - Autres (préciser) :
  - > 5 m
  
- Bas marais
- Cariçaie
- Mégaphorbiae
  
- Pelouses

#### Atteintes :

- Drains
- Plan d'eau
- Plantations
- Autres (préciser) :

#### Entretien de la parcelle :

- Pâturage
- Fauche
- Néant
- Inconnue
- Autres (préciser) :

#### Plantes nourricières potentielles observées :

- Molinie (*Molinia caerulea*)
- Canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*)
- Fétuque (*Festuca* sp.)
- Dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*)
- Calamagrostis* sp.

Numéro du transect :

## 1 – Recherche et comptage de mélibée

 Prendre une photo d'ensemble du transect en début et fin de parcours.

**Pointer** les individus rencontrés sur le schéma ci-dessous représentant le transect de 100 m à parcourir divisé en segments de 10 m ou les localiser par GPS.

Optionnel : Indiquer sur le transect d'éventuelles observations de comportement de **butinage** (par un B) ou de **ponte** (par un P). En cas de butinage, préciser si possible l'espèce ou joindre une photo de la fleur (avec un nom de fichier de la forme `fleur_code-station_transect_segment.jpg`, par ex : fleur\_46\_1\_10-20m.jpg pour le segment 10-20 m du transect 1 de la station 46).



Nombre total de mélibées observés :

Pointage GPS :    oui    /    non

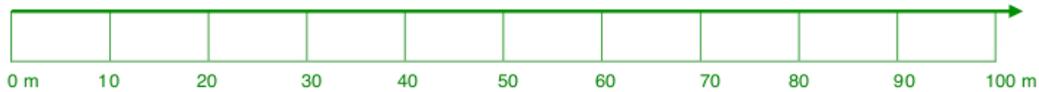
## 2 – Organisation de la végétation dans le transect (optionnel)

Noter dans les cases ci-dessous pour chaque segment de 10 m la **hauteur moyenne de la végétation** :

(1) < 0,5 m            (2) 0,5-1 m            (3) 1-1,5 m            (4) 1,5-2 m            (5) > 2 m

Ainsi que le **type de végétation** :

(h) herbacée            (ha) herbacée et arbustes            (a) arbustes            (aA) arbustes et arbres            (A) arbres



Ex : dans le cas d'une végétation herbacée d'une hauteur moyenne < 0,5 m au sein du segment 0-10 m, indiquer 1 h dans la première case du schéma.

## 3 – Lisière (optionnel)

Caractériser la lisière la plus proche du transect par sa hauteur moyenne et son profil. Entourer les bonnes valeurs :

|                          |   |   |   |        |
|--------------------------|---|---|---|--------|
| <b>Hauteur moyenne :</b> | 0 à 2 m   | 2 à 5 m   | 5 à 10 m  | > 10 m |
| <b>Profil :</b>          | <br>lisière étagée | <br>lisière en P | <br>lisière en L |        |

## 4 – Pente (optionnel)

Préciser au niveau du transect la pente du terrain et son exposition (points cardinaux) si elle est non nulle :

nulle            faible            forte            → Exposition :

## Bibliographie

**Balmford, A. & Bond, W.** 2005. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, **8**, 1218–1234.

**Barret, S. C. H. & Kohn, J. R.** 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implication for conservation. In: *Genetics and conservation in plants* (Ed. By D. A. Falk & K. E. Holsinger), pp. 3-30. New York : Oxford University Press.

**Baudière, A. & Serve, L.** 1975. Les groupements végétaux du Pla de Gorra-Blanc (massif du Puigmal, Pyrénées Orientales). Essai d'interprétation phytosociologique et phytogéographique. *Nat. Monsp.*, **25**, 5-21.

**Bensettiti, F., Boulet, V., Chavaudret-Laborie, C. & Deniaud, J.** 2005. *Cahiers d'habitats Natura 2000 : Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 4 : Habitats agropastoraux*. Paris : La Documentation française.

**Berglind, S.-A.** 2010. *Coenonympha hero* Linné 1761, Scarce Heath. *Species fact sheet*. Uppsala : SLU.

**Bernard, P.** 1994. *Les Zones humides : Rapports d'évaluation*. Paris: La Documentation française.

**Binzenhöfer, B., Schröder, B., Strauss, B., Biedermann, R. & Settele, J.** 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation*, **126** (2), 247-259.

**Botta-Dukat, Z., Chytrý, M., Hajkova, P. & Havlova, M.** 2005. Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe. *Česká botanická společnost*, **77**, 89-111.

**Brinson, M. M. & Malvarez, A. I.** 2002. Temperate freshwater wetlands : types, status, and threats. *Environmental Conservation*, **29**, 115-133.

**Burkey, T. V.** 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos*, **55**, 75-81.

**Cassel, A. & Tammaru, T.** 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero* : Lepidoptera, Nymphalidae) : Implications for conservation. *Conservation Genetics*, **4**, 83-93.

**Cassel, A., Windig, J., Nylin, S. & Wiklund, C.** 2001. Effects of population size and food stress on fitness-related characters in the scarce heath, a rare butterfly in western Europe. *Conservation Biology*, **15** (6), 1667-1673.

**Cassel-Lundhagen, A.** 2004. Igenväxning och isolering hotar den bruna gräsfjärilen (*Coenonympha hero*) i jordbrukslandskapet. *Entomologisk Tidsskrift*, **125** (4), 173-179.

**Cassel-Lundhagen, A. & Sjögren-Gulve, P.** 2007. Limited dispersal by the rare scarce heath butterfly – potential consequences for population persistence. *Journal of Insect Conservation*, **11**, 113-121.

**Cassel-Lundhagen, A., Sjögren-Gulve, P. & Berglind, S.-A.** 2008. Effects of patch characteristics and isolation on relative abundance of the scarce heath butterfly *Coenonympha hero* (Nymphalidae). *Journal of Insect Conservation*, **12** (5), 477-482.

**Collober, O.** 2012. *Prairie oligotrophe à Molinie*. Fontaine-le-Comte : Poitou Charente Nature.

**Delattre, T., Vernon, P. & Burel, F.** 2013. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **166**, 102-109.

**Dennis, R. L. H., Shreeve, T. G. & van Dyck, H.** 2006. Habitats and resources : the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 1943-1966.

**Dover, J. & Settele, J.** 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement : a review. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 3-27.

**Endrestol, A. & Bengtson, R.** 2012. *Faglig grunnlag for handlingsplan for heroringvinge Coenonympha hero*. Norsk institutt for naturforskning (NINA). NINA Rapport 892. 33p.

**Fahrig, L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, **61**, 603-610.

**Ferrez, Y.** 2011. Contribution à la connaissance des prairies humides oligotrophes (*Molinion caeruleae* Koch 1926) de Franche-Comté. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France*, **9**, 9-24.

**Ferrez, Y., Bailly, G., Beaufils, T., Collaud, R., Caillet, M., Fernez, T., Gillet, F., Guyonneau, J., Hennequin, C., Royer, J.-M., Schmitt, A., Vergon-Trivaudey, M.-J., Vadam, J.-C. & Vuillemenot, M.** 2011. Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France*, n° spécial, **1**, 1-282.

**Frankham, R.** 1995. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, **29**, 305-327.

**Haddad, N.** 2001. Corridor Length and Patch Colonization by a Butterfly, *Junonia coenia*. *Conservation Biology*, **14**, 738-745.

**Hooftman, D. A. P., van Kleunen, M. & Diemer, M.** 2003. Effects of habitat fragmentation on the fitness of two common wetland species, *Carex davalliana* and *Succisa pratensis*. *Oecologia*, **134**, 350-359.

**Jones, L. I.** 1967. *Studies on Hill Land in Wales*. Aberystwyth: Welsh Plant Breeding Station.

- Kaikkonen, J.** 2010. The importance of vegetation type, habitat patch size and isolation for the occurrence of scarce heath butterfly, *Coenonympha hero*, in the Värmland county. Ph.D. thesis, Karlstads University.
- Keddy, P. A.** 2010. *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kodandaramaiah, U. & Wahlberg, N.** 2009. Phylogeny and biogeography of *Coenonympha* butterflies (Nymphalidae : Satyrinae) – patterns of colonization in the Holarctic. *Systematic Entomology*, **34**, 315-323.
- Kratochwil, A.** 1989. Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany (Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera). *Spixiana*, **12**, 289-302.
- Lafranchis, T.** 2000. *Les papillons de jours de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Mèze : Collection Parthénope.
- Landolt, E.** 1977. *Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Zurich : Geobotanisches Institut der ETH Stiftung Rübel.
- Ortner, A. & Lechner, K.** 2008. Zur Situation des Wald-Wiesenvögelchens *Coenonympha hero* in Österreich (Lepidoptera, Satyrinae). *Beiträge zur Entomofaunistik*, **8**, 101-108.
- Örvössy, N., Korösi, A., Batary, P., Vozar, A. & Peregovits, L.** 2013. Potential metapopulation structure and the effects of habitat quality on population size of the endangered False Ringlet butterfly. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 537-547.
- Taylor, K., Rowland, A. P. & Jones, H. E.** 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology*, **89**, 126-144.
- Terrisse, J.** 2012. *Prairie humides*. Fontaine-le-Comte: Poitou Charente Nature.
- UICN France, MNHN, OPIE & SEF.** 2012. *Coenonympha hero*. In : *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Rhopalocères de France métropolitaine*. [http://inpn.mnhn.fr/espece/listerouge/FR/Rhopaloceres\\_Metropole\\_2012](http://inpn.mnhn.fr/espece/listerouge/FR/Rhopaloceres_Metropole_2012) (accessed March 2014).
- Vackar, D., Brink, B., Loh, J., Baillie, J. E. M. & Reyers, B.** 2012. Review of multispecies indices for monitoring human impacts on biodiversity. *Ecological Indicators*, **17**, 58-67.
- Vanden Berghen, C.** 1951. Les prairies à *Molinia* de Belgique. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, **83**, 373-403.
- van Swaay, C., Wynhoff, I., Verovnik, R., Wiemers, M., Lopez Munguira, M., Maes, D., Sasic, M., Verstrael, T., Warren, M. & Settele, J.** 2010. *Coenonympha hero*. In : *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2*. <http://www.iucnredlist.org/details/174391/1> (accessed March 2014)

**Wagner, W.** 2014. *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761). In : *Lepidoptera and their ecology*. [http://www.pyrgus.de/Coenonympha\\_hero\\_en.html](http://www.pyrgus.de/Coenonympha_hero_en.html) (accessed May 2014).

**Wilson, R. J. & Maclean, I. M. D.** 2011. Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *Journal of Insect Conservation*, **15**, 259-268.

**Young, A. G., Boyle, T. & Brown, T.** 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 413-418.

**Zedler, J. B. & Kercher, S.** 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources*, **30**, 39-74.



## Résumé

Le mélibée (*Coenonympha hero*) a vu sa répartition française fortement régresser durant les dernières décennies. Aujourd'hui en danger critique d'extinction, il n'existerait plus en France que dans le massif du Jura. Une étude a été conduite afin de préciser les exigences écologiques de ce papillon dans le massif du Jura. Trente parcelles d'habitat ont été sélectionnées aléatoirement parmi les stations connues. Les individus ont été comptés durant le pic de vol le long de transects et des variables caractérisant la composition de la communauté végétale, la structure de l'habitat et celle du paysage ont été relevées. Les données récoltées ont été analysées en réalisant des régressions de Poisson.

L'isolement a un effet négatif marqué, tandis que la connectivité semble accroître la taille des populations de mélibée. D'autre part, la longueur totale de la lisière est positivement corrélée au nombre d'individus par parcelle et l'espèce est plus fréquemment observée à proximité d'arbres ou d'arbustes. En revanche, le pourcentage de boisement de la parcelle n'a pas d'effet significatif. Il est suspecté qu'une ressource importante soit liée aux lisières mais que l'ourlification soit défavorable à l'espèce.

La totalité des stations étudiées étaient caractérisées par une communauté végétale appartenant au *Molinion*. Une corrélation forte et positive a été trouvée entre le nombre d'individus par parcelle et le recouvrement de *Carex pulicaris*. Par ailleurs, les moliniaies dominées par *Molinia caerulea*, *C. panicea* et *C. pulicaris* semblent caractéristiques de l'habitat du mélibée. Il est ainsi suspecté que *C. pulicaris* soit la plante nourricière principale de l'espèce.

Le maintien d'un réseau interconnecté de parcelles d'habitat occupées apparaît indispensable au maintien de l'espèce à long terme. Un entretien par la fauche tardive avec exportation des chaumes est préconisé pour limiter la fermeture du milieu tout en préservant les communautés à petits *Carex* caractéristiques de l'habitat du mélibée.