

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Rhopalocères et structure du paysage : un exemple  
d'analyse écologique appliquée à la protection de la  
nature

de M. Yves Gonseth

---

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL  
FACULTÉ DES SCIENCES

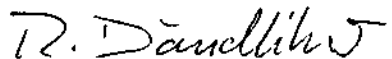
La Faculté des sciences de l'Université de  
Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

Messieurs W. Matthey, W. Geiger, J.-M. Gobat, J. Lhonoré  
(Le Mans) et de Mme F. Burel (Rennes)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 15 mars 1996

Le doyen:



R. Dändliker

# **RHOPALOCERES ET STRUCTURE DU PAYSAGE :**

## **Un exemple d'analyse écologique appliquée à la protection de la nature**

projet FNRS. 3.269-0.85

### Contenu :

- 1991 La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois. Un reflet partiel de la faune lépidopterologique jurassienne
- 1992 La faune des lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois
- Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental
- 1993 Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I. Les Milieux à maculinea nausthous (Bergstr.), Lep. Lycaenidae
- La faune des lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des lisières forestières du Jura neuchâtelois
- Les Lépidoptères diurnes (Lep., Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois
- 1994 La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des peloues sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois
- La faune des Lépidoptères diurne (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel II. Tourbières, prés à litières mégaphorbiées
- 1995 Système d'Information Géographique (SIG) et études taxonomiques : une première approche basée sur les Rhopalocères

# LA FAUNE DES RHOPALOCÈRES (LEPIDOPTERA) DU JURA NEUCHÂTELOIS, UN REFLET PARTIEL DE LA FAUNE LÉPIDOPTÉROLOGIQUE JURASSIENNE<sup>1</sup>

par

YVES GONSETH

AVEC 1 TABLEAU

---

## INTRODUCTION

Trois périodes distinctes ont jalonné l'«histoire» de l'étude de la faune des Lépidoptères du Jura neuchâtelois et de ses régions limitrophes. La première (1830-1913), euphorique, a été marquée par une activité intense, par la parution d'ouvrages fondamentaux et par la publication de notes intéressantes (COULERU 1879, DE ROUGEMONT 1904, FAVRE 1911, 1912). La seconde, très longue (1913-1977), est caractérisée par un recul très net de l'activité entomologique et par une extrême rareté de publications traitant de la faune régionale. La troisième (1977-1989), a été marquée par une reprise spectaculaire de cette activité, par l'accumulation de nombreuses données nouvelles et par la parution de publications importantes (GEIGER 1980, BRYNER 1984 notamment). Une partie des données fauniques qui nous ont permis d'écrire cet article ont en outre enrichi l'«Atlas de distribution des Papillons diurnes de Suisse» (GONSETH 1987).

Le but principal de ce texte est de présenter une synthèse des connaissances accumulées sur la faune des Lépidoptères diurnes du canton de Neuchâtel et de ses régions limitrophes (Jura bernois et canton du Jura) et d'esquisser une vue générale de la faune de l'Arc jurassien. Une liste systématique des articles parus sur ce sujet avant 1982 a déjà été publiée (GONSETH et GEIGER 1984, 1985).

## ORIGINE DES DONNÉES

Les données synthétiques présentées dans le tableau I sont le fruit de l'activité de nombreux entomologistes de la région. Pour le canton de Neuchâtel nous citerons, en plus de nos propres observations (11 882, rassemblées entre 1984 et 1989), celles de: J.-R. Berthod, R. Bryner, M. Burgat, C. Dufour, F. Gehringer,

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (FNRS N° 3.269-0.85).

W. Geiger, G. Haldimann, M. Kreis, C. Lavorel, W. Matthey et A. Schertenleib (650 en tout). Pour le Jura bernois, nous citerons les données de R. Bryner (1339), celles de J.-Cl. Gerber (126) et les quelques données que nous avons récoltées dans la région de Chasseral (146). Pour le canton du Jura, nous citerons, en plus de nos propres observations (674), celles de J.-Cl. Gerber (630) et celles de M. Joss (316), ces dernières ayant fait l'objet d'une publication récente (Joss 1984).

Les informations concernant la faune de l'Arc jurassien émanent des ouvrages de DE ROUGEMONT (1904), de la LSPN (1987) et de GONSETH (1987), des publications d'AUBERT (1953), de PROST et REAL (1987) et de BRYNER (1984), ainsi que d'un catalogue de DE ROUGEMONT annoté par Paul Favre pour les années 1910-1912.

#### COMPLÈMENT AU CATALOGUE DE DE ROUGEMONT

Notre étude systématique du Jura neuchâtelois nous permet de fournir certaines informations précises sur quelques espèces qui n'avaient pas été signalées dans le canton ou dont la présence dans le Jura était contestée.

*Boloria aquilonaris*: colonise les parties centrales des principales tourbières du canton; signalée de la région de Tramelan par DE ROUGEMONT (p. 29: *A. pales* var. *arsilache* Esper).

*Clossiana selene*: colonise l'ensemble des zones tourbeuses du canton; signalée uniquement de Tramelan par DE ROUGEMONT (p. 29); rare dans les tourbières du canton du Jura.

*Clossiana titania*: l'espèce n'a pas été retrouvée dans le canton; considérée comme très rare par DE ROUGEMONT (p. 30: *A. amathusia* Esper); son absence des tourbières neuchâteloises est intéressante puisqu'elle contraste avec sa présence dans plusieurs tourbières du canton du Jura (voir espèce précédente).

*Lycaena helle*: 5 stations découvertes (dont 2 avec des populations importantes); signalée uniquement de la région de Tramelan par DE ROUGEMONT (p. 19).

*Hipparchia alcyone*: découverte d'une station importante (nombreux individus); considérée comme absente du canton par DE ROUGEMONT (pp. 33 et 322); une autre station est connue dans le Jura soleurois et plusieurs stations sont connues dans le Bassin genevois; *Hipparchia fagi* et *H. alcyone* coexistent donc dans le canton, mais colonisent des milieux différents.

*Lasiommata petropolitana*: découverte d'une station importante (nombreux individus) dans le canton; signalée dans le catalogue de DE ROUGEMONT (la Heutte, gorge de la Suze à Sonceboz; p. 35: *P. hiera* Fabr.), mais la présence de populations stables dans le Jura était contestée malgré ces anciennes indications bibliographiques.

#### Cas particuliers

*Pieris napi* et *Pieris bryoniae*: ces deux taxons sont aujourd'hui considérés comme deux espèces distinctes mais susceptibles de parfois s'hybrider (voir LSPN 1987 notamment). Si leurs femelles jurassiennes se reconnaissent facilement sur le terrain, il n'en va pas de même pour les mâles,

les critères distinctifs donnés dans la littérature n'étant pas toujours suffisants pour trancher avec sûreté. Si nous ne considérons que les observations de femelles *bryoniae* typiques, le nombre de stations que nous avons découvertes dans le canton de Neuchâtel se monte à 4. Si nous considérons les observations de l'ensemble des individus que nous avons déterminés comme *bryoniae* (nous n'avons pas récoltés tous les individus rencontrés), le nombre de stations connues pour le canton de Neuchâtel se monte à 27. Nous retiendrons la première solution mentionnée pour traiter l'ensemble de nos observations de terrain.

Une théorie intéressante, avancée par le D<sup>r</sup> BERNARDI (ancien collaborateur du Museum de Paris, comm. pers.), concerne ce problème. D'après cet auteur, le maintien de nombreuses populations de *bryoniae* dans les massifs alpins s'explique par leur isolement dû à leur forte amplitude altitudinale: *P. napi*, à l'inverse de *P. bryoniae*, ne forme pas de populations stables aux étages subalpin et alpin. Dans les massifs montagneux d'altitude moyenne plus faible, comme le Jura neuchâtelois par exemple, cet isolement n'existe pas par le fait que des populations de *napi* peuvent se développer pratiquement partout. Dans ces régions, les populations de *napi* domineraient donc nettement en altitude et le nombre de populations stables de *bryoniae* serait ainsi extrêmement faible (concurrence interspécifique et ou éventuelles hybridations).

Une étude écologique systématique des relations existant entre les populations jurassiennes de ces deux taxons devrait être entreprise pour clarifier l'ensemble de ce problème.

*Aricia agestis*, *Aricia artaxerxes allous*: la position systématique de ces deux taxons n'est pas claire. Forment-ils deux espèces distinctes ou représentent-ils deux unités taxonomiques et infra-spécifiques? Comme plusieurs auteurs l'ont souligné (KUSDAS et REICHL, 1973, ZIEGLER 1987 et GONSETH, 1987, pp. 197-198) et comme cela a été récemment confirmé (BISCHOF 1990), le meilleur critère de distinction généralement utilisé pour les diviser en deux espèces différentes (*agestis* bi-, à polyvoltin; *artaxerxes* monovoltin) souffre de nombreuses exceptions. Dans le cadre de notre travail et sur la base des informations précitées, nous considérons que ces deux taxons appartiennent à une seule et même espèce. L'information concernant le var. *allous* (DE ROUGEMONT 1904, p. 21) et les informations émanant de PROST et REAL (1987) peuvent donc à notre sens être attribuées à *agestis*.

#### ESPÈCES DONT LA PRÉSENCE DANS LA RÉGION EST À CONFIRMER

La présence de populations stables de quelques espèces est à confirmer par de nouvelles observations:

*Pyrgus armoricanus* Obth.: un individu en collection (J.-Cl. Gerber, Jura, région de Lucelle); pas signalé par DE ROUGEMONT.

*Carcharodus lavatherae* Esper: observation d'un individu au Val-de-Travers le 5 juillet 1984 (Gonseth, essai de capture infructueux); pas retrouvé depuis; d'après DE ROUGEMONT (p. 37) «trouvé quelques fois

dans notre domaine, sur les collines chaudes: Bienne, gorges de Reuchette, Neuchâtel...»

*Glaucopsyche alexis* Poda: un seul individu observé le 3 juin 1985 dans la région de Buttes; (Gonseth, capturé, déterminé et relâché); pas retrouvé depuis; pas rare d'après DE ROUGEMONT (p. 23: *L. cyllarus* Rottb.).

#### ESPÈCES DONT LA PRÉSENCE DANS LA RÉGION EST IMPROBABLE

*Vacciniina optilete* Kn.: signalée de Chaumont dans le catalogue de DE ROUGEMONT; cette espèce n'a jamais été retrouvée dans le Jura et aucun exemplaire témoin n'est présent dans sa collection. Cette information a déjà été mise en doute par AUBERT (1953).

*Euchloe ausonia* Hb., *Erebia epiphron* Kn.: dans une communication faite à la Société neuchâteloise des sciences naturelles (1951, séance du 27 octobre 1950), M. J. Aubert a signalé la capture de ces deux espèces dans le Jura central. Malgré les nombreux travaux entrepris par la suite, elles n'ont jamais été retrouvées dans la région.

Bien qu'il soit difficile d'attribuer les individus d'*ausonia* signalés par AUBERT à l'un des trois taxons décrits pour le genre en Europe (*simplonia* Bsdv., *crameri* But., *ausonia* Hb.) nous soulignerons toutefois que REHFOUS (1950) (information reprise par DE BROS 1986) signale la capture des taxons *simplonia* Bsdv. (= *ausonia* Hb.) et *crameri* But. dans le Bassin genevois. La capture d'*ausonia* Hb. est très improbable en Suisse.

*Erebia epiphron* est une espèce caractéristique de la plupart des massifs montagneux européens. Elle est notamment signalée, en plus de l'Arc alpin, du Massif central, du Mont-d'Or et des Vosges. Pas signalée par DE ROUGEMONT, pas signalée par PROST et REAL (1987).

Il est totalement injustifié de mettre en doute les observations des auteurs anciens sans preuve formelle. En effet, la découverte de populations relictives ou d'individus isolés de nombreuses espèces dans des régions «anormales» par rapport aux connaissances zoogéographiques actuelles est toujours possible: la découverte d'une station importante de *L. petropolitana* dans le Jura neuchâtelois en est la preuve. Nous postulerons toutefois que, compte tenu de l'importance des travaux réalisés ces dernières années, la présence de populations stables de ces trois espèces dans la région est improbable.

#### CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA FAUNE DE L'ARC JURASSIEN

La faune de Lépidoptères diurnes de l'Arc jurassien, du Bassin genevois aux Randen schaffhousois, peut être estimée à 138 espèces dont la plupart ont une distribution géographique assez homogène. Pourtant, comme certaines espèces sont extrêmement localisées, quelques particularités fauniques régionales peuvent être mises en évidence.

La faune jurassienne s'enrichit d'est en ouest en espèces dont le centre de gravité est essentiellement alpin: *Pieris bryoniae*, *Eumedonia eumedon* et *Lastommata petropolitana* ont une aire de distribution dont la limite

orientale se situe dans les massifs montagneux des régions de Soleure et de Moutier. La station la plus à l'est d'*Erebia pronoe* est située à la frontière occidentale du Jura neuchâtelois (l'espèce a été signalée au début du siècle dans la région de Fleurier, VORBRÖDT 1921). *Erebia oeme* est signalée dans le massif de la Dôle et *Erebia manto* a été observée, comme toutes les autres espèces citées jusqu'ici, dans la région du Crêt-de-la-Neige et du Reculet (Jura français, PROST et REAL 1987).

Les Randen schaffhousois abritent (ont abrité) deux espèces particulières: *Coenonympha hero* (unique région de Suisse où l'espèce a été observée à ce jour) et *Parnassius mnemosyne* (encore présent au versant nord des Alpes, ainsi que dans les Alpes centrales et méridionales).

Le Bassin rhénan abritait (abrite encore?) *Lycaeides argyrognomon*, espèce extrêmement localisée en Suisse et signalée en outre du Bassin genevois et du Tessin méridional.

L'Ajoie et la vallée du Doubs abritent *Brenthis daphne* et *Pyronia tithonus*, cette dernière étant devenue extrêmement rare ailleurs dans le Jura: Bassins genevois et rhénan notamment.

Le Bassin genevois abrite (abritait?) un nombre important d'espèces absentes dans les autres régions «jurassiennes»: *Pieris manni*, *Everes alcatas*, *Cupido osiris* (signalée à une ou deux reprises ailleurs dans le Jura) et *Syntarucus pithous* (espèce migratrice).

Quelques espèces enfin n'ont été que très rarement signalées dans les régions les plus chaudes de l'Arc jurassien: *Pyrgus onopordi*, *P. cirsi*, *Hipparchia statilinus*, *Hyponphele lycaon*, *Melitaea phoebe*<sup>2</sup>.

#### CONSIDÉRATIONS SUR LA FAUNE DU JURA NEUCHÂTELOIS ET DES RÉGIONS LIMITOPHES

Le tableau 1 présente une récapitulation des espèces observées dans le canton de Neuchâtel, dans le Jura bernois et dans le canton du Jura depuis le début du siècle. Les chiffres apparaissant dans les colonnes NE, BE et JU du tableau se rapportent au nombre de carrés kilométriques dans lesquels les espèces ont été signalées depuis 1977 (ce mode de présentation des données a été adopté pour minimiser les différences de l'effort de prospection des différents entomologistes concernés). Ces chiffres peuvent être comparés aux informations d'abondance relative utilisées par DE ROUGEMONT et FAVRE.

Les espèces sont regroupées par «degré de menace» décroissant (voir liste rouge GONSETH 1987) et par position systématique. La classe 3 (ST = 3) est utilisée pour des espèces qui ne sont pas menacées à l'échelle nationale mais que nous considérons comme menacées dans le Jura. Les critères de liste rouge adoptés ici correspondent aux catégories proposées par P. Duelli (proposition d'unification des critères de liste rouge, à paraître).

<sup>2</sup> Les individus jurassiens de la collection de M. Joss se sont révélés être des *Melitica athalia*, après leur examen attentif. La présence effective de cette espèce dans le canton du Jura (Joss 1984) doit donc être confirmée par de nouvelles captures.

## TABLEAU I

(Les espèces sont classées par statut et par ordre systématique)

ESPECE	ST	NE	BE	JU	de ROUGEMONT	FAVRE
<i>Carcharodus alceae</i> Esper 1780	1	-	-	+	régions chaude	2 ind.
<i>Carcharodus lavatherae</i> Esper 1783	1	?	-	-	régions chaudes	-
<i>Thymelicus acteon</i> Rotttemberg 1775	1	-	-	4	Cornaux	Auvignier
<i>Pyrgus cirsii</i> Rambur 1840	1	-	-	-	4 ind. en coll.	-
<i>Chazara briseis</i> Linnaeus 1764	1	1	-	1	fluctuant	1 ind.
<i>Arethusa arethusa</i> Denis & Schiff. 1775	1	-	-	1	Moutier	-
<i>Everes arglades</i> Pallas 1771	1	-	-	-	rare, littoral	-
<i>Fixsenia pruni</i> Linnaeus 1758	1	2	1	-	pas rare	-
<i>Satyrium acaciae</i> Fabricius 1787	1	5	7	2	rare	-
<i>Maculinea alcon</i> Denis & Schiff. 1775	1	-	-	1	cf. BRYMER 1984	-
<i>Carcharodus flocciferus</i> Zeller 1847	2	-	-	-	Tramelan	1 station
<i>Iphiclides podalirius</i> Scopoli 1763	2	21	14	6	+	commun
<i>Apatura ilia</i> Denis & Schiff. 1775	2	-	2	6	+ rare que iris	-
<i>Limnitis populi</i> Linnaeus 1758	2	2	-	3	rare	2 stations
<i>Limnitis reducta</i> Staudinger 1901	2	-	-	1	littoral	commun
<i>Brenthis daphne</i> Denis & Schiff. 1775	2	-	1	4	Moutier	-
<i>Boloria eulimmaris</i> Stichel 1908	2	3	2	3	Grühère	-
<i>Clossiana dia</i> Linnaeus 1767	2	2	3	3	très commun	commun
<i>Melitaea cinxia</i> Rotttemberg 1775	2	3	6	4	commun	pas rare
<i>Melitaea phoebe</i> Denis & Schiff. 1775	2	-	-	-	Couleru	-
<i>Mellicta parthenoides</i> Keferstein 1851	2	22	8	4	rare, montagne	-
<i>Mellicta aurelia</i> Mickerl 1850	2	-	5	-	-	-
<i>Eurodryas aurinia</i> Rotttemberg 1775	2	2	1	6	+	Colombier
<i>Hipparchia fagi</i> Scopoli 1763	2	8	3	-	assez rare	commun
<i>Hipparchia alcyone</i> Denis & Schiff. 1775	2	1	-	1	pas au Jura	-
<i>Hipparchia semele</i> Linnaeus 1758	2	-	-	3	+	commun
<i>Hipparchia statilius</i> Hufnagel 1766	2	-	-	-	Cornaux	-
<i>Minois dryas</i> Scopoli 1763	2	-	-	-	littoral	-
<i>Brintesia circe</i> Fabricius 1775	2	36	4	5	assez commun	pas rare
<i>Pyronia tithonus</i> Linnaeus 1771	2	-	-	12	littoral	-
<i>Coenonympha tullia</i> Mueller O. F. 1764	2	-	-	2	assez rare	-
<i>Coenonympha glycerion</i> Bockhausen 1788	2	37	12	8	assez commun	qq. station
<i>Lopinga achine</i> Scopoli 1763	2	2	1	4	rare	-
<i>Satyrium spini</i> Denis & Schiff. 1775	2	11	8	4	rare	pas rare
<i>Satyrium lilcis</i> Esper 1779	2	5	2	-	pas rare	2 ind.
<i>Lycaena helle</i> Denis & Schiff. 1775	2	5	2	6	Tramelan	-
<i>Glaupsyche alexis</i> Poda 1761	2	1	-	-	pas rare	+
<i>Maculinea rebeli</i> Hirschke 1904	2	6	7	5	assez rare	-
<i>Maculinea nausithous</i> Bergstrasser 1779	2	16	-	-	rare	-
<i>Pyrgus malvae</i> Linnaeus 1758	3	11	8	12	pas rare	-
<i>Pyrgus alveus</i> Huebner 1803	3	4	5	4	pas rare	1 station
<i>Pyrgus serratalae</i> Rambur 1840	3	-	-	-	rare	-
<i>Pyrgus fritillarius</i> Poda 1761	3	-	-	-	Jura Bernois	-
<i>Parnassius apollo</i> Linnaeus 1793	3	26	7	1	+	commun
<i>Colias palaeno</i> Linnaeus 1761	3	11	2	4	Tramelan	+
<i>Aporia crataegi</i> Linnaeus 1758	3	9	7	13	commun	commun
<i>Pteris bryoniae</i> Huebner 1804	3	4	8	1	qq. stations	1 ind.
<i>Apatura iris</i> Linnaeus 1758	3	10	4	14	pas rare	qq. stations
<i>Hymphalis polychloros</i> Linnaeus 1758	3	9	1	7	fluctuant	pas rare
<i>Hymphalis antiopa</i> Linnaeus 1758	3	10	2	6	jamais commun	pas rare
<i>Fabriciana adippe</i> Denis & Schiff. 1775	3	30	11	4	pas commun	pas rare
<i>Fabriciana niobe</i> Linnaeus 1758	3	6	10	2	commun montagne	commun
<i>Brenthis ino</i> Rotttemberg 1775	3	89	12	11	rare	1 station
<i>Clossiana selene</i> Denis & Schiff. 1775	3	16	4	4	rare	-
<i>Clossiana litania</i> Esper 1793	3	-	3	5	très rare	-
<i>Melitaea didyma</i> Esper [1779]	3	-	7	2	commun, littoral	-
<i>Melitaea dmanina</i> Lang 1789	3	12	3	7	assez commun	-
<i>Mellicta aethalia</i> Rotttemberg 1775	3	32	6	8	partout	2 stations
<i>Erebia aethiops</i> Esper 1777	3	26	13	17	assez commun	commun
<i>Lasionomata petropolitana</i> Fabricius 1787	3	2	-	-	La Heutte	-
<i>Hamearis lucina</i> Linnaeus 1758	3	50	13	13	assez répandu	commun
<i>Calliphrys rubi</i> Linnaeus 1758	3	44	12	8	commun	commun
<i>Lycaena virgaureae</i> Linnaeus 1758	3	11	17	3	assez commun	commun
<i>Cupido minimus</i> Fuessly 1775	3	55	19	9	commun	commun
<i>Pseudophlores baton</i> Bergstrasser 1779	3	-	-	-	rare, littoral	-
<i>Maculinea arion</i> Linnaeus 1758	3	7	5	5	assez rare	-

ESPECE	ST	NE	BE	JU	de ROUGHONT	FAVRE
<i>Plebejus argus</i> Linnaeus 1758	3	3	1	2	assez commun	qq. stations
<i>Lycæides ides</i> Linnaeus 1761	3	-	-	-	assez rare	1 station
<i>Arctia agestis</i> Denis & Schiff. 1775	3	30	16	7	répandu	qq. stations
<i>Eumedonia eumedon</i> Esper 1780	3	2	-	-	rare	-
<i>Agrodiaetus damon</i> Denis & Schiff. 1775	3	1	-	-	fluctuant	commun
<i>Plebicula doryllas</i> Denis & Schiff. 1775	3	47	13	2	pas commun	4 ind.
<i>Coenonympha arcania</i> Linnaeus 1761	4b	25	10	13	+	2 stations
<i>Plebicula thersites</i> Cantener 1834	4b	14	2	5	cf. BRYNER 1984	-
<i>Carterocephalus palaemon</i> Pallas 1771	5	28	7	13	+	pas rare
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda 1761	5	87	9	21	pas commun	pas rare
<i>Thymelicus lineolus</i> Ochsenheimer 1808	5	33	4	10	pas commun	-
<i>Hesperia comma</i> Linnaeus 1758	5	56	11	5	pas rare	2 stations
<i>Ochlodes venatus</i> Brenner et Grey (1853)	5	156	12	30	pas rare	commun
<i>Erynnis tages</i> Linnaeus 1758	5	43	13	12	commun	commun
<i>Spialia sertorius</i> Hoffmannsegg 1804	5	78	13	8	assez commun	2 ind.
<i>Papilio machaon</i> Linnaeus 1758	5	55	14	11	+	commun
<i>Leptidea sinapis</i> Linnaeus 1758	5	48	16	29	assez commun	+
<i>Colias hyale</i> Linnaeus 1758	5	62	-	19	commun	commun
<i>Colias alfacariensis</i> Ribbe 1905	5	55	6	13	incommun	incommun
<i>Gonepteryx rhamni</i> Linnaeus 1758	5	138	27	35	commun	commun
<i>Pieris brassicae</i> Linnaeus 1758	5	112	21	31	commun	commun
<i>Pieris rapae</i> Linnaeus 1758	5	200	21	39	commun	commun
<i>Pieris napi</i> Linnaeus 1758	5	237	34	42	commun	commun
<i>Anthocharis cardamines</i> Linnaeus 1758	5	131	35	28	assez commun	commun
<i>Limenitis camilla</i> Linnaeus 1764	5	31	6	18	littoral	commun
<i>Inachis io</i> Linnaeus 1758	5	136	26	34	commun	commun
<i>Aglais urticae</i> Linnaeus 1758	5	193	50	31	très commun	commun
<i>Polygonia c-album</i> Linnaeus 1758	5	82	18	24	pas rare	commun
<i>Araschnia levana</i> Linnaeus 1758	5	5	2	20	très rare	1 ind.
<i>Argynnis paphia</i> Linnaeus 1758	5	122	14	14	commun, littoral	commun
<i>Mesoacidalia aglaja</i> Linnaeus 1758	5	107	21	9	commun	commun
<i>Clossiana euphrosyne</i> Linnaeus 1758	5	53	15	8	pas rare	pas rare
<i>Melanargia galathea</i> Linnaeus 1758	5	126	20	24	très commun	commun
<i>Erebia ligea</i> Linnaeus 1758	5	122	32	13	pas rare	+
<i>Erebia euryale</i> Heyne 1895	5	66	13	1	+	-
<i>Erebia medusa</i> Schiffermüller 1775	5	72	15	12	plaine, montagne	-
<i>Erebia melans</i> de Prunner 1798	5	15	10	-	assez commun	-
<i>Maniola jurtina</i> Linnaeus 1758	5	198	28	41	très commun	commun
<i>Aphantopus hyperantus</i> Linnaeus 1758	5	143	19	40	très commun	commun
<i>Coenonympha pamphilus</i> Linnaeus 1758	5	172	31	27	commun	commun
<i>Pararge aegeria</i> Linnaeus 1758	5	86	12	23	commun	commun
<i>Lastonota megera</i> Linnaeus 1767	5	74	15	13	commun	commun
<i>Lastonota naera</i> Linnaeus 1758	5	92	15	5	commun	commun
<i>Thecla betulae</i> Linnaeus 1758	5	16	10	9	pas rare	1 station
<i>Quercusia quercus</i> Linnaeus 1758	5	42	8	9	+	qq. stations
<i>Satyrion w-album</i> Knoch 1782	5	27	9	4	qq. stations	2 ind.
<i>Lycaena phlaeas</i> Linnaeus 1761	5	29	4	4	littoral	1 ind.
<i>Lycaena tityrus</i> Poda 1761	5	53	8	12	assez rare	commun
<i>Lycaena hippothoe</i> Linnaeus 1761	5	88	17	8	assez rare	pas rare
<i>Elastrina argiolus</i> Linnaeus 1758	5	32	9	9	surtout littoral	-
<i>Cyaniris semiargus</i> Rottemburg 1775	5	90	20	12	pas rare	-
<i>Lysandra bellargus</i> Rottemburg 1775	5	51	19	17	pas rare	+
<i>Lysandra coridon</i> Poda 1761	5	86	26	9	commun	commun
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg 1775	5	152	22	28	très commun	commun
<i>Pontia daplidice</i> Linnaeus 1758	6	-	-	-	très rare	Witzwil
<i>Colias crocea</i> Geoffroy 1785	6	42	5	6	partout	commun
<i>Issoria lathonia</i> Linnaeus 1758	6	47	3	5	+	pas rare
<i>Vabessa afalanta</i> Linnaeus 1758	6	91	21	13	fréquent	pas rare
<i>Cynthia cardui</i> Linnaeus 1758	6	126	19	28	très commun	pas rare
<i>Lampides boeticus</i> Linnaeus 1767	6	-	1	-	très rare	littoral

**Légendes:**

NE : canton de Neuchâtel; BE : Jura bernois; JU : canton du Jura

ST : statut helvétique et (ou) régional 1: menacées d'extinction à l'échelle nationale 2: fortement menacées à l'échelle nationale 3: menacées dans le Jura 4b: statut indéterminé (échelle nationale) 5: non menacées 6: migrateur

### Espèces «migratrices»

Un certain nombre d'espèces régulièrement ou exceptionnellement signalées dans le Jura, ne sont pas réellement résidentes. Il s'agit d'espèces qui ne peuvent pas effectuer leur cycle complet de développement au versant nord des Alpes et dont la présence est assurée par l'apparition périodique d'individus migrants. Les espèces suivantes sont concernées: *Colias crocea*, populations résidentes au Valais et au Tessin, apparaît à partir du mois de juillet dans notre région, aucune observation printanière; *Pontia daplidice*, populations résidentes au Valais, au Tessin et au Val Poschiavo, rarement signalée dans notre région, aucune observation printanière; *Lampides boeticus*, populations résidentes en Suisse méridionale (?) migratrice occasionnelle au nord des Alpes; *Vanessa atalanta*, *Cynthia cardui*, peuvent se reproduire dans notre région mais ne peuvent passer qu'exceptionnellement l'hiver au nord des Alpes, quelques individus passés ont été périodiquement observés entre les mois de mars et de mai dans la région neuchâteloise; *Issoria lathonia*, populations résidentes au Valais, d'après la littérature (LSPN 1987 notamment) cette espèce n'est pas résidente au nord des Alpes, nous signalerons toutefois les observations répétées d'individus adultes au mois de mai 1984, 1985, 1988 et 1989 et de juin 1984, 1985, 1986 et 1989 (certains individus étaient frais, d'autres passés); *Lycaena phlaeas*, «... L'espèce ne réside, que dans les zones inférieures des Alpes et au Tessin. Partout ailleurs elle est un immigrant occasionnel...» (LSPN, 1987, p. 334), nous signalerons toutefois des observations printanières régulières d'individus frais de cette espèce à basse et moyenne altitude dans le Jura neuchâtelois: mois de mai 1985, 1987 et 1989 et mois de juin 1985, 1986 et 1987.

S'il est probable que la plupart des espèces citées ici sont réellement migratrices dans notre région, la possibilité qu'*I. lathonia* et surtout que *L. phlaeas* forment des populations résidentes dans le Jura ne peut pas être totalement écartée.

### Faune potentielle

La faune potentielle de la région concernée (Jura neuchâtelois, Jura bernois et canton du Jura) peut être évaluée à 120 espèces résidentes et 6 espèces migratrices. Sur la base des observations récentes il ressort que certaines de ces espèces sont extrêmement rares et (ou) très localisées et n'ont pas été retrouvées dans le canton de Neuchâtel: *Thymelicus acteon*, *Pyrgus armoricanus*, *Arethusana arethusa*, *Apatura ilia*, *Limenitis reducta*, *Clossiana titania*, *Brenthis daphne*, *Melitaea didyma*, *Meliccia aurelia*, *Hipparchia semele*, *Pyronia tithonus*, *Coenonympha tullia*.

La faune potentielle du canton de Neuchâtel *sensu stricto* peut être estimée à 112 espèces résidentes et 6 espèces migratrices. Sur la base des observations récentes, plusieurs espèces n'ont pas été retrouvées dans le canton du Jura et dans le Jura bernois: *Carcharodus lavatherae*, *Lasiomata petropolitana*, *Glaucopsyche alexis*, *Maculinea nausithous*, *Eumedonia eumedon* (signalée dans le Bassin genevois) et *Agrodiaetus damon* (trouvée

dans deux stations différentes situées dans le même carré kilométrique par Gonseth et Berthod et signalée en outre dans la région de Dittingen par EHRARDT, comm. pers.).

### Evolution générale de la faune

Bien qu'il soit difficile de comparer les résultats précis des recherches effectuées dans la région depuis 1977 à ceux beaucoup plus vagues de DE ROUGEMONT et de FAVRE, certains faits intéressants émanent toutefois du tableau 1.

Parmi les 120 espèces résidentes de l'ensemble de la région considérée, 9 n'ont plus été retrouvées depuis 1915. Parmi ces 9 espèces, une, *Lycaei-des idas*, n'était pas considérée comme rare par DE ROUGEMONT.

Parmi ces 120 espèces, 18 sont aujourd'hui extrêmement rares (trouvées dans moins de 1% des 477 carrés kilométriques inventoriés). Or, parmi ces 18 espèces, 6 n'étaient pas considérées comme rares par DE ROUGEMONT ou FAVRE (*Carcharodus alceae*, *Fixsenia pruni*, *Limenitis reducta*, *Hipparchia semele*, *Glaucopsyche alexis*, *Agrodiaetus damon*).

Parmi les 112 espèces résidentes du canton de Neuchâtel, 13 n'ont plus été retrouvées depuis 1915 parmi lesquelles 3 étaient considérées comme communes par DE ROUGEMONT ou FAVRE (*Limenitis reducta*, *Hipparchia semele*, *Melitaea didyma*).

Parmi ces 112 espèces, 15 sont aujourd'hui extrêmement rares (trouvées dans moins de 1% des 304 carrés kilométriques inventoriés). Or, parmi ces 15 espèces, 4 étaient considérées comme communes par DE ROUGEMONT ou FAVRE (*Clossiana dia*, *Melitaea cinxia*, *Plebejus argus*, *Agrodiaetus damon*).

Les quelques chiffres cités jusqu'ici sont alarmants. Ils soulignent en effet l'appauvrissement généralisé, dont les causes sont probablement multiples, de notre faune de Lépidoptères diurnes et surtout la raréfaction marquée d'espèces dites communes au début du siècle. Associés à un examen comparatif attentif des résultats obtenus dans la région ces 10 dernières années, ils permettent en outre de postuler que près de 62% de la faune du Jura neuchâtelois, du Jura bernois et du canton du Jura est aujourd'hui menacée. Comme nous le démontrerons dans de prochains articles, la plupart de ces espèces sont liées aux pelouses maigres de basse altitude et à la mosaïque de milieux caractéristiques de la «garde jurassienne».

---

### Remerciements

Je tiens à remercier ici l'ensemble des entomologistes jurassiens qui m'ont fourni leurs données de terrain les plus récentes et tout particulièrement mes amis de la Société neuchâteloise d'entomologie. J'exprime en outre ma vive gratitude au professeur W. Matthey et au Dr W. Geiger qui ont suivi l'ensemble de mes travaux avec compétence et qui ont fait preuve d'une grande compréhension dans les moments les plus difficiles que ma famille et moi-même avons vécus ces dernières années.

---

### Résumé

L'auteur apporte certains compléments d'informations au Catalogue des Lépidoptères diurnes de de Rougemont (1904). Il esquisse une synthèse des connaissances accumulées depuis le début du siècle sur la faune lépidoptérologique du Jura suisse et évalue l'évolution de la faune des cantons de Neuchâtel et du Jura, ainsi que du Jura bernois. Le 62 % des espèces sont considérées comme menacées.

### Summary

The author adds some information to the catalogue of diurnal Lepidoptera by de Rougemont (1904). He outlines a synthesis of the accumulated knowledge since the beginning of this century on the Lepidoptera of the Swiss Jura and evaluates the evolution of the fauna of the cantons of Neuchâtel and Jura, as well as that of the Bernese Jura. 62 % of the species is thus considered as being endangered.

### Zusammenfassung

Der Autor trägt dem Katalog der Tagfalter von de Rougemont (1904) einige zusätzliche Informationen bei. Er umreißt eine Synthese der seit Anfang dieses Jahrhunderts gesammelten Kenntnisse über die Lepidopteren-Fauna des Schweizer Juras und schätzt die Entwicklung der Fauna der Kantone Neuenburg und Jura, sowie derjenigen des Berner Juras ab. 62 % der beobachteten Arten sind als gefährdet anzusehen.

---

### BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT, J. F. — (1953). Les Lépidoptères alpins soi-disant capturés dans le Jura. *Rev. Franç. Lépid.* 14: 31-34. Paris.
- BISCHOF, A. — (1990). Eine zweite Generation von *Aricia artaxerxes* allous (Geyer, 1836) im Schanfigg, Kanton Graubünden, Schweiz (*Lep. Lycaenidae*). *Opusc. Zool. Flumin.*: 1-8.
- BROS, E. DE. — (1986). *Euchloe ausonia* Hbn., dans la région de Genève: les deux taxons *simplonia* Bsdv. et *crameri* Butler. *Bull. Romand Entomol.* 4: 181-189.
- BRYNER, R. — (1984). Le Catalogue des Lépidoptères de Frédéric de Rougemont: Liste complémentaire (macrolepidoptera). *Bull. Romand Entomol.* 2: 3-26.
- COULERU, L. — (1879). Catalogue des papillons observés par M. L. Couleru dans les cantons de Berne et de Neuchâtel, de Saint-Blaise à Neuveville et de Jolimont à Chasseral dès l'année 1829 à l'année 1850. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 11: 533-607.
- FAVRE, P. — (1911). Note sur quelques Lépidoptères des Gorges de l'Areuse. *Rameau de Sapin* 45: 11-14.
- (1912). Note sur quelques Lépidoptères des Gorges de l'Areuse. *Rameau de Sapin* 46: 21-24, 27-28, 37-39.
- GEIGER, W. — (1980). Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Méthodes, Faunistique et Caractéristiques du peuplement. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 103: 11-27.
- GONSETH, Y. — (1987). Atlas de distribution des papillons diurnes de Suisse. *Doc. Faunist. Helv.* 5: 242 pp.

- GONSETH, Y. et GEIGER, W. — (1984). Bibliographie sur les Rhopalocères de Suisse: 1900-1982 et principales publications antérieures à 1900 (1<sup>re</sup> partie). *Bull. Romand Entomol.* 2: 37-80.
- (1985). Bibliographie sur les Rhopalocères de Suisse: 1900-1982 et principales publications antérieures à 1900 (2<sup>e</sup> partie). *Bull. Romand Entomol.* 3: 27-72.
- JOSS, M. — (1984). Catalogue des papillons (Macrolépidoptères) du canton du Jura et régions limitrophes. Extrait des *Actes Soc. Jura Emul.*: 49 pp.
- KUSDAS, K. et REICHL, E. R. — (1973). Die Schmetterlinge Oberösterreichs. Bd. 1. *Allg. Tagfalter. Oberösterreich. Landesmus. Linz.*
- LSPN. — (1987). Les papillons de jour et leurs biotopes. 512 pp. Egg (Fotorotar AG).
- PROST, J.-F. et REAL, P. — (1987). Contribution à la connaissance biologique de la haute chaîne jurassienne principalement du Crêt de la Neige. *Mém. Comité Liaison Rech. Ecofaunist. Jura.* 3: 497 pp. Besançon.
- REHFOUS, M. — (1950). Deuxième note sur diverses espèces méridionales de Lépidoptères rencontrées dans la région de Genève. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 23: 417-430.
- ROUGEMONT, F. DE — (1904). Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 29: 252-414 et 31: 3-208.
- SNSN. — (1951) Séance du 27 octobre 1950, à 20 h. 15 à l'Université, sous la présidence de M. Cl. Attinger. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 74: 168-169.
- VORBRODT, C. — (1921). Die Schmetterlinge der Schweiz. 4. Nachtrag. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 13: 175-206 / 217-259 [1922].
- ZIEGLER, H. — (1987). Die Tagfalterfauna des ehemaligen Waldbrandgebietes des Calanda (GR), heute gegenüber früher. *Mitt. Entomol. Ges. Basel* 37: 10-35.

## La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois<sup>1</sup>

Y. GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

*The diurnal butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) on road and train embankments in the Jura mountains of Neuchâtel.* - In the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland), 43 road and train embankments have been explored. 59 species of diurnal Lepidoptera (53% of the local fauna) are concerned, of which 4 are endangered on a national level and 11 on the Jura level. The statistical analysis emphasized that among the environmental variables studied, surface, relative proportion of forest borders, quality of the flora, have a significant influence on the butterfly population. Effects of other environmental variables (presence of thickets, rocky outcrops, embankment maintenance, type of adjacent thoroughfare) are also presented.

Keywords: Rhopalocera, Swiss Jura, embankments, species composition, environmental variables.

### INTRODUCTION

Le concept de talus, essentiellement typologique, n'a pas de réelle signification biologique. Il regroupe en effet sous une même dénomination des structures paysagères très hétérogènes dont les seuls points communs sont l'aspect général, la proximité d'une voie de communication et de ses nuisances et l'origine anthropique. Leur situation géographique et topographique, leur exposition, leur substrat, leur régime hydrique, leur entretetien et leur histoire sont autant de variables qui influencent la composition de leur flore et de leur faune et leur confèrent une certaine individualité.

Depuis plusieurs années, les talus routiers et ferroviaires ont focalisé l'attention des naturalistes qui ont vu, dans ces surfaces herbeuses délaissées par l'agriculture, des refuges potentiels pour la flore et la faune indigènes. Toutefois, cette intime conviction n'était pas étayée, du moins régionalement, sur des informations concrètes permettant d'en estimer la valeur biologique réelle. Cette constatation a justifié le lancement en 1988 d'une étude multidisciplinaire (pédologique, phytosociologique et faunistique) sur un nombre représentatif de talus-test répartis sur l'ensemble du canton de Neuchâtel (BARBALAT, 1990, 1991). Dans le cadre de cette étude, nous avons tenté de définir les peuplements lépidoptérologiques de 27 d'entre eux et de déterminer leur valeur en fonction de ce groupe d'insectes. Les informations rassemblées ont été complétées en 1989 et 1990 par l'étude de 16 talus complémentaires.

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNRS, 3.269-0.85).

Tab. 1: Informations générales sur les espèces observées. ST: statut de liste rouge: 2: très en danger, d'habitat mou; milieux ouverts, tran: fisières, clairières, ext: milieux extensifs, roc: milieux rocailloux, annuelles. VALNL: valence nutritionnelle des chenilles: MONOP: monophage, OLIGO: oligophage, plantes hôtes des chenilles (plantes présentes dans le Jura).

ESPECE	ST	MHAB	VG	PHENO	GEN	VALNL
Erebia ligea	5	ffm	1	6 à 8	1	OLIGO3
Erebia euryale	5	fmc	2	7 à 8	1	OLIGO3
Anthocharis cardamines	5	tran	3	4 à 7	1	OLIGO1
Argynnis paphia	5	tran	3	7 à 9	1	OLIGO3
Celastrina argiolus	5	tran	1	4 à 9	1 ou 2	POLYP1
Gonepteryx rhamni	5	tran	4	1 à 12	1	OLIGO1
Polygonia c à album	5	tran	4	6 à 5	2	OLIGO3
Erebia aethiops	3	mou ou tran	1	7 à 9	1	OLIGO3
Fabriciana adippe	3	mou ou tran	3	6 à 9	1	MONOP2
Carterocephalus palaemon	5	mou ou tran	2	5 à 7	1	OLIGO1
Clossiana euphrosyne	5	mou ou tran	2	4 à 8	1 ou 2	MONOP2
Cyaniris semargus	5	mou ou tran	2	5 à 8	1 ou 3	OLIGO1
Leptidea sinapis	5	mou ou tran	2	4 à 9	2	OLIGO1
Ochlodes venatus	5	mou ou tran	2	5 à 9	1	OLIGO1
Pieris napi	5	mou ou tran	5	4 à 10	3	OLIGO1
Iphiclidus podalirius	2	moubui	4	4 à 6	1 ou 2	MONOP2
Aporia crataegi	3	moubui	4	6 à 7	1	OLIGO3
Callophrys rubi	3	moubui	1	4 à 7	1	OLIGO3
Hamearis lucina	3	moubui	2	4 à 7	1 ou 2	MONOP2
Coenonympha arcania	4b	moubui	2	5 à 8	1	OLIGO1
Thecla betulae	5	moubui	1	7 à 10	1	MONOP2
Thymelicus lineolus	5	moubui	2	6 à 8	1	OLIGO1
Coenonympha glycerion	2	mouext	1	5 à 8	1	OLIGO1
Maculinea nausithous	2	mouext	1	6 à 8	1	XENOPR
Mellicta parthenoides	2	mouext	2	4 à 10	1 ou 2	MONOP2
Cupido minimus	3	mouext	1	4 à 8	1	OLIGO1
Lysandra coridon	3	mouext	2	7 à 10	1	OLIGO1
Melitaea diamina	3	mouext	2	5 à 11	1 ou 2	OLIGO3
Colias alfacariensis	5	mouext	2	4 à 10	3	OLIGO1
Hesperia comma	5	mouext	2	7 à 9	1	OLIGO1
Lycaena hippothoe	5	mouext	1	6 à 9	1	MONOP2
Lysandra bellargus	5	mouext	2	5 à 10	2	MONOP1
Melanargia galathea	5	mouext	2	6 à 8	1	OLIGO1
Spialia sertorius	5	mouext	2	5 à 9	2	OLIGO1
Plebicula dorylas	3	mouroc	1	5 à 9	1 ou 2	MONOP1
Erebia neolans	5	mouroc	2	5 à 8	1	MONOP2
Lasiommata maera	5	mouroc	1	5 à 9	1 ou 2	OLIGO1
Lasiommata megera	5	mouroc	1	4 à 10	2 ou 3	OLIGO1
Parnassius apollo	5	mouroc	3	5 à 9	1	MONOP2
Brenthis ino	3	mou	2	6 à 8	1	OLIGO1
Aglais urticae	5	mou	5	1 à 12	1 ou 3	MONOP1
Aphantopus hyperantus	5	mou	2	6 à 8	1	OLIGO3
Coenonympha pamphilus	5	mou	2	4 à 9	1 ou 3	OLIGO1
Colias hyale	5	mou	5	5 à 10	3	OLIGO1
Erebia medusa	5	mou	1	5 à 7	1	OLIGO1
Erynnis tages	5	mou	2	4 à 8	1 ou 2	OLIGO1
Inachis io	5	mou	5	1 à 12	1 ou 3	MONOP1
Issoria lathonia	5	mou	4	4 à 10	1 ou 3	OLIGO3
Lycaena phlaeas	5	mou	4	3 à 11	2 ou 4	MONOP2
Lycaena tityrus	5	mou	2	4 à 9	1 ou 2	MONOP2
Maniola jurtina	5	mou	2	6 à 9	1	OLIGO3
Mesoacidalia aglaja	5	mou	3	6 à 8	1	MONOP2
Papilio machaon	5	mou	4	4 à 10	2	OLIGO1
Pieris brassicae	5	mou	5	4 à 9	2 ou 3	OLIGO1
Pieris rapae	5	mou	5	3 à 10	3	OLIGO1
Polyommatus icarus	5	mou	2	5 à 9	2 ou 3	OLIGO1
Thymelicus sylvestris	5	mou	2	6 à 8	1	OLIGO1
Colias crocea	6	mou	5	6 à 10	1	OLIGO1
Cynthia cardui	6	mou	5	4 à 10	2 ou 3	OLIGO1
Vanessa atalanta	6	mou	5	4 à 10	2 ou 3	MONOP1

3: menacée dans le Jura, 4b: potentiellement menacée, 5: non menacée, 6: migratrice. MHAB: type bui: milieux buissonneux. VG: indice de mobilité. PHENO: phénologie. GEN: nb. de générations POLYP: polyphage. REGALIL: régime alimentaire des chenilles. PLANTES HOTES: principales

REGALIL	PLANTES-HOTES
phylophage	Carex sylvatica, Sesleria esp.
phylophage	Calamagrostis varia, Carex flacca, Festuca rubra, Poa nemoralis
phylophage	Cardamine pratensis, Crucifères esp.
phylophage	Viola canina, Viola reichenbachiana, Viola esp.
spermo à blastophage	Cornus sanguinea, Frangula alnus, Rhamnus catharticus
phylophage	Frangula alnus, Rhamnus catharticus, Rhamnus esp.
phylophage	C. avellana, S. caprea, U. dioica, Ulmus esp., H. lupulus, Rubus esp.
phylophage	Bromus erectus, Briza media, Festuca ovina...
phylophage	Viola esp., Viola reichenbachiana, Viola tricolor
phylophage	Brachypodium sylvaticum, Molinia caerulea
phylophage	Viola canina, Viola reichenbachiana, Viola esp.
spermo à blastophage	Trifolium pratense
phylophage	L. linifolius, Lathyrus pratensis, Trifolium esp., Lotus comiculatus
phylophage	Dactylis glomerata
phylophage	Crucifères esp.
phylophage	Prunus mahaleb, Prunus spinosa
phylophage	B. pendula, S. aucuparia, S. aria, Crataegus esp., S. caprea, Prunus esp.
spermophage	Anthyllis esp., Rhamnus catharticus, Helianthemum esp.
phylophage	Primula vulgaris
phylophage	Melica esp., Poa esp.
blasto à phyllophage	Prunus esp., Prunus spinosa
phylophage	Dactylis glomerata, Holcus mollis
phylophage	B. sylvaticum, Melica ciliata, Cynosurus cristatus, Briza media
spermophage	Sanguisorba officinalis
phylophage	Plantago lanceolata, Plantago media
spermophage	Anthyllis vulneraria
phylophage	Coronilla varia, Hippocrepis comosa
phylophage	Polygonum bistorta, Plantago lanceolata, Valeriana officinalis...
phylophage	Coronilla varia, Hippocrepis comosa
phylophage	Festuca ovina
phylophage	Rumex acetosa, Rumex acetosella
phylophage	Hippocrepis comosa
phylophage	Brachypodium esp., Bromus erectus, Poa trivialis
phylophage	Potentilla esp., Sanguisorba minor
spermo à phyllophage	Anthyllis vulneraria
phylophage	Festuca esp.
phylophage	Calamagrostis varia, Festuca rubra, Festuca ovina
phylophage	Bromus erectus, Festuca esp.
phylophage	Sedum album
phylophage	Filipendula ulmaria
phylophage	Urtica dioica
phylophage	Carex esp., Festuca esp.
phylophage	Anthoxanthum odoratum, Nardus stricta, Poa esp.
phylophage	Medicago esp., Trifolium esp., Vicia esp.
phylophage	Bromus erectus, Festuca rubra
phylophage	Hippocrepis comosa, Lotus comiculatus
phylophage	Urtica dioica
phylophage	Rubus esp., Viola esp.
phylophage	Rumex acetosa, Rumex acetosella
phylophage	Rumex acetosa, Rumex scutatus, Rumex acetosella
phylophage	Carex esp., Festuca esp.
phylophage	Viola tricolor
phylophage	D. carota, Pimpinella saxifraga, Peucedanum palustre, P. cervaria
phylophage	Crucifères esp.
phylophage	Crucifères esp.
phylophage	Medicago lupulina, Onobrychis vicifolia, Medicago sativa
phylophage	Holcus lanatus
phylophage	Onobrychis vicifolia, Medicago esp., Trifolium esp.
phylophage	Carduus acanthoides, Cirsium arvense, Onopordum acanthium
phylophage	Urtica dioica

## MÉTHODE ET ANALYSES

Les valeurs présentées dans le tab. 3 sont basées sur un comptage direct des individus observés dans les talus retenus. Quatre passages ont été réalisés dans chacun d'eux entre les mois de mai et de septembre, et ceci toujours par beau temps. Dans des talus de structure linéaire (faible largeur) les individus rencontrés ont été comptés en effectuant un itinéraire rectiligne; dans des talus recouvrant une surface plus grande (forte largeur), les comptages ont été effectués par le biais d'un itinéraire en zig zag (10 m d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque talus à chaque passage a oscillé entre 15 et 90 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents talus inventoriés.

Les variables environnementales suivantes ont été systématiquement prises en compte :

- type de talus: haut-talus, bas-talus routiers et ferroviaires ou talus mixte;
- localisation géographique, position topographique, exposition, pente effective;
- longueur effective; largeur moyenne, évaluée par pointage effectué tous les 2 à 10 m en fonction de la régularité du talus concerné; surface du talus;
- surface effective de pierraille et de roche apparente, de buissons isolés ou de massifs boisés;
- type de milieux voisins (en cas de présence de forêt la longueur et la structure moyenne de la lisière ont été déterminées);
- type d'entretien ou d'exploitation déterminés de visu.

Un minimum de 10 relevés phytosociologiques partiels (sans graminées ni cypéracées) de 1m<sup>2</sup>, choisis au hasard, ont été effectués dans chaque talus à chaque passage. Sur la base de ces relevés, un indice floristique, oscillant entre 1 et 6, a été déterminé pour chacun d'eux. Un indice de 6 signifie que le pourcentage de plantes caractéristiques de milieux amendés ou eutrophes est  $\leq 10$ ; un indice de 1 signifie que ce pourcentage est  $\geq 90$ ; les classes intermédiaires étant les suivantes: 2: 76 à 90%; 3: 51 à 75%; 4: 26 à 50%; 5: 11 à 25%.

Les relevés fauniques effectués dans chaque talus ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSPAN, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Ce tri a défini leur ordre d'apparition dans les tableaux 2 et 3. Ils ont subi ensuite une analyse canonique des correspondances, CANOCO (TER BRAAK, 1988) en tenant compte des variables environnementales suivantes: coordonnées (considérées isolément afin de déceler une éventuelle structure spatiale des données), altitude, longueur, largeur, surface, longueur de lisière forestière adjacente, pourcentage de recouvrement des buissons et massifs boisés, indice floristique, type d'entretien (descripteurs considérés ensemble puis analysés par régression pas à pas multivariable).

## RÉSULTATS

*Approche faunistique globale*

59 espèces, soit 53% de la faune régionale (GONSETH, 1991), ont été répertoriées au moins une fois dans les 43 talus étudiés. Parmi ces 59 espèces, 4 sont menacées à l'échelle nationale et 11 sont menacées à l'échelle jurassienne (tab. 1, d'après

GONSETH, sous presse). Nous précisons toutefois que l'une d'entre elles, *Iphiclides podalirius*, a été observée le long d'un talus dont les caractéristiques ne correspondent pas à ses exigences écologiques, mais qui est situé non loin d'un milieu où sa présence est confirmée. Cette observation est imputable aux déplacements importants que l'espèce effectue en période de reproduction (WEIDEMANN, 1982 notamment).

Comme l'exemple sus-mentionné le souligne, il est peu probable que les 59 espèces observées forment des populations stables dans les talus étudiés: si certaines s'y reproduisent, d'autres ne font sans doute qu'y transiter. Un classement des espèces par le biais d'un indice de mobilité (tab. 1, VG), défini d'après BAKER (1969) et BALLETO & KUDRNA (1985), permet d'isoler celles dont la probabilité de reproduction dans les sites où elles ont été observées est la plus forte et de définir ainsi leur peuplement minimal potentiel. Calculé pour chaque groupe écologique (tab. 2, MHAB) représenté par les 59 espèces recensées, le rapport entre le nombre d'espèces peu mobiles (VG 1-3) et le nombre total d'espèces présentes est le suivant: espèces forestières (2/2); espèces des lisières et des clairières (3/5); espèces des milieux ouverts extensifs et des lisières et clairières (8/8); espèces des milieux ouverts extensifs buissonneux (5/7); espèces des milieux ouverts extensifs (12/12); espèces des milieux ouverts rocailleux (5/5); espèces peu exigeantes des milieux ouverts (10/21). En définitive, il existe une forte probabilité que 44 des 59 espèces recensées soient résidentes dans les talus où elles ont été observées.

Ces premières informations permettent de souligner les faits suivants:

- compte tenu de la petite surface qu'ils représentent (11 ha), l'ensemble des 43 talus étudiés abritent de nombreuses espèces de papillons diurnes, dont plusieurs sont menacées en Suisse ou dans le Jura. Ce fait est une première justification de l'intérêt porté à ces milieux dans une optique de protection des espèces et des habitats. Cette affirmation doit toutefois être pondérée par le fait que 55 espèces ont été observées dans 7 talus (nb. moyen d'espèces = 26) et que seules 23 espèces ont été observées dans les 36 talus restants (nb. moyen d'espèces = 5.8)

- la diversité biologique de la faune recensée, soulignée par la présence conjointe de plusieurs groupes écologiques différents, est un premier indice de l'hétérogénéité des talus étudiés

### Tri des relevés (TWINSPAN)

Un fait marquant émane de la lecture du tab. 3: si 6 espèces, largement répandues dans les cultures ou dans les herbages amendés (*Maniola jurtina*, *Pieris rapae*, *P. napi*, *Polyommatus icarus*) et dans les prairies semi-extensives à extensives (*Aphantopus hyperanthus*, *Melanargia galathea*), sont communes à de nombreux talus (fréquence > 55%), la majorité d'entre elles (58%) n'ont été observées que ponctuellement (fréquence < 15%). Il est donc difficile de définir une communauté lépidoptérologique minimale des talus routiers et ferroviaires du canton de Neuchâtel.

Le tri des relevés fauniques établi grâce à TWINSPAN a été effectué en ne tenant compte que des espèces sédentaires ou peu mobiles (tab. 1: VG 1-3). Les catégories d'abondance suivantes ont été retenues 1: 1-2 ind.; 2: 3-8 ind.; 3: 9-17 ind.; 4: 18-35 ind.; 5: >35 ind. La limite inférieure de séparation d'un groupe de relevés a été fixée à 5. La fig. 1 résume les résultats de cette analyse.

Tab. 2: Caractéristiques des talus étudiés. Parc: numéro du talus; altit: altitude; surf: surface; long: d'espèces de papillons sédentaires ou peu mobiles observées; spi: nombre d'espèces menacées et (ou) totale du talus concerné; rbo: recouvrement des zones boisées; lis: longueur de lisière adjacente (m); nombre d'espèces de plantes des pelouses mésotrophes à eutrophes; Nf: note floristique globale (appré-  
abondantes); N2: indice de diversité de Hill (nb. espèces très abondantes) d'après Ludwig & Rey-

parc	commune	altit	expo	surf	long	larg	nsp	sed	spi	rbo	rbo
217	Chaux-du-Milieux	1080	E/NE	1176	235	5	0	0	0	0	0
178	Brot-Dessous	830	SE	969	255	4	2	1	0	0	0
348	Boudevilliers	685	E/SE	975	90	11	2	1	0	7	0
152	Thielle-Wavre	435	E	1943	270	7	5	2	0	5	0
153	Thielle-Wavre	450	E/SE	3000	107	28	7	2	0	2	0
385	Hauts-Geneveys	940	SE	649	84	8	10	7	1	0	0
347	Boudevilliers	685	SE	502	110	5	2	2	0	0	0
156	Cressier	435	E/SE	1860	220	8	7	3	0	8	34
169	Les Brenets	920	S/SE	920	140	7	9	4	0	0	0
154	Thielle-Wavre	450	SE	6112	180	34	11	5	0	12	51
329	Coffrane	785	NO	391	175	2	4	2	1	0	0
161	Vilars-Saules	765	N/NE	530	120	4	6	3	1	0	0
6	Valangin	700	N/NE	5495	320	33	14	10	3	10	0
392	Fontaines	1280	NO/O	16327	1186	14	21	15	5	8	9
171	Couvet	730	S	8671	681	13	24	17	5	12	24
277	St-Sulpice	910	S/SE	2855	410	7	28	24	7	21	0
403	Couvet	770	S	4231	557	8	33	26	5	7	0
64	Le Locle	990	SE	12525	497	25	33	23	11	2	13
181	Les Bayards	940	S	9942	720	14	24	19	10	4	0
183	Le Locle	960	SE	8305	520	16	22	15	7	0	0
8	Valangin	715	S	4840	220	22	17	11	3	0	0
170	Rochefort	840	S/SE	1843	670	3	12	4	0	0	0
383	Hauts-Geneveys	950	E	1222	130	9	10	8	2	35	33
157	Le Landeron	770	S/SE	937	283	3	9	5	0	0	0
186	Colombier	460	E/SE	1144	143	8	8	5	1	0	0
401	Neuchâtel	1100	S	667	112	6	8	6	0	6	0
159	Le Landeron	670	SE	314	150	2	6	5	0	0	0
382	Hauts-Geneveys	960	E	594	105	6	4	3	0	2	0
160	Le Landeron	670	SE	745	210	4	3	3	0	20	0
176	Noiraigue	760	S	3122	410	8	20	13	4	19	0
179	Les Verrières	940	S	1143	135	8	13	10	3	0	0
400	Neuchâtel	1095	S/SE	1188	120	10	11	9	3	0	0
52	Engollon	695	SE	1210	190	6	10	6	2	0	0
162	Engollon	700	S/SE	2276	170	13	10	5	0	0	0
175	Travers	735	S/SE	2300	165	14	10	6	1	10	0
163	Fontainemelon	930	S	1867	335	6	8	6	1	0	0
164	Dombresson	735	S/SE	1010	176	6	8	4	0	4	0
167	Fenin	710	NO	272	80	3	5	3	0	0	0
173	Travers	735	E/SE	947	200	5	5	4	0	0	0
216	Fenin	710	S/SE	268	108	2	4	3	0	0	0
165	Dombresson	735	S/SE	890	220	4	2	0	0	0	0
359	Lignièrès	890	SE	1100	165	7	7	4	1	0	0
436	Travers	740	S/SO	942	160	6	5	3	0	0	0
Moy		790		2749	268	10	11	7	2		
Ety		187		3523	222	8	8	7	3		

longueur; larg: largeur; expo: exposition; nsp: nombre d'espèces de papillons observées; sed: nombre caractéristiques de milieux de qualité observées; rbu: recouvrement des bnissons (en % de la surface nbfl: nombre d'espèces de plantes; fl12: nombre d'espèces de plantes des pelouses maigres; fl58: ciation qualitative); SH: indice de diversité de Shanon; N1: indice de diversité de Hill (nb. espèces NOLDS, 1988; Moy: moyenne des valeurs de la colonne concernée; Ety: Ecan type.

lis	nbfl	Nf	fl12	fl58	entretien	type de talus	SH	N1	N2
0	35	6	16	4	fauchage	ban rte secondaire	-	-	-
0	31	4	7	15	fauchage	htl rte cantonale	0.69	-	-
0	15	1	1	13	sans	btl rte principale	0.67	1.96	2.5
0	10	4	1	3	fauch. partiel	htl autoroute	0.95	2.58	1.89
0	28	4	6	10	fauchage	htl autoroute	1.37	3.93	3.04
0	25	6	12	4	fauchage	htl CFF	2.24	9.44	26
0	26	4	7	8	fauchage	htl rte principale	0.56	1.75	2
0	14	4	2	5	sans	btl autoroute	1.68	5.38	5.08
0	36	4	9	11	fauchage	htl rte principale	2.01	7.47	8.56
0	20	4	2	8	sans	htl autoroute	1.8	6.06	4.34
0	16	3	3	9	sans	htl cultures	1.03	2.81	2.61
0	10	5	4	2	fau. et pâture	htl rte secondaire	0.95	2.58	1.82
40	56	5	17	16	sans	htl chemin revêtu	1.81	6.09	4.34
1186	75	4	24	25	sans	htl rte secondaire	2.64	14	12.1
300	58	5	23	12	sans	htl rte cantonale	2.59	13.4	9.57
360	52	6	25	3	fauch. partiel	htl CFF	2.86	17.5	13
557	71	6	38	8	fauch. partiel	htl CFF	2.65	14.1	8.28
74	60	5	27	11	sans	btl CFF / htl rte can	2.86	17.5	12.6
0	71	5	23	20	fauch. partiel	btl CFF / htl rte can	2.76	15.8	13.6
0	30	4	3	12	fauch. partiel	htl rte cantonale	2.78	16.1	15.1
0	58	4	17	20	fauch. partiel	htl rte principale	2.02	7.57	5.53
670	36	5	13	5	fauchage	htl rte principale	1.98	7.26	5.44
0	21	5	11	4	sans	btl pâturage	1.75	5.75	4.44
0	32	6	17	4	fauchage	htl rte secondaire	1.92	6.86	7.02
0	37	6	19	5	fauchage	htl rte secondaire	1.88	6.6	7.06
80	33	5	14	7	sans	btl cultures	1.59	4.88	3.57
0	29	5	10	4	fauchage	htl rte principale	1.64	5.17	7.5
0	30	5	13	7	fauchage	htl rte cantonale	1.27	3.58	5.25
0	37	5	16	6	sans	btl rte principale	0.8	2.23	2.06
0	37	5	13	4	fauch. partiel	htl rte cantonale	2.65	14.2	13.2
0	38	5	11	11	fauch. partiel	btl CFF / htl rte pri	2.35	10.6	13.1
0	25	5	8	6	fauch. partiel	htl cultures	1.86	6.43	4.97
0	27	5	13	4	fauch. partiel	htl rte principale	1.46	4.3	3.3
0	12	4	1	5	sans	htl rte principale	1.93	6.95	6.07
0	46	5	18	8	sans	htl rte cantonale	1.86	6.45	4.96
0	26	4	5	8	fauch. partiel	rte principale	1.85	6.37	6.44
0	23	5	10	5	sans	htl rte principale	1.9	6.74	9.1
0	19	4	2	7	fauchage	htl rte secondaire	1.29	3.65	3.43
200	38	6	20	4	fauchage	htl rte principale	1.49	4.46	7
0	17	5	5	3	fauchage	htl rte secondaire	1.35	3.86	7
0	18	5	6	4	fauchage	htl rte principale	0.63	1.89	3
0	39	5	12	12	fauchage	htl rte secondaire	1.85	6.33	11
0	38	5	14	10	fauch. partiel	htl rte cantonale	1.38	4	4.67
	34		12	8					
	17		8	5					

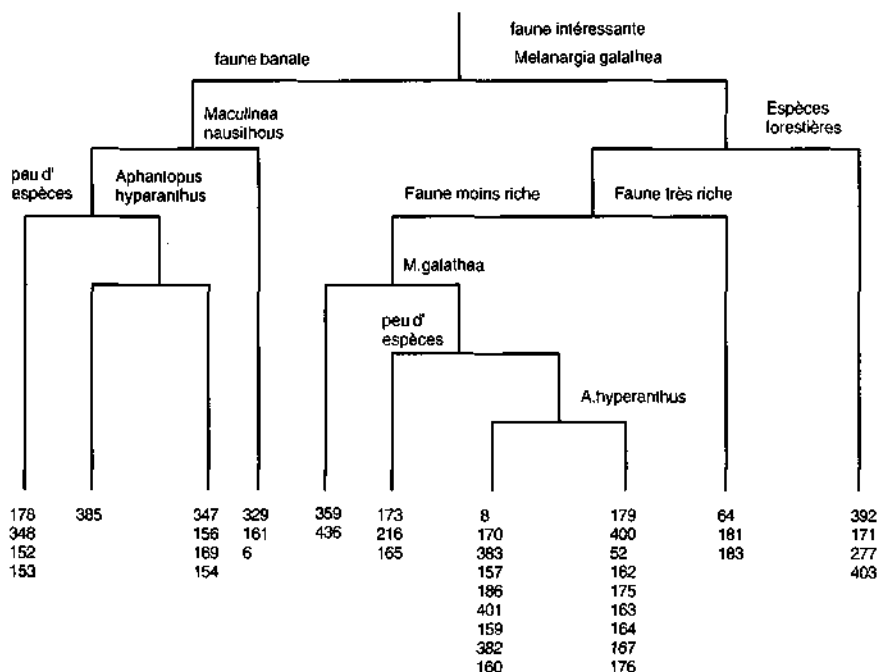


Fig. 1: Tri des relevés (TWINSPAN). Pour chaque niveau de division, TWINSPAN indique à son utilisateur les espèces significativement corrélées à l'une ou l'autre des branches de l'arbre dichotomique. Une comparaison des connaissances accumulées sur l'écologie de ces espèces permet de cerner les tendances exprimées par les groupes de relevés ainsi formés. Ces tendances, ainsi que certaines espèces très significatives sont indiquées sur chaque branche de l'arbre dichotomique représenté sur cette figure.

Les faits suivants ressortent de cette première analyse:

- le premier niveau de division des relevés isole les talus dont la faune lépidoptérologique est la plus banale de ceux où la faune recèle une ou plusieurs espèces intéressantes. Il souligne aussi le rôle important que joue *Melanargia galathea* dans l'évaluation de la qualité biologique d'un milieu (espèce indicatrice): l'absence de cette espèce d'une prairie donnée est un indice de sa faible qualité biologique et la découverte d'autres espèces caractéristiques des pelouses sèches extensives est improbable (tab. 3, relevés 178 - 161). La présence de quelques individus seulement de *Melanargia galathea* souligne souvent un problème d'exploitation ou d'entretien du milieu (début d'engraissement, fauchages trop fréquents ou trop précoces, charge trop forte en bétail); la présence de quelques autres espèces intéressantes est toutefois possible (tab. 3, relevés 170-165). La présence de nombreux individus de *Melanargia galathea* est un indice de la bonne qualité du milieu; dans ce cas, la présence d'autres espèces intéressantes est probable (tab. 3, relevés 171 -8);

- les talus abritant *Maculinea nausithous*, espèce menacée à l'échelle nationale, sont associés, dans le cas présent, aux talus dont la faune est la plus banale. Ce fait est imputable à la biologie très particulière de l'espèce, qui, sous certaines

conditions (GONSETH, sous presse), peut résister à une exploitation relativement intensive des milieux qui l'abritent (talus 161) et se maintenir dans des milieux dégradés (talus 329) ou relativement atypiques (talus 6);

- la présence de massifs forestiers aux abords immédiats de certains talus (392, 171, 277, 403) influence fortement leur faune lépidoptérologique. Toutefois, comme le montrent les relevés effectués dans les talus 170 et 173 (respectivement 12 et 5 espèces), d'autres conditions doivent aussi être remplies pour que cette influence apparaisse nettement (voir plus loin);

- les talus 64, 181 et 183 se distinguent par la bonne qualité de leur faune (avec respectivement 33, 24 et 22 espèces recensées dont 11, 10 et 7 très intéressantes). Ces 3 talus ont une surface et une largeur importantes et ne sont pas ou que partiellement entretenus;

- cette analyse met enfin en évidence le rôle non négligeable qu'*Aphantopus hyperanthus* joue comme espèce indicatrice: elle permet en effet d'isoler respectivement 5 et 9 talus des deux branches principales de l'arbre dichotomique. Sur ces 14 talus, 5 ne subissent aucun entretien, 5 ne subissent qu'un fauchage partiel et les 4 restants ne sont fauchés qu'en fin de saison. Ces faits sont en accord avec les constatations faites dans d'autres milieux de la région: l'espèce est particulièrement abondante dans les pelouses graminéennes à végétation haute, souvent abandonnées, et ceci indépendamment de la qualité de leur flore.

#### *Analyse canonique des correspondances (CANOCO)*

Pour effectuer les analyses décrites ci-dessous, les abondances des espèces telles qu'elles figurent dans le tab. 3 ont été pondérées en  $\ln(nsp+1)$ . En outre, ces analyses ont été réalisées deux fois, d'abord en ne retenant que les espèces peu mobiles, puis sur l'ensemble des espèces. Comme il s'est avéré que l'ajout des espèces très mobiles ne modifiait pas fondamentalement les résultats, c'est cette dernière variante qui sera développée ici.

*Premier pas:* analyse globale impliquant l'ensemble des espèces recensées, des talus étudiés et des variables environnementales retenues. L'inertie totale obtenue (variance de la matrice) est de 2.838. Le pourcentage de variation expliquée par les variables environnementales retenues est 60%. Toutefois comme certaines variables sont corrélées entre elles (surface, longueur et largeur par ex.), cette dernière valeur est à prendre avec précautions.

*Deuxième pas:* analyse par régression pas à pas multivariable. Les variables sont entrées une à une par ordre décroissant de pourcentage de variation expliquée. A chaque pas, la fraction de variation supplémentaire est testée (par permutations) et l'adjonction de nouvelles variables s'arrête quand cette fraction n'est plus significative. Cette analyse a fait ressortir 4 variables explicatives: la surface, la longueur de lisière adjacente, l'altitude et la note floristique maximale (6). Ces 4 variables expliquent significativement 27% de la variation de la matrice espèce ( $p = 0.01$ ). Ces 4 variables sont corrélées positivement avec l'axe 1 de l'analyse (fig. 2) ce qui signifie que les espèces situées dans la zone positive de cet axe réagissent favorablement à une grande surface, à la présence d'une longue lisière et qu'elles se trouvent plutôt en altitude. L'axe 2 de l'analyse place du côté positif les espèces sensibles à l'indice floristique maximal et sépare les espèces sensibles à une longue lisière (côté positif) de celles qui sont sensibles à une grande surface (côté négatif).

*Troisième pas:* analyse similaire effectuée avec les coordonnées topographiques des talus étudiés afin de déceler une éventuelle structure spatiale des don-

Tab. 3: Peuplement lépidoptérologique de chaque talus. NP: nombre de talus où l'espèce a été observé; TOT/PARC: nombre total de papillons adultes observés par espèce; TOT/PARC: nombre total de papillons adultes obser-

ESPECE	NP	178	348	152	153	385	347	156	169	154	329	161	6	392	171	277	403	64	181	183
P.napi	25		3		1	1		3		5	1		1	12	11	11	27	3	4	1
O.venatus	18					2			1	3		1	6		3	6	8			3
G.rhamni	8									1				5	1	3	4	1		1
E.ligea	6													4	1	2	1	1		
A.cardamines	6											1		4		3	1	2		
A.paphia	5													1	2	4	4			
C.euphrosyne	5													1	1	3	2			
C.rubi	4														1	3	1	1		
C.palaemon	3														1	2	1			
L.sinapis	3															4	3			
E.aethiops	3														24	15	61			
C.argoilus	3									3				1	1					
P.c-album	2														1			1		
F.adippe	2															2	1			
T.betulae	2																2			
I.podalaris	1																			
A.craetegi	1																		1	
E.euryale	1													11						
H.lucina	1														2					
M.nausithous	3										9	28	31							
M.galatea	27														7	18	18	53	16	10
A.hyperantus	25					1	3	5	4	32	5		10		5	1	2	10	4	6
E.medusa	11													1	9		2	17	13	9
L.hippothoe	10					1						5		1				1	1	4
S.sertorius	9											1		1		3	1	7	1	1
M.aglaja	7													1		1	1	34	5	1
L.bellargus	7															6	3	12	1	
E.tages	6											1			2		2			3
B.ino	6																	5	8	3
L.maera	6					1								3	1	8	2	2		
T.lineolus	5																	6	4	2
C.alfacariensis	5															10	8	8	1	
L.coridon	5															32	21	4		
C.glycerion	4																	20	14	3
C.minimus	4													2				1		1
C.semiargus	4													4					1	
P.apollo	3															6		1	4	
L.megera	3																5			
P.dorylas	3													1		1				
H.comma	2													3					3	
M.parthenoides	2																	11		3
E.meolans	2															2			1	
M.diamina	1																		1	
M.jurtina	35	1	2	1	1	1	1	1	3	8		1	73		7	10	14	6	9	2
P.icarus	24			2	14	2				1			10				5	2		10
C.pamphilus	15												3	2	1	1	1	5		1
T.sylvestris	9								2				38					12	2	
L.tityrus	5																			
P.machaon	4				1											1				
L.phlaeas	1																		1	
P.rapae	36			16	6	2		10	6	15	1	4	4	1	7	2	6	8	6	4
C.cardui	17	1		2	2			3	2	5		3			1			1	1	2
A.urticae	16					1			2	1			1	9				31	2	4
C.hyalae	10														1					1
P.brassicacae	9			1	1			3		1		1				2	2			
I.io	9								1	2				1	2		1	16		
C.crocea	5																1		1	1
V.atalanta	3														1		1			
I.athonia	3																2	1		
Tot/talus		2	5	22	26	13	4	26	22	76	16	38	185	69	93	162	214	285	106	73

## LÉPIDOPTÈRES DIURNES DES TALUS

véc; Numéro des colonnes: talus concernés (se réfère à la colonne PARC du tab. 2); TOT: nombre vés par talus.

8	170	383	157	186	401	159	382	160	176	179	400	52	162	175	163	164	167	173	216	165	359	436	TOT
3	5	1	1						3	1		1		2	4	1					1		107
7	2	5					3		1				1		1		1						55
1																					3		17
	1																						12
							1																12
																							7
																							6
																							4
																							10
																							100
																							5
																							2
																							3
																							3
																							1
																							11
																							2
																							68
42	1	6	6	3	2	3	1	4	5	5	5	16	6	14	5	4	6	1	2	2			261
17		3							4	4	1	1	2	3	9	3	2		2				139
									4	2	1			2				1					61
		1									2	1			2								19
											1												19
																							44
	1								4														29
									1														10
																							19
	1																						17
																							14
																							28
		1							2														60
																							38
									1														5
												4											11
																							11
																							9
																							4
																							6
																							14
																							3
																							1
60	12	9	8	3	13	3		10	10	1	17	30	9	6	7			2	2			1	344
31		1	1	6	1	1	2	1	1	1	10	11	12		3	1						2	131
1		1	1	3	1				1	2													28
12		20	3		2	1																	92
1	1								1														5
1									1														4
																							1
3	3	1	4	7	2	1	1		9	3	1		2	2	1	2	1		1	1			145
			5	2						1			2			1							35
6	1				1				1			1	2	2			1						66
4			1						1		1	1	2										14
	1								2														14
									1														26
																							5
																							3
																							4
193	30	48	30	26	25	10	7	15	56	24	45	64	39	34	32	14	11	8	7	3	11	8	2177

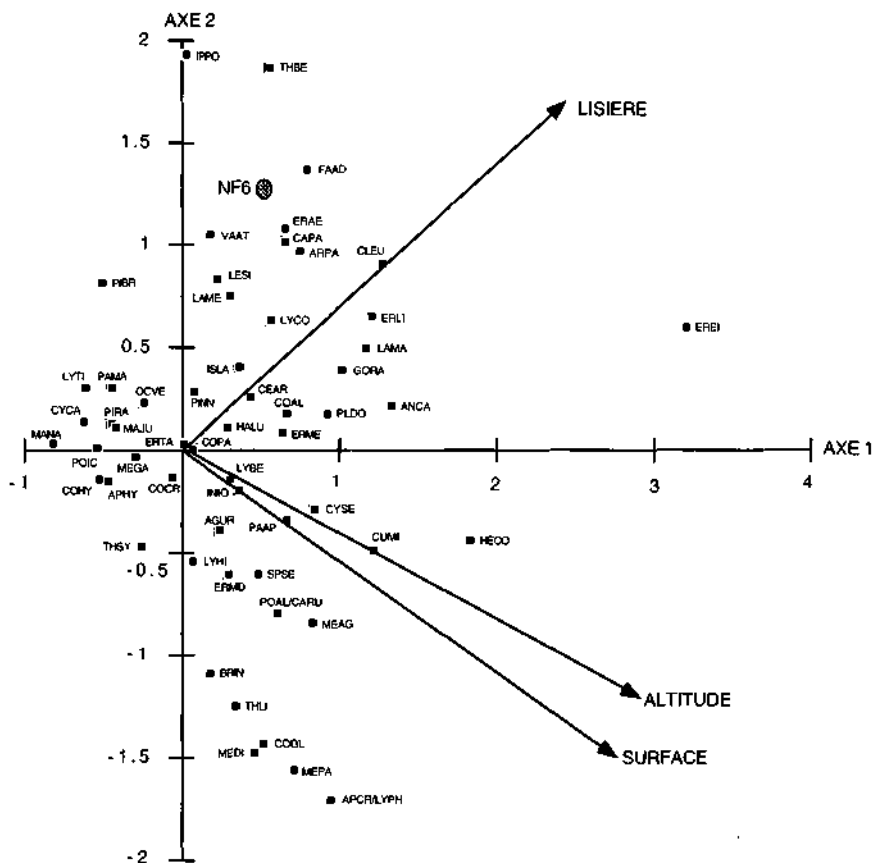


Fig. 2: Résultats de l'analyse canonique. Les espèces de papillons sont abrégées par un code de 4 lettres (2 premières lettres du genre, 2 premières lettre de l'espèce). La disposition des différentes espèces dans cette figure est déterminée par leur sensibilité aux 4 variables suivantes: NF6: note floristique maximale; LISIERE: longueur de lisière forestière adjacente; ALTITUDE: altitude des talus; SURFACE: surface des talus.

nées. La somme des 2 valeurs propres canoniques, égale à 0.397 (14% de l'inertie totale), est significative ( $p = 0.01$ ). Comme les deux variables spatiales (coordonnées x et y) ont été entrées séparément, il est possible d'affirmer que les peuplements des talus étudiés varient significativement d'est en ouest et du sud au nord.

*Quatrième pas:* afin de déterminer si la variation expliquée par les facteurs environnementaux et celle expliquée par les variables spatiales ne représentent pas la même chose, une analyse canonique partielle des correspondances (après avoir retiré l'effet des variables spatiales par régression multiple) est effectuée: la somme des valeurs propres canoniques, égale à 0.570 (20.1% de variation expliquée), est significative ( $p = 0.01$ ).

*Cinquième pas:* analyse similaire effectuée sur les variables spatiales après avoir retiré l'effet des variables environnementales: la somme des valeurs propres canoniques égale à 0.199 (7% de variation expliquée) est significative ( $p = 0.01$ ).

En définitive, la variation de la matrice papillons/talus peut être divisée en 4 fractions. La première 20.1%, représente la variation due aux facteurs environnementaux uniquement; la seconde (6.9%) représente la variation due conjointement aux facteurs environnementaux et spatiaux; la troisième (7%) représente la variation due aux facteurs spatiaux indépendants des facteurs environnementaux; et la quatrième (66%) représente la fraction de variation non expliquée.

## DISCUSSION

Certaines précisions concernant les variables spatiales et altitudinales doivent être apportées:

### *Variables spatiales*

Les 43 talus étudiés se répartissent en gros sur un transect traversant le canton de Neuchâtel dans la direction SE (littoral) - NO (montagne). La variation significative des peuplements de Lépidoptères diurnes sur cet axe peut s'expliquer, du moins partiellement, par une variation importante de la topographie des régions qu'il traverse (relief collinéen et doux au SE, plus tourmenté au NO), par la nature des milieux voisins des talus étudiés (cultures intensives ou zone fortement urbanisée au SE, pâture, forêts et zone peu urbanisée au NO) et par la structure même des talus retenus (homogène au SE, souvent hétérogène au NO), cette dernière variable étant corrélée à la nature du relief ambiant. Il est clair toutefois que les résultats obtenus sur cet échantillon ne suffisent pas pour affirmer que la «valeur biologique» des talus routiers ou ferroviaires du canton de Neuchâtel varie en fonction de leur localisation géographique.

### *Altitude*

Il existe un important gradient altitudinal entre les talus étudiés sur le littoral (435 m au minimum) et ceux étudiés en montagne (1280 m au maximum). Cette variable, mise en évidence par l'analyse impliquant la totalité des espèces recensées, ne ressort pas d'une analyse impliquant les seules espèces sédentaires ou peu mobiles, ce qui peut sembler paradoxal.

Il est relativement aisé d'expliquer pourquoi cette variable ne ressort pas de la seconde analyse. La plupart des espèces peu mobiles les plus répandues et les plus abondantes dans les talus étudiés (*Melanargia galathea*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperanthus*, *Polyommatus icarus*, *Ochlodes venatus* notamment) sont des espèces à large amplitude altitudinale qui ne sont donc pas sensibles à cette variable (comme le prouve d'ailleurs la fig. 2). Il est par contre plus compliqué d'expliquer pourquoi elle ressort de la première analyse. Deux hypothèses, qui ne s'excluent pas, peuvent toutefois être formulées:

- la première est inhérente à l'échantillonnage: quelques espèces dont l'indice de mobilité est élevé sont particulièrement abondantes aux abords des forêts (*Gonepteryx rhamni*, *Pieris napi* par ex.). Or, dans l'échantillon de talus retenus, ceux qui sont bordés d'une longue lisière sont plutôt situés en altitude, à l'instar de la plupart de ceux qui abritent les espèces sédentaires les plus intéressantes. L'effet

cumulatif de la présence de ces espèces mobiles et sédentaires dans des talus de moyenne et haute altitude pourrait suffire pour expliquer la variation significative des peuplements de Lépidoptères décrits en fonction de cette variable

- la seconde est inhérente à l'éthologie des espèces mobiles: un certain nombre d'entre elles (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io*, *Vanessa atalanta* par ex.) effectuent d'importants déplacements (plusieurs km) durant leur vie, même si certaines (*Aglais urticae*, *Inachis io*) présentent une phase de comportement territorial sur leur site d'émergence et de reproduction. Si des facteurs endogènes sont à l'origine de ces comportement migratoires, l'influence de facteurs exogènes a aussi été proposée pour les expliquer: baisse de la qualité globale de l'habitat d'origine, augmentation de la concurrence intra-spécifique par exemple. Bien qu'une grande variabilité individuelle de direction migratoire existe généralement au sein d'une même espèce, certaines directions préférentielles (adoptées par la majorité des individus d'une population) ont été mises en évidence: schématiquement, direction S-N pour les générations printanières et estivales et direction N-S pour la (les) génération(s) plus tardives (BAKER, 1984). Il n'est donc pas exclu que le comportement migratoire adopté par certaines espèces mobiles présentes dans nos relevés (*Aglais urticae*, *Inachis io* notamment) entraîne une concentration de leurs populations dans les montagnes neuchâtelaises durant la saison. En effet, cette région abrite une densité de sites favorables de reproduction et de nutrition plus importante que la région littorale, qui est plus urbanisée, qui présente une plus forte densité de cultures intensives et dont les prairies (source potentielle de nectar) sont fauchées plus précocement. Notons à ce propos que 75% du nombre total d'individus d'*Aglais urticae* et d'*Inachis io* ont été observés dans les 13 talus (30%) situés à plus de 900 m d'altitude. En outre, en considérant l'ensemble des observations faites pour ces 2 espèces dans le canton de Neuchâtel (respectivement 1917 et 813 individus observés), il existe une corrélation significative ( $R^2 = 0.955$ ,  $p < 0.01$ ) entre le nombre total pondéré d'individus observés ( $\ln(n_i+1)$ ) et l'altitude (exprimée en classe de 150 m.) des milieux dans lesquels elles ont été observées ( $n_i$  = somme des nombres moyens d'individus observés par station pour ces 2 espèces par classe d'altitude).

#### Variables environnementales

66% de la variation de notre matrice de base ne sont pas expliqués par l'analyse des variables retenues. Cette valeur élevée sous-entend que l'ensemble des variables explicatives ne sont pas incluses dans l'analyse effectuée et rend compte du caractère aléatoire de la dispersion de certaines espèces de papillons. En outre, l'interdépendance de certaines variables compliquent l'analyse des résultats : des talus de grande surface ne sont pratiquement jamais intégralement fauchés; ils présentent ainsi des plages de végétation haute et généralement un recouvrement non négligeable de buissons; de par leur taille, ils subissent moins les nuisances des voies de communication qui les bordent et leur position géographique et topographique (région au relief tourmenté) assurent souvent la présence de milieux de bonne qualité dans leurs environs immédiats.

Le rôle prépondérant de la surface et du degré d'isolement d'un biotope donné dans l'augmentation du nombre d'espèces présentes (BLONDEL, 1979, notamment) est aujourd'hui largement admis en écologie. Si l'influence de la superficie est mise en évidence par l'analyse des peuplements des talus étudiés, l'isolement spatial est un facteur qui ne ressort pas nettement de nos observations; mais, comme nous l'avons déjà souligné, la notion de talus ne recouvre pas une entité écologique cohérente.

Quelle que soit l'influence de ces 2 facteurs, il est clair que d'autres variables entrent aussi en ligne de compte pour expliquer les différences des peuplements des talus étudiés. Si l'influence de l'un d'eux est nette, d'autres ont une influence plus diffuse qui ne ressort pas des analyses effectuées. Les faits suivants méritent d'être soulignés:

*Lisière*: si la présence d'une longue lisière aux abords de certains talus a une influence très nette sur leur peuplement lépidoptérologique (apparition d'espèces spécialisées), elle ne suffit pas pour assurer la présence d'une faune riche et diversifiée, comme le montrent les observations faites dans le talus 170. Une comparaison des caractéristiques des talus présentant une longue lisière et une faune intéressante (392, 171, 277, 403; 21 espèces sédentaires en moyenne) à celles du talus 170 (4 espèces sédentaires) met en évidence des différences importantes pour 4 facteurs principaux: surface, largeur, entretien et type de talus.

*Flore*: seul l'indice floristique 6 ressort des analyses effectuées. Ce fait est imputable d'une part au fait que certaines espèces, et notamment certaines espèces forestières, n'ont été observées que dans des talus dont l'indice floristique était maximum, et d'autre part au fait qu'aucune autre corrélation n'existe entre la qualité du couvert végétal des talus étudiés et leurs peuplements lépidoptérologiques. En effet, si les deux talus dont l'indice floristique est faible (348, 329) ont une faune très banale, ceux dont les indices sont élevés (5, 6) présentent des peuplements lépidoptérologiques soit très riches (64, 181), soit très pauvres (173, 359, 436) soit inexistant (217).

*Largeur*: cette variable est évidemment corrélée à la surface des talus étudiés; toutefois, elle ne ressort pas en tant que tel des analyses effectuées. Ce fait est dû à son interdépendance avec d'autres facteurs: à l'entretien (un talus de faible largeur est souvent intégralement fauché à l'inverse de la plupart des talus de forte largeur) ou à la nature de la voie de communication adjacente (type de talus). Pour ce dernier paramètre les faits suivants peuvent être soulignés: les haut-talus de faible largeur, situés aux abords d'une route très fréquentée, sont systématiquement balayés par les turbulences du trafic. Pour des insectes volants et délicats, ces turbulences représentent un piège mortel comme nous avons pu le constater sur le terrain: ils sont aspirés vers la route par les turbulences du premier véhicule qui passe; si un deuxième véhicule suit le premier, ils sont systématiquement tués. Pour des haut-talus de chemin de fer ce phénomène a des effets atténués puisque le trafic ferroviaire est moins dense.

*Recouvrement par les buissons*: cette variable n'a pas été mise en évidence par les analyses effectuées. Certaines constatations de terrain méritent toutefois d'être soulignées. La présence d'arbustes ou de buissons dans un talus peut être d'origine anthropique (stabilisation du sol, talus 171 et 154) ou naturelle (392, 277, 403 et 181). Dans le premier cas les essences utilisées ne sont souvent pas indigènes (*Alnus incana* pour le talus 171 et *Robinia pseudoacacia* pour le talus 154 par ex.); si la présence de ces arbustes ne peut concourir directement à enrichir la faune de Rhopalocères des talus où ils croissent (aucune espèce ne les exploite), elle peut toutefois avoir une influence sur leur faune lépidoptérologique: plantés sur la totalité de la surface du talus, leur croissance sera suivie de la raréfaction puis de la disparition pure et simple de toute espèce de papillon diurne; plantés sur toute la largeur d'un talus mais sur une partie seulement de sa longueur, leur croissance sera suivie par un morcellement de l'habitat susceptible d'empêcher les déplacements latéraux des espèces sédentaires (le talus 171 fournit un tel exemple: divisé en deux parties par plus de 40 x 10,5 m. d'un peuplement dense d'aulnes croissant de la

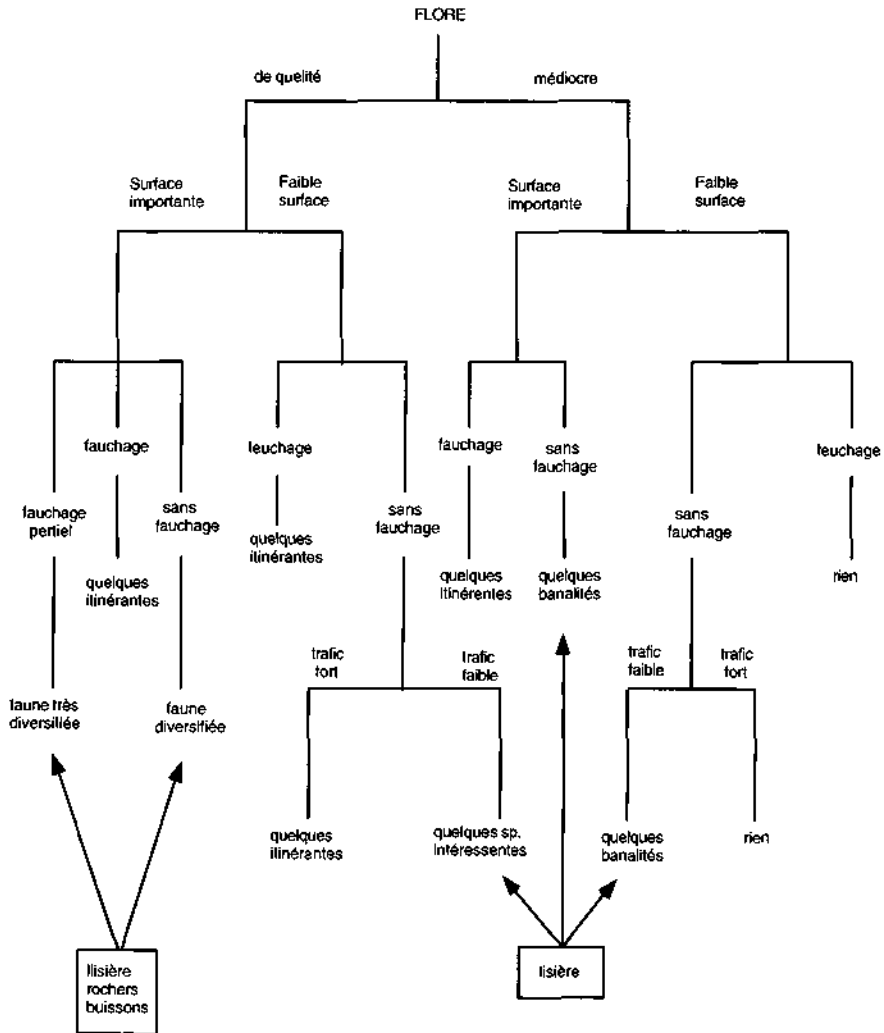


Fig. 3: Influence des variables environnementales sur les peuplements de papillons. Les variables environnementales primaires (applicables à l'ensemble des talus routiers ou ferroviaires), ainsi que leur influence cumulée sur les peuplements décrits, déterminent la forme de l'arbre dichotomique qui a été dressé. Les variables environnementales secondaires (impliquant un enrichissement ponctuel de la faune) sont présentées dans les encadrés situés au bas de la figure.

route à la lisière forestière adjacente, ce talus voit sa faune s'appauvrir d'ouest en est: 17 espèces sédentaires dans sa partie occidentale, 4 espèces sédentaires dans sa partie orientale); plantés aux pieds d'un haut-talus de manière à ménager une surface libre au-dessus, leur présence a, si leur hauteur n'est pas trop importante, une influence favorable pour les peuplements de papillons en diminuant l'effet des turbulences du trafic (talus 171, partie occidentale). Dans le second cas, la présence

d'arbustes indigènes peut avoir un effet direct sur la faune des talus concernés en permettant l'établissement d'espèces qui leur sont liées (*Prunus spinosa* / *Thecla betulae*; talus 403) ou qui apprécient les milieux buissonneux (*Callophrys rubi*, *Carterocephalus palaemon*, *Hamaeris lucina*, *Thymelicus lineolus*). Notons encore que la présence de buissons d'origine naturelle dans un talus est souvent l'indice d'un fauchage partiel voire inexistant.

*Entretien*: cette variable ne ressort pas des analyses car, comme nous l'avons déjà souligné, elle est souvent dépendante d'autres facteurs (surface, largeur notamment). Nous soulignerons toutefois que la plupart des talus que nous avons étudiés font l'objet d'un fauchage régulier total (talus de faible largeur notamment) ou partiel (talus de forte largeur pour la plupart). De manière générale ces fauchages ont lieu entre les mois de mai et de juin selon l'altitude. Pour des talus fauchés intégralement, ce type d'entretien tend à appauvrir leur faune dans la mesure où la plupart des espèces qui pourraient s'y réfugier n'ont pas le temps de boucler leur cycle de développement (la moyenne du nombre d'espèces observées dans les talus abandonnés ou partiellement fauchés est de 14.6 et tombe à 5.2 dans les talus intégralement fauchés). A l'inverse, l'abandon total d'un talus se traduira par une modification progressive de sa faune, les espèces caractéristiques des pelouses ouvertes disparaissant au profit des espèces qui apprécient une végétation luxuriante, et se poursuivra à terme par une baisse du nombre d'espèces présentes due à la disparition de nombreuses plantes-hôtes des chenilles des papillons (la moyenne du nombre d'espèces observées dans des talus partiellement fauchés est de 16.3 et tombe à 10.4 dans les talus abandonnés). Le talus 64 illustre ce fait: divisé en 2 parties très différentes, ce talus abritait 20 espèces dans sa partie à sol profond et à fort couvert graminéen (végétation haute, étouffante) et 29 espèces dans sa partie à sol squelettique et à végétation ouverte et basse (Mesobromion).

*Recouvrement de roche nue*: cette variable n'a pas été introduite dans les analyses. Certaines espèces de Lépidoptères diurnes n'apparaissent toutefois que dans des milieux présentant des surfaces de roches affleurantes pour peu que leurs plantes hôtes soient présentes. Ce facteur peut donc avoir une influence sur leur peuplement lépidoptérologique. La présence de *Parnassius apollo* dans les talus 392, 181 et 8 et celle d'*Erebia meolans* dans les talus 64 et 183 illustrent ce fait.

La fig. 3 récapitule les résultats et constatations qui viennent d'être formulés. Elle met en évidence les relations qui unissent les variables environnementales retenues et souligne les effets qu'elles ont sur les peuplements de papillons diurnes.

La flore, la surface, le mode d'entretien et le type de voie de communication adjacente sont, à notre sens, les principales variables environnementales qui influencent la qualité des peuplements de papillons diurnes des talus prospectés. La présence d'une lisière, de roches affleurantes ou de buissons sont, quant à elles, des variables secondaires qui, si les conditions sont favorables, peuvent enrichir la faune en permettant l'apparition de certaines espèces spécialisées.

## CONCLUSIONS

Nos résultats montrent que les talus routiers ou ferroviaires ne représentent pas forcément des habitats favorables aux papillons diurnes, et ceci même si la qualité de leur flore est excellente. Le profil idéal d'un «talus à papillons» peut se dessiner ainsi :

Talus de surface (> 2500 m<sup>2</sup>) et de largeur (> 7 m) importantes, colonisé par une flore riche en espèces des pelouses sèches (Mesobromion) et subissant un fauchage partiel (ménageant des surfaces de végétation haute) une fois durant l'année.

Ce fauchage doit être très tardif si le talus concerné abrite *Maculinea nausithous*. Si ces conditions sont remplies, sa diversité faunique augmentera encore s'il est parsemé de buissons indigènes (*Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Sorbus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*) et de roches affleurantes et s'il est bordé d'une longue lisière forestière. Pour un talus récemment aménagé, la nature des milieux qui le bordent peuvent influencer sa recolonisation: s'il est noyé dans les cultures intensives, les chances de voir se réinstaller une faune intéressante (par essence riche en espèces sédentaires) sont minimales.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance au Dr. Daniel BORCARD qui a accepté d'investir du temps dans l'analyse canonique de mes données. Je remercie en outre Mme. Sylvie BARBALAT qui a aimablement mis à ma disposition les relevés floristiques qu'elle a effectués dans les talus que nous avons étudiés en commun. Je remercie enfin sincèrement le Dr. W. MATTHEY et le Dr. Willy GEIGER qui ont relu avec attention mon manuscrit et qui m'ont toujours encouragé dans mon travail.

#### RÉSUMÉ

Cet article expose les résultats obtenus dans 43 talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois (Suisse). Il concerne 59 espèces de Lépidoptères diurnes (53% de la faune régionale), dont 4 sont menacées à l'échelle nationale et 11 sont menacées à l'échelle jurassienne. Les analyses statistiques effectuées soulignent que, parmi les variables environnementales étudiées, la surface, la proportion relative de lisière forestière, l'altitude et la composition floristique de ces talus ont une influence significative sur leur peuplement lépidoptérologique respectif. Les effets d'autres variables environnementales (présence de buissons et de roches affleurantes, type d'entretien et type de la voie de communication adjacente) sont aussi exposés.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, R.R., 1969. The evolution of the migratory habit in butterflies. *J. Anim. Ecol.* 38: 703-746.
- BAKER, R.R., 1984. The dilemma: When and How to Go or Stay. In: VANE-WRIGHT & ACKERY P.R. (eds) *The Biology of butterflies* pp. 279-296.
- BARBALAT, S., 1990. *Etude de la typologie et de la végétation de certains talus routiers du Canton de Neuchâtel*. Travail de Licence, Université de Neuchâtel, 54 pp.
- BARBALAT, S., 1991. Inventaire des Coléoptères Carabidés et des Hétéroptères de cinq talus du Val de Ruz (Canton de Neuchâtel, Suisse). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 114: 7 - 17.
- BALLETTO, E. & KUDRNA, O., 1985. Some aspects of the conservation of butterflies in Italy, with recommendations for a future strategy. *Boll. Soc. Entomol. Italiana* 117: 39-59.
- BLONDEL, J., 1979. *Biogéographie et Ecologie*. Masson, Paris: 173 pp.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y. sous presse. Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I. Les milieux à *Maculinea nausithous* (BERGSTR.), Lep. Lycaenidae. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: DUELLI, P. (ed.): *Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz*.
- HILL, M.O., (1979). *TWINSPAN - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F., (1988). *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley and Sons, New York, 337 pp.
- TER BRAAK, C.J.F., (1988). CANOCO - An extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Vegetatio* 75 : 159-160.
- WEIDEMANN, H.J., 1982. Zum Verhalten nordbayerischer Populationen des Segelfalters (*Iphiclidus podalirius*), unter besonderer Berücksichtigung des Eiablageverhaltens schwabenschwanzartiger Falter. *Entomol. Zeitsch.* 92: 65-76.

(reçu le 10 septembre 1992; accepté le 15 octobre 1992)

## Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental (1)

Y. GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel, Suisse

### Résumé

Cet article résume les relations observées de 1984 à 1990 dans le Jura neuchâtelois (Suisse) entre 81 espèces de Papillons diurnes (Lep. Rhopalocera) et 146 espèces de plantes nectarifères.

### Zusammenfassung

Dieser Beitrag fasst die Beziehungen, die zwischen 81 Tagfalter-Arten (Lep. Rhopalocera) und 146 Nektar liefernden Pflanzen von 1984 bis 1990 im Neuenburger Jura (Schweiz) beobachten wurden, zusammen.

### Summary

The relationships between 81 species of butterfly (Lep. Rhopalocera) and 146 species of nectar producing plants, observed from 1984 to 1990 in the Neuchâtel Jura (Switzerland), are summarised.

---

### Introduction

Cet article est basé sur une étude effectuée entre 1984 et 1990 dans le Canton de Neuchâtel (Jura suisse). Elle concerne 3391 individus appartenant à 81 espèces de Lépidoptères diurnes et 146 espèces de plantes. Les observations ont été rassemblées dans 273 stations différentes. La représentativité des résultats obtenus varie beaucoup d'une espèce de papillon à l'autre : ainsi, les observations faites pour des espèces rares ou d'effectif réduit ne reflètent sans doute que très partiellement les relations effectives qui les lient aux plantes nectarifères.

(1) Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNRS, 3.269-0.85).

Des preuves de l'influence non négligeable de la nutrition des papillons adultes sur la fécondité réelle de certaines espèces ont été rapportées pour le genre *Heliconius*, Nymphalidae, Heliconiinae, (GILBERT, 1984 ; CHEW & ROBBINS, 1984) et pour *Euphydryas editha* (Nymphalidae) notamment (CHEW & ROBBINS, 1984). La présence et le maintien de ces espèces nectarivores obligatoires dans un milieu donné peuvent donc être influencés par la présence de plantes nectarifères. Par contre, des études effectuées sur certains papillons de la zone tempérée (*Pararge aegeria* Nymphalidae Satyrinae et Pieridae) ont prouvé que pour ces espèces du moins, il n'existait aucune corrélation entre leur statut nutritionnel et leur fécondité réelle, cette dernière dépendant plutôt du temps effectif que les femelles peuvent passer à voler et à pondre (CHEW & ROBBINS, 1984 ; COURTNEY, 1986). La présence et le maintien de ces espèces nectarivores opportunistes dans un milieu donné ne sont donc pas tributaires de la présence de plantes nectarifères.

La raison qui nous a poussé à relever les relations observées entre les Papillons diurnes et les plantes nectarifères du Jura neuchâtelois est simple : si la faune de la région étudiée (GONSETH, 1991) recèle effectivement certaines espèces nectarivores opportunistes, il est possible qu'elle recèle aussi certaines espèces nectarivores obligatoires. Dans une optique de protection des espèces et des biotopes, il était donc sensé d'étudier le spectre de plantes nectarifères des papillons observés et de parfaire ainsi nos connaissances sur un paramètre susceptible d'influencer leur distribution régionale.

### **Méthode d'échantillonnage**

Une synthèse des informations fournies par plusieurs auteurs (WATT, *et al.*, 1973 ; PIVNICK & MC NEIL, 1985) permettent de résumer de la manière suivante la chaîne comportementale qui mène de la localisation de la plante nectarifère à la nutrition sensu stricto : — localisation visuelle de la plante — approche et atterrissage — test des qualités du nectar par l'intermédiaire de la trompe — pompage du nectar.

Comme sur le terrain il est très difficile de distinguer les deux dernières phases de cette chaîne comportementale, trois critères ont été retenus pour assimiler la relation observée à un réel comportement nutritionnel : mouvements de la trompe, temps passé sur la plante concernée (plus de 10 secondes) et répétition de la relation. La plupart de nos observations ayant été réalisées entre 10 et 18 heures, il est possible d'affirmer que les comportements décrits ne correspondent pas, du moins pour la majorité d'entre eux, à une simple absorption d'eau (pompage de gouttes de rosée par ex.).

Afin d'avoir une idée de la répartition temporelle de nos observations, nous avons noté la date ainsi que les heures d'arrivée et de départ d'un milieu donné. Les 3195 contacts dont la période d'observation a été ainsi précisée ont été répartis par mois en 5 tranches de 2 heures chacune (voir tableau 1).

Tableau 1  
Contacts par mois et par tranche horaire.

MOIS/HEURE	09-11	11-13	13-15	15-17	17-19	TOTAL	IND. ACTIFS
Avril	0	1	0	0	0	1	61
Mai	7	22	23	19	7	78	1304
Juin	66	1	73	53	6	199	7228
Juillet	292	561	532	375	38	1798	22092
Août	151	469	272	85	6	983	10382
Septembre	0	30	63	43	0	136	1360
TOTAL/HEURE	516	1084	963	575	57	3195	

Comme cela était prévisible, il existe une corrélation significative ( $r^2 = 0.937$   $p < 0.01$ ) entre le nombre de contacts papillons / plantes nectarifères observés et le nombre total de papillons inventoriés par mois.

### Note préliminaire

Toutes les espèces de Lépidoptères diurnes ne sont pas tributaires de sources de nectar pour couvrir leurs besoins énergétiques et (ou) favoriser leur reproduction. Les espèces observées dans la région considérée pour lesquelles aucune relation trophique avec une plante nectarifère n'a été constatée peuvent être réparties en deux catégories :

#### *Espèces non nectarivores ou espèces à régime mixte :*

Ces espèces sont connues pour exploiter d'autres substances organiques tels le miellat des pucerons et les exsudations de plaies d'arbres (sève), de fruits pourris, de charognes ou d'excréments :

*Apatura iris* : ♂♂ excréments, charognes, urine ; ♀♀ miellat de pucerons, sève et parfois Dipsacacées ou Composées (WEIDEMANN 1982 ; 1988), isolément sur *Achillea millefolium*, *Eupatorium cannabinum*, *Cirsium oleraceum* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Fixsenia pruni* : miellat de pucerons, mais aussi sur *Ligustrum vulgare* (THOMAS, 1974), *Sambucus* (WEIDEMANN, 1988), *Sedum album*, *Anthyllis vulneraria*, *Heracleum sphondylium* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Chazara briseis* : isolément sur *Cirsium acaule* (ibid.) ; *Hipparchia fagi* :

isolément sur *Daucus carota*, *Asperula cynanchica*, *Stachys officinalis*, *Centaurea jacea* (ibid.) ; *H. alcyone* : ...visitent rarement les fleurs... (LSPN, 1987) ; *Limenitis populi* : miellat, sève, exsudations d'excréments (LSPN, 1987) ; *Nymphalis antiopa* : sève, isolément sur *Salix caprea*, *Knautia arvensis* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *N. polychloros* : fruits pourris, excréments ; fleurs de *Salix caprea*, *Prunus spinosa*, *Knautia arvensis* notamment (ibid.) ; *Quercusia quercus* surtout miellat (LSPN, 1987), *Frangula alnus* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Thecla betulae* : miellat de pucerons, fruits pourris, parfois Umbelliferae (LSPN, 1987), isolément sur *Sedum telephium*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium arvense*, *Centaurea jacea* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991).

*Espèces nectarivores :*

*Agrodiaetus damon* : sur *Origanum vulgare*, *Carduus* sp. (LSPN, 1987) ; *Clossiana dia* : *Lotus corniculatus*, *Centaurea jacea* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Eumedonia eumedon* : sur *Lythrum salicaria*, *Geranium* sp. (LSPN 1987) ; *Glaucopsyche alexis* sur *Onobrychis viciifolia*, *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Plebejus argus* : *Centaurea scabiosa*, *Lotus uliginosus*, *Vicia cracca* notamment (ibid.) ; *Militaea cinxia* : isolément sur *Thymus serpyllum*, *Knautia arvensis* (ibid.) ; *Maculinea rebeli* : *Lotus corniculatus* (ibid.) ; *Lampides boeticus* : légumineuses (CANO, 1984) ; *Pyrgus malvae* sur *Coronilla varia* (KRATOCHWIL, 1983) *Taraxacum officinale*, *Lotus corniculatus* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Lopinga achine*, sur ? . La plupart de ces espèces n'ont été que rarement observées dans la région considérée.

## Présentation et discussion des résultats

Le tableau 2 présente nos résultats globaux par familles de plantes et par familles (sous-familles) de papillons. Il démontre que 4 familles de plantes (Compositae [= Asteraceae], Dipsacaceae, Labiatae (= Lamiaceae) et Leguminosae [= Fabaceae]) sont intensément exploitées comme source de nectar (83% du total des observations). D'autres familles de plantes peuvent cependant avoir une importance non négligeable pour certaines espèces de papillons. Nous citerons par exemple le cas de *Pieris napi* : en forêt, ce papillon qui se déplace volontiers le long des chemins ensoleillés, ne trouve en général qu'un faible nombre de plantes exploitables. Dans de telles conditions il butine souvent *Geranium robertianum*, Geraniaceae relativement commune dans ce type de milieu.

Tableau 2  
 Resultats globaux par familles de plantes et de papillons.

FAMILLES	HESPER	PAPILI	PIERID	NYMPHA	SATYRI	LYCAEN	SNB	NCTR
Compositae	153	19	66	429	554	59	1280	F
Dipsacaceae	55	9	36	295	293	28	716	R/F
Labiatae	32	3	98	175	129	70	507	R
Leguminosae	50	8	87	58	(18)	104	325	F
% nb. ind.	91	88	76	85	84	70	83	
Rosaceae	(4)	(1)	(7)	37	(12)	41	102	R/F
Valerianaceae		(1)	(2)	(22)	44	(1)	70	F
Crassulaceae			(1)	(23)	(12)	31	67	F
Umbelliferae				(22)	(14)	9	45	F
Geraniaceae	(4)		35	(1)	(1)	(3)	44	F
Oleaceae	(1)		(4)	(17)	(17)		39	F
Ranunculaceae			(2)	(2)	(18)	17	39	P
Caryophyllaceae	14	(1)	(8)	(1)	(5)	(1)	30	F
Buddlejaceae	(1)	2	(8)	(10)	(3)		24	F
Cruciferae			10	(5)		(2)	17	R
Caprifoliaceae				(10)	(5)	(1)	16	F
Polygonaceae				(4)	(9)	(1)	14	R/F
Scrophulariaceae				(1)	(7)	(4)	12	PRF
Lythraceae			(4)	(1)		(2)	7	P
Campanulaceae	(3)			(1)	(1)	(1)	6	R
Boraginaceae			(3)	(1)			4	R
Liliaceae				(3)		(1)	4	F
Globulariaceae			(2)			(1)	3	F
Orchidaceae	(2)			(1)			3	P
Asclepiadaceae		(1)		(1)			2	F
Violaceae			(1)	(1)			2	F/P
Cornaceae			(1)				1	F
Primulaceae			(1)				1	F
Onagraceae			(1)				1	F
Gentianaceae	(1)						1	F/P
Miellat					(10)		10	
TOTAL ind.	317	40	372	1112	1150	370	3391	
NSP papillons	8	3	12	20	16	22	81	
NSP fleurs	55	21	74	91	70	66	146	
«ind. fam. sec.	5.0	9.1	11.9	10.5	11.5	4.8		

SNB : nombre total de papillons adultes observés en train de se nourrir par famille de plantes.

% nb. ind. : proportion de papillons adultes observés sur les 4 premières familles de plantes.

TOTAL ind. : nombre total par famille de papillons adultes observés en train de se nourrir.

NSP papillons : nombre total d'espèces de papillons concernées.

NSP plantes : nombre total d'espèces de plantes exploitées par famille de papillons.

% ind. fam. sec. : proportion de papillons adultes observés sur des familles de plantes dites secondaires.

(x) : observations qualifiées d'anecdotiques ( $X < 3\%$  de TOTAL ind.).

NCTR : position des nectaires (voir texte) : P sur pièces du périanthe (pétales, parfois sépales) ; F pièces florales (base de l'ovaire, du style, des étamines) ; R réceptacle.

Le tableau 3 propose une liste (non-exhaustive) des plantes exploitées par les papillons diurnes dans le Jura neuchâtelois. Le nombre total de contacts observés pour chaque espèce de papillon est fourni dans la première colonne de ce tableau. Les plantes exploitées, accompagnées du nombre de contacts les ayant impliquées, sont réparties dans les 5 colonnes suivantes : les 4 premières renferment les espèces des 4 principales familles mises en évidence dans le tableau 1 et la dernière regroupe les autres plantes régulièrement visitées par le papillon concerné. Les plantes nectarifères rarement exploitées par les papillons pour lesquels beaucoup d'informations étaient disponibles n'ont pas été retenues. Par contre, la totalité des plantes visitées par des papillons pour lesquels seules quelques observations ont été réalisées sont mentionnées.

#### *Offre de nectar des plantes concernées*

La majorité des plantes à périanthe développé et à couleurs éclatantes sont pollinisées par les insectes et sont ainsi porteuses d'organes nectarifères (la pollinisation par des insectes strictement pollinophage est relativement rare et concerne des espèces dépourvues de tels organes : *Clematis vitalba*, *Hypericum* ssp., *Helianthemum* ssp. par ex.). Toutes les pièces florales peuvent porter des nectaires : étamines (Caryophyllaceae, Geraniaceae), ovaires (Lilliacées, Polygonaceae, Umbellifères), pétales (Orchidaceae, Ranunculaceae, Violaceae) et surtout réceptacle (Crucifères, Rosaceae) (DEYSSON, 1978 ; 1979 ; FAHN, 1974). L'accessibilité du nectar, sa composition, sa viscosité et ses modalités de sécrétion sont autant de paramètres limitant le spectre des insectes (surtout Hyménoptères, Diptères, Lépidoptères et Coléoptères) susceptibles de l'exploiter (DEYSSON, 1978, STEBBINS, 1974). D'autre part, les périodes minimale et maximale de sécrétion du nectar, qui varient selon les espèces, peuvent limiter le spectre potentiel de plantes nectarifères à leur disposition. En effet, certaines plantes ont une sécrétion maximale de nectar tôt le matin (*Sedum acre*), d'autres en fin de matinée (*Origanum vulgare*), en début d'après-midi (*Lythrum salicaria*) en début de soirée ou dans la nuit (*Tilia* sp.) (JAEGER, 1976). Des plantes dont la période de sécrétion maximale de nectar coïncide avec la période d'activité effective des papillons diurnes (*O. vulgare*) seront donc régulièrement exploitées durant la journée alors que d'autres seront délaissées dès que leur réserve de nectar sera épuisée (*S. acre*, *Tilia* sp.). Le spectre de plantes exploitées par une espèce de papillon peut donc varier en cours de journée.

Pour aborder le problème de l'offre potentielle de nectar des plantes observées, nous avons déterminé d'abord si les familles auxquelles elles appartiennent possèdent des organes nectarifères. Comme le démontre

Tableau 3

Relations trophiques observées (les chiffres donnent le nombre de contacts constatés entre papillon et plante nectarifère)

Papillons	Compositae	Dipsacaceae	Labiatae	Leguminosae	Autres espèces de plantes
C. palaemon	10			3	Geranium sylvaticum (Gerania.)
E. laes	9			3	Phycuma orbiculare (Campanula.)
H. comma	96	Scabiosa columbaria 19 Knautia dipsacifolia 4	Origanum vulgare 4	Onobrychis vicifolia 3 Vicia sepium 3 Lotus corniculatus 4 Hippocrepis comosa 3 Anthyllus vulneraria 2	
O. venatus	74	Knautia dipsacifolia 7 Scabiosa columbaria 4 Knautia arvensis 3	Beonica officinalis 11 Salvia pratensis 4 Origanum vulgare 3	Vicia cracca 5 Medicago sativa 3 Trifolium pratense 2 Lotus corniculatus 1	Dianthus carthusianorum (Caryophy.) 6 Rubus sp. (Rosa.) 3 Gymnadenia conopsea (Orchida.) 2
P. alveus	1			Lotus corniculatus 6	
S. sertorius	10			Lotus corniculatus 6 Anthyllus vulneraria 2	
T. lincolus	21	Scabiosa columbaria 4	Thymus serpyllum 2	Trifolium pratense 4 Lotus corniculatus 2 Medicago sativa 2	Dianthus carthusianorum (Caryophy.) 2
T. sylvestris	93	Knautia arvensis 11			Dianthus carthusianorum (Caryophy.) 5
I. podalirius	3		Salvia pratensis 1		Vincetoxicum hirundinaria (Ascle.) 1 Buddleja davidii (Buddleja.) 1
P. apollo	25	Scabiosa columbaria 5 Knautia arvensis 2			
P. machaon	17			Trifolium pratense 8	
A. cardamines	13		Salvia pratensis 3 Ajuga reptans 1	Lathyrus vernus 1 Onobrychis vicifolia 1 Vicia sepium 1	Silene dioica (Caryophy.) 1 Arabis glabra (Crucifer.) 1 Arabis hirsuta (Crucifer.) 1 Dentaria heptaphylla (Crucifer.) 1 Globularia pumila (Globularia.) 1 Geranium robertianum (Gerania.) 1 Geranium sylvaticum (Gerania.) 1
A. crataegi	2			Trifolium pratense 1	Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) 1
C. afflictiensis	13	Knautia dipsacifolia 1	Gal. I. angustifolius 2 Origanum vulgare 2 Actinos arvensis 1	Hippocrepis comosa 1 Lotus corniculatus 1	



C. cardui	33	7	9	2	6	2	Ranunculus repens (Ranunculac.) Ligustrum vulgare (Olea.)	2 2
C. euphrosyne	10	2 2 2	6	6	2	2	Trifolium pratense Anthyllus vulneraria Vicia cracca	3 3 2
C. selene	43	4	13	1	2	1	Hippocrepis comosa Lotus corniculatus Vicia cracca	2 1 2
E. aurinia	2		5	3	5	1	Viola tricolor (Viola.)	1
F. adippe	9	2	1	1	1	1	Centranthus angustifolius (Valerian.)	6
F. niobe 2		37	33	18	2	18		
I. io 234		27	24	4	3	2		
I. lathonia 20		18	18	4	3	2		
L. camilla 7		10	3	3	2	1		
M. aglaja 51		9	6	4	3	1		
M. albatia 77		7	6	4	3	1		
		6	6	6	4	13		
		3	6	6	4	10		
		2	2	2	2	7		
		2	2	2	2	6		
		2	2	2	2	5		
		2	2	2	2	4		
		2	2	2	2	10		
		2	2	2	2	7		
		2	2	2	2	6		
		2	2	2	2	5		
		2	2	2	2	4		

M. diamina	12								Polygonum bistorta (Polygon.)	2	
M. parthenoides	59	Leucantherum vulgare	11	Scabiosa columbaria	3	Scabiosa columbaria	6	Triofolium monnaquum	4		
P. e-album	24	Leontodon hispidus	2	Succisa pratensis	4	Thymus serpyllum	18				
V. atalana	30	Cirsium arvense	5	Scabiosa columbaria	3	Origanum vulgare	2				
		Cirsium arvense	4	Succisa pratensis	6	Origanum vulgare	3				
		Otophoratum acanthium	3	Scabiosa columbaria	2	Betonica officinalis	2				
A. hyperantus	299	Cirsium arvense	69	Knautia arvensis	38					Valeriana officinalis (Valeriana.)	29
		Centaurea scabiosa	65	Scabiosa columbaria	21						
B. circe	3	Senecio jacobaea	10			Origanum vulgare	1				
		Carduus defloratus	1			Thymus serpyllum	3			Ligustrum vulgare (Olea.)	6
C. arcantia	18	Centaurea scabiosa	1			Thymus serpyllum	4			Rubus esp. (Rosa.)	2
		Cirsium arvense	3								
C. glycyrron	16	Centaurea jacea	3	Scabiosa columbaria	2						
		Centaurea scabiosa	2			Thymus serpyllum	13				
		Carduus defloratus	2			Origanum vulgare	12				
C. pamphilus	30					Origanum vulgare	9				
		Centaurea jacea	3	Scabiosa columbaria	23						
E. aethiops	42	Centaurea scabiosa	2	Knautia arvensis	2						
		Carduus defloratus	25	Scabiosa columbaria	25						
E. euryale	110	Centaurea jacea	7	Knautia dipsacifolia	19	Origanum vulgare	2			Lagerpitium latifolium (Umbellif.)	4
		Centaurea scabiosa	5	Succisa pratensis	6					Valeriana officinalis (Valeriana.)	3
		Leontodon hispidus	4								
		Senecio fuchsii	3								
		Adenostyles alliariae	3								
E. liga	100	Carduus defloratus	16	Knautia dipsacifolia	23	Origanum vulgare	4			Valeriana officinalis (Valeriana.)	6
		Centaurea jacea	6	Scabiosa columbaria	12						
		Leontodon hispidus	4	Knautia arvensis	6						
		Carduus personata	3								
		Cirsium arvense	3								
		Eupatorium cannabinum	3								
E. medusa	40	Leontodon hispidus	9			Thymus serpyllum	9			Ranunculus acris (Ranuncul.)	6
										Ranunculus repens (Ranuncul.)	6
E. meolans	9	Adenostyles alliariae	1	Knautia dipsacifolia	1	Thymus serpyllum	5			Polygonum bistorta (Polygon.)	5
						Origanum vulgare	1			Ranunculus bulbosus (Ranuncul.)	2
										Dianthus sylvestris (Caryophyll.)	1

L. macra	27	Carthamus deltoideus Leontodon hispidus	6 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	1	Valeriana montana (Valeriana.)
L. megera	18	Centaurea jacea Leontodon hispidus	3 2	3 2	4 2	2 2	2 2	2 2	1	Valeriana montana (Valeriana.)
L. petropolitana	2	Taraxacum officinale	1	1	1	1	1	1	6	Trifolium pratense
M. galathea	148	Centaurea scabiosa Cirsium arvense Centaurea jacea	35 30 22	24 6	24 6	25	25	25	10	Tilia platyphyllos (Mieliat)
M. jurina	290	Cirsium arvense Centaurea scabiosa Centaurea jacea	71 30 29	38 12 12	38 12 12	1	1	1	1	Valeriana officinalis (Valeriana.)
P. aegina	2									
A. agensis	3	Cirsium arvense	1	1	1	1	1	1	1	Sedum album (Crassula.)
C. argohtus	10	Senecio jacobaea Eupatorium cannabinum	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1	Sedum album (Crassula.) Lythrum salicaria (Lythia.) Alliana petiolata (Crucifer.) Rubus esp. (Rosa.) Geranium sanguineum (Gerania.) Geranium pyrenaicum (Gerania.)
C. minimus	6									
C. rubi	5									
C. semiargus	13									
H. lucina	9	Leucanthemum vulgare Bellis perennis	3 1	3 1	3 1	2 1	2 1	2 1	1	Ranunculus acris (Ranuncula.) Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Ranunculus sylvestris (Umbellifer.) Laserpitium sler (Umbellifer.) Veronica spicata (Scrophularia.) Globularia punctata (Globularia.) Sedum album (Crassula.)
L. bellargus	13	Aster amellus Inula conyza	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1	Ranunculus acris (Ranuncula.) Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Ranunculus sylvestris (Umbellifer.) Laserpitium sler (Umbellifer.) Veronica spicata (Scrophularia.) Globularia punctata (Globularia.) Sedum album (Crassula.)
L. cordion	46	Centaurea scabiosa Leontodon hispidus	7 2	7 2	7 2	7 2	7 2	7 2	2	Ranunculus acris (Ranuncula.) Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Ranunculus sylvestris (Umbellifer.) Laserpitium sler (Umbellifer.) Veronica spicata (Scrophularia.) Globularia punctata (Globularia.) Sedum album (Crassula.)
L. helle	5	Aster amellus	2	2	2	2	2	2	2	Ranunculus acris (Ranuncula.) Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Ranunculus sylvestris (Umbellifer.) Laserpitium sler (Umbellifer.) Veronica spicata (Scrophularia.) Globularia punctata (Globularia.) Sedum album (Crassula.)

L. hippothoe	48	Leucanthemum vulgare	3	Scabiosa columbaria Knautia arvensis	8 3	Thymus serpyllum	9	Vicia cracca Lotus corniculatus	10 3	Ranunculus acris (Ranuncula.) Potentilla palustris (Rosa.) Ranunculus acris (Ranuncula.) Sedum album (Crassula.)	2 1 1 1
L. phlacas	13	Senecio jacobaea Eupatorium cannabinum Cistus arvensis	1 1 1	Succisa pratensis	1	Origanum vulgare Cinopodium vulgare Thymus serpyllum	2 1 1	Medicago sativa	3	Ranunculus acris (Ranuncula.) Sedum album (Crassula.)	1 1
L. utyrus	41	Senecio jacobaea Leucanthemum vulgare Achillea millefolium	8 4 2	Scabiosa columbaria	2	Origanum vulgare Mentha longifolia Mentha arvensis	6 3 2			Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Daucus carota (Umbellifer.) Ranunculus acris (Ranuncula.) Sedum album (Crassula.)	5 3 2 12
L. virgataese	18					Origanum vulgare Thymus serpyllum	3 1				
M. anon	1										
M. neustibous	39										
P. doryllas	20					Thymus serpyllum	4	Lotus corniculatus	12	Sanguisorba officinalis (Rosa.) Sedum album (Crassula.)	38 3
P. icarus	62					Origanum vulgare Mentha arvensis	9 3	Lotus corniculatus Lotus corniculatus Medicago sativa Onobrychis viciifolia Medicago lupulina	14 13 4 2		
P. thersties	2					Thymus serpyllum	1	Lotus corniculatus	1		
S. acactae	5	Achillea millefolium	4			Origanum vulgare	4			Sedum album (Crassula.) Sedum album (Crassula.)	1 2
S. ilicis	3					Origanum vulgare	4			Sedum album (Crassula.)	6
S. spini	10					Origanum vulgare	1			Bupleurum falcatum (Umbellifer.) Angelica sylvestris (Umbellifer.)	2 1
S. w-album	5	Cirsium arvense	1	Scabiosa columbaria	1						

le tableau 2, à ce niveau taxonomique, les résultats que nous avons obtenus sont cohérents puisque la présence de nectaires est une caractéristique commune à l'ensemble de ces familles.

En ce qui concerne les espèces le problème est plus complexe. D'après BONNIER (1914), 63 des 146 plantes concernées par cette étude fournissent un nectar abondant, 8 sont peu ou pas mellifères (*Bellis perennis*, *Coronilla varia*, *Epilobium montanum*, *Hippocrepis comosa*, *Lathyrus vernus*, *Potentilla aurea*, *P. erecta*, *Prunus mahaleb*) et 5 sont nectarifères mais peu ou pas visitées (par les abeilles) (*Arabis alpina*, *Cornus sanguinea*, *Galeopsis tetrahit*, *Stachys sylvatica*, *Viburnum opulus*). Sur les 70 espèces restantes 60 sont dites entomophiles (et sont donc susceptibles de porter des nectaires) ou nectarifères (OBERDORFER, 1990 ; GRIME, et al., 1986) et une, *Buddleia davidii*, est une plante nectarifère de substitution réputée pour les papillons diurnes. En définitive, nous n'avons trouvé aucune information particulière pour les 9 espèces suivantes : *Arabis glabra*, *Dentaria heptaphylla*, *Erigeron annuus strigosus*, *Laserpitium siler*, *Prenanthes purpurea*, *Ranunculus aconitifolius*, *Rapistrum perenne*, *Veronica spicata*, *Veronica teucrium*. Sur ces 9 espèces, 6 sont probablement nectarifères puisque les observations faites concernent à chaque fois une seule espèce de papillon et ont été répétitives [*Prenanthes purpurea* (5, *Pieris napi*), *Veronica spicata* (4, *Lysandra bellargus*), *Ranunculus aconitifolius* (3, *Lycaena helle*)] et qu'*A. glabra* (*Turitis* g.), *E. annuus* et *V. teucrium* sont aussi exploitées en Baden-Württemberg (EBERT & RENNWALD, 1991).

#### *Spectre de plantes exploitées*

Compte tenu du spectre de plantes nectarifères exploitées par les diverses espèces de papillons observées, certaines constatations peuvent être faites :

- une vingtaine de plantes sont régulièrement exploitées par les papillons diurnes du Jura neuchâtelois, comme le prouvent le nombre d'espèces qui les visitent (75 sur 81) ou celui des contacts constatés (> 70%) : *Origanum vulgare* (39 espèces/252 contacts), *Scabiosa columbaria* (36/299), *Cirsium arvense* (33/308), *Thymus groupe serpyllum* (29/113), *Centaurea jacea* (27/142), *Knautia dipsacifolia* (27/195), *Centaurea scabiosa* (27/206), *Knautia arvensis* (25/172), *Carduus defloratus* (23/138), *Leontodon hispidus* (22/72), *Salvia pratensis* (20/48), *Sedum album* (19/53), *Trifolium pratense* (19/62), *Lotus corniculatus* (18/67), *Medicago sativa* (16/92), *Onopordum acanthium* (16/30), *Valeriana officinalis* (15/58), *Leucanthemum vulgare* (14/34), *Ligustrum vulgare* (14/39), *Senecio jacobaea* (14/41)

- la majorité des papillons diurnes adultes n'exploitent pas les plantes-hôtes de leurs chenilles. Cette constatation peut être corrélée au fait que ces plantes ne sont pas nectarifères (Graminées pour les Satyrinae et certains Hesperiiidae ; *Rumex* sp. pour certains Lycaenidae et *Plantago* sp. pour certains Nymphalinae par exemple) ou à un décalage phénologique entre leur période de floraison et la période d'apparition des papillons adultes (un exemple probant d'un tel décalage concerne *Eurodryas aurinia* dont les adultes apparaissent au début du mois de juin et dont la plante-hôte des chenilles, *Succisa pratensis*, fleurit au plus tôt à la mi-juillet). Ces deux paramètres ne suffisent toutefois pas pour expliquer le désintérêt des adultes de certaines espèces de papillons pour les plantes-hôtes de leurs chenilles. En effet, si *Satyrium spini*, *S. ilicis* et *Lycaena virgaurea*, à l'instar de 16 autres espèces de papillons, ont été régulièrement observées sur *Sedum album* (ce qui prouve que l'Orpin blanc représente une source de nourriture potentielle non négligeable pour les papillons adultes), nous n'avons jamais constaté de relation trophique entre cette plante et les adultes de *Parnassius apollo*, dont elle est l'unique plante-hôte, et ceci indépendamment de tout problème phénologique.
- à l'inverse, certains papillons exploitent régulièrement, voire même systématiquement, les plantes-hôtes de leurs chenilles comme source de nectar. L'exemple le plus probant est fourni, dans les conditions de notre étude, par *M. nausithous* : sur les 39 contacts constatés, 38 concernaient *S. officinalis*, l'unique plante-hôte de sa chenille. Ce fait est important, car il lui permet de trouver des ressources énergétiques dans des milieux très pauvres en plantes nectarifères comme nous l'avons constaté dans une quinzaine de stations du Jura neuchâtelois (rives de canaux de drainage en paysage agricole intensif, voir GONSETH, 1992)

#### *Les plantes nectarifères, un facteur limitant pour les papillons diurnes ?*

Il est difficile de trouver des arguments appuyant une réponse positive à cette question pour les Lépidoptères diurnes en se fondant uniquement sur l'étude comparative de leur distribution régionale et de leur spectre de plantes nectarifères. En effet, les chenilles de nombreuses espèces se développent sur des plantes sensibles dont la disparition précède ou accompagne souvent celle des principales plantes nectarifères à leur disposition. En outre, de tels arguments ne peuvent être recherchés que pour des espèces de papillons sédentaires, les espèces vagiles étant susceptibles de trouver leur source de nourriture très loin de leur milieu d'origine. Certains éléments, concernant *Brenthis ino*, tendent toutefois à étayer cette hypothèse.

Les chenilles du «Nacré de la Sanguisorbe» (*B. ino*) exploitent régulièrement *Filipendula ulmaria*, plante relativement commune dans la région considérée (mégaphorbiées, prairies et pâturages humides, dépressions fermées, rives de ruisseaux, de canaux et de rivières). Les plantes nectarifères sur lesquelles le papillon a le plus souvent été observé sont *Knautia dipsaciifolia* et *Scabiosa columbaria*. Parmi les 35 stations découvertes où *Brenthis ino* et *Filipendula ulmaria* coexistaient 29 (83%) présentaient des peuplements de *K. dipsaciifolia* ou de *S. columbaria* et 31 (89%) présentaient des peuplements d'une de ces 2 plantes associées à *C. jacea*. A l'inverse, sur 26 stations à *F. ulmaria* potentiellement favorables où *B. ino* n'a pas été observé, ces valeurs tombent respectivement à 6 (23%) et 8 stations (31%) ; en outre, 1 seul *B. ino* a été observé sur 21 km de rives de canaux densément pourvues en *F. ulmaria* mais pratiquement dépourvues de plantes nectarifères (paysage agricole intensif).

### Conclusions

Nous soulignerons ici certains points qui nous paraissent importants dans une optique générale de protection des espèces de papillons :

- si le nombre important de papillons adultes que nous avons observés en train de se nourrir souligne que la recherche et la prise de nectar absorbent une part non négligeable de leur temps d'activité, il est impossible d'affirmer sur ces quelques résultats que le maintien des espèces jurassiennes dans leurs milieux d'origine est tributaire de la présence de plantes nectarifères. Pour *B. ino*, certains éléments soulignent toutefois que ce facteur pourrait revêtir une certaine importance.
- il n'existe aucune corrélation marquée entre l'amplitude du spectre de plantes exploitées par les papillons diurnes et le statut jurassien de ces derniers. Certaines espèces banales exploitent, selon nos résultats, un nombre relativement limité de plantes nectarifères (*Coenonympha pamphilus* par ex.) alors que certaines espèces rares ou menacées dans la région (*Mellicta athalia*, *Boloria aquilonaris*) sont au contraire relativement éclectiques
- la plupart des plantes exploitées régulièrement par les papillons diurnes, bien qu'encore assez répandues dans la région (plantes de milieux maigres à mésotrophes), sont exclues, à de rares exception près (*Medicago sativa*, *Trifolium pratense*, *Cirsium arvense* par ex.), des milieux agricoles intensifs. En outre certaines de ces plantes sont activement éliminées (herbicides ou arrachage périodique) des pâturages ou prairies où elles végètent encore (*Onopordum acanthium*, *Cirsium* sp.)

## Remerciements

Nous remercions sincèrement le professeur W. MATTHEY et le Dr. W. GEIGER pour le soutien qu'ils nous ont apporté durant toute la durée de notre travail.

## Bibliographie

- BONNIER, G., 1914. Flore complète illustrée en couleur de France Suisse et Belgique. I-XII. Neuchâtel, Paris, Bruxelles.
- CANO, J.M., 1984. Biología Comparada de *Lampides boeticus* (L.), *Syntarucus pirthous* (L.) y *Polyommatus icarus* (ROTT.) (Lep. Lycaenidae). *Graellsia* 40 : 163-193.
- CHEW, F.S., & ROBBINS, R.K., 1984. Egg-Laying in Butterflies. In R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds) : *The Biology of Butterflies*, pp. 65-80.
- COURTNEY, S.P., 1986. The Ecology of Pierid Butterflies : Dynamics and Interactions. *Advances in Ecological Research* : 51-131.
- DEYSSON, G., 1978. Organisation et classification des plantes vasculaires. Première partie, organisation générale. Cours de Botanique générale, quatrième série, 381 pp.
- DEYSSON, G., 1979. Organisation et classification des plantes vasculaires. Systématique. Cours de Botanique générale, quatrième série, 537 pp.
- EBERT, G. & RENNWALD, E., 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 1 et 2
- FAHN, A., 1974. Plant Anatomy. 2<sup>e</sup> ed. Oxford, 611 pp.
- GILBERT, L.E., 1984. The Biology of Butterfly Communities. In R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds) : *The Biology of Butterflies*, pp. 41-54.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères du Jura neuchâtelois (Lepidoptera), un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bulletin de la Société neuchâtoise des Sciences naturelles* 114.
- GONSETH, Y., (à paraître). Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I : les milieux à *Maculinea nausithous* (BERGSTR.), Lep. Lycaenidae.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R., 1986. Comparative plant ecology. London 742 pp.
- JAEGER, P., 1976. Les rapports mutuels entre fleurs et insectes. *Traité de Zoologie*, Tome VIII, Fasc. IV : 677-798, 927-933.
- KRATOCHWIL, A., 1983. Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versaumten Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 34 : 57-108.
- LSPN, 1987. Les Papillons de jour et leurs biotopes. Ligue suisse pour la protection de la nature (LSPN), Bâle, 512 pp.
- OBERDORFER, E., 1990. Pflanzensoziologische Exursionsflora. Stuttgart.
- PIVNICK, K. A. & MC NEIL, N., 1985. Effects of nectar concentration on butterfly feeding : measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepi-

- doptera, HesperIIDae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. *Oecologia* 66 : 226-237.
- STEBBINS, G.L., 1974. Flowering Plant. Evolution above the species level. 4. Adaptation for Cross-Pollination : 50-67.
- THOMAS, J.A., 1974. The Black Hairstreak. Institute of Terrestrial Ecology. Conservation Report, 42 pp.
- WEIDEMANN, H.J., 1982. Bemerkungen zu Lebensraum und Lebensweise des „Donauschillerfalter“ *Apatura metis* und seiner Präimaginalstadien (Lep. Nymphalidae), 2. *Entomologische Zeitschrift* 19 : 265-274.
- WEIDEMANN, H.J., 1988. Tagfalter. Bd. 2, Naturführer, Melsungen 372 pp.
- WATT, W.B., HOCH, P.C. & MILLS, S.G., 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies. Chemical and visual aspects. *Oecologia* 14 : 353-374.

LES LÉPIDOPTÈRES DIURNES (RHOPALOCERA)  
DES MILIEUX HUMIDES DU CANTON DE  
NEUCHÂTEL I  
LES MILIEUX À *MACULINEA NAUSITHOUS*  
(BERGSTR.), LEP. LYCAENIDAE<sup>1</sup>

par

YVES GONSETH

AVEC 1 TABLEAU ET 3 FIGURES

---

INTRODUCTION

*Maculinea nausithous* (Bergstr.) est une espèce caractéristique des prairies humides à *Sanguisorba officinalis*, l'unique plante-hôte de sa chenille. De telles prairies, généralement peu ou pas engraisées et extensivement exploitées, se sont fortement raréfiées en Europe avec l'intensification de l'agriculture, l'abandon progressif de l'exploitation des prés à litière et le drainage des zones humides. Ce papillon est ainsi menacé partout en Europe (HEATH 1981), y compris en Suisse (GONSETH 1987) et figure parmi les espèces d'invertébrés incluses dans l'annexe II de la Convention de Berne (que la Suisse a ratifiée). La découverte de stations à *Maculinea nausithous* dans une région donnée est importante, car elle doit déboucher, ne serait-ce que par respect des engagements pris, sur la définition de mesures efficaces devant assurer le maintien de ses populations.

Les résultats présentés sont le reflet partiel d'une étude effectuée dans plus de 700 stations du Jura suisse, canton de Neuchâtel, entre 1984 et 1990 (GONSETH 1991).

ESQUISSE BIOLOGIQUE

Concernant le papillon

*Maculinea nausithous* est une des rares espèces de papillon de la faune suisse dont les chenilles ont un régime alimentaire xénophage (changement brusque de régime alimentaire au sein d'un même stade de développement).

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNRS, 3.269-0.85).

Si, jusqu'à leur troisième mue larvaire, ses chenilles se nourrissent des boutons floraux de *Sanguisorba officinalis* (régime phyto-spermophage, monophagie stricte), elles terminent leur développement dans une fourmilière, aux dépens du couvain de leur hôte: *Myrmica laevinodis* Nylander (= *Myrmica rubra* nomen nudum, voir KUTTER 1977, p. 42). A l'inverse d'autres espèces du genre *Maculinea*, dont le régime alimentaire est identique, plusieurs chenilles de ce papillon peuvent se développer simultanément dans la même fourmilière (THOMAS 1984, LSPN 1987).

Les imagos, sédentaires, forment de petites populations isolées confinées sur des surfaces parfois très réduites. Ils passent la totalité de leur vie aux abords immédiats de leur lieu d'émergence et/ou de ponte. Ils sont nectarivores et monophages (THOMAS 1984, LSPN 1987, GONSETH 1992) et se reposent systématiquement, par mauvais temps par exemple, sur la plante-hôte de leurs chenilles. Cette particularité comportementale facilite d'ailleurs l'étude de leur distribution dans une région donnée. Les adultes éclosent entre la fin du mois de juin et le début du mois d'août selon l'altitude, les mâles quelques jours avant les femelles. Ils peuvent vivre jusqu'à un mois. Leurs milieux de prédilection sont les prairies humides à végétation luxuriante abritant de nombreux nids de leur fourmi-hôte. En Suisse, l'espèce a surtout été signalée au versant nord des Alpes, sur le Plateau et dans le Jura entre 350 et 1000 m d'altitude (max. 1600 m). Malgré les recherches effectuées par de nombreux entomologistes jurassiens, les populations de *M. nausithous* que nous avons découvertes sont les seules qui ont été signalées dans le Jura central (canton du Jura, Jura bernois et Jura neuchâtelois). Les populations non neuchâteloises les plus proches sont situées sur la rive sud du lac de Neuchâtel (MULHAUSER 1991).

### Concernant la fourmi

*Myrmica laevinodis* est une espèce qui se développe essentiellement dans les milieux humides à sol lourd, peu perméable. Elle semble toutefois éviter les zones périodiquement inondées de ses milieux de prédilection (THOMAS 1984). Sa fourmilière est souvent creusée dans le sol, de préférence sous une pierre, mais est parfois aménagée dans du bois en voie de décomposition. Ses colonies sont généralement riches en individus et nombreuses. Si elle supporte mal le fauchage régulier des milieux qui l'abritent, leur abandon total se traduit par une régression progressive du nombre de fourmilières (THOMAS 1984). *M. laevinodis* est largement répandue en Suisse jusqu'aux altitudes les plus élevées (KUTTER 1977).

### Concernant la plante-hôte

*Sanguisorba officinalis* est généralement associée aux sols basiques (HESS & LANDOLT 1970). Bien qu'hygrophile (indicatrice de sols à humidité variable), elle peut toutefois coloniser des milieux à sol relativement sec et est ainsi parfois associée à certaines espèces mésophiles des pelouses maigres (Mesobromion). Elle colonise préférentiellement les prairies à lièrre (Molinion) et les bas-marais alcalins (Caricion davallianae), mais peut aussi

se retrouver en contact direct de Mégaphorbiées (Filipendulion) ou dans des pâturages humides légèrement engraisés. Elle ne supporte pas l'amendement et l'exploitation intensive des surfaces qui l'abritent (un fauchage régulier et pluriannuel se traduit par la diminution de la taille des plants présents, par une diminution progressive du nombre de pousses florifères, puis par la disparition totale de la plante; cf. THOMAS 1984 notamment). *S. officinalis* est largement distribuée en Suisse, surtout sur calcaire (WELTEN 1982) et est relativement fréquente de l'étage collinéen à subalpin (HESS & LANDOLT 1970).

#### MÉTHODE

Les nombres d'imagos indiqués dans le tableau 1 (colonne ind) sont basés sur des comptages directs effectués lors d'un seul passage. Dans les milieux de structure linéaire, ces comptages ont été faits par le biais d'un itinéraire rectiligne; dans les milieux recouvrant une certaine surface, ils ont été effectués par le biais d'un itinéraire en zigzag (10 m d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Les milieux inventoriés ayant généralement une taille réduite, le temps passé dans chacun d'eux a oscillé entre 15' et 60'. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différentes stations étudiées.

Les visites des milieux potentiels ont été réalisées aussi bien par temps couvert (imagos immobiles sur les inflorescences de la Sanguisorbe) que par beau temps. Le choix des stations a été effectué sur la base des indications fournies par les photos aériennes et par les cartes topographiques (1:25 000) du canton de Neuchâtel. La plupart des milieux cités ont été découverts en août 1988, lors d'une recherche spécifique de *Maculinea nausithous*. Le maintien des populations découvertes a été confirmé lors de relevés complémentaires effectués en 1989 et 1990.

Les études autécologiques faites sur cette espèce soulignant son extrême sédentarité, nous avons assimilé à une station chaque milieu abritant 1 ou plusieurs papillons adultes et séparé de son plus proche voisin par une prairie de fauche, une prairie artificielle ou une culture intensive, par un obstacle important (forêt, agglomération), ou par une distance de plus de 100 m.

Le nombre de pieds de *Sanguisorba officinalis* par station a été évalué par comptage de tous les plants fleuris. Les variables suivantes ont été retenues pour décrire les milieux:

- localisation géographique, longueur, largeur, pente, altitude et exposition
- type de végétation dominante
- absence ou présence d'une zone tampon avec les milieux voisins
- type d'entretien ou d'exploitation déterminé de visu

TABLEAU 1 : Caractéristiques des stations étudiées

parc	suppan	dmsp	lnd	lngt	srftot	lgzip	lngso	srfsso	lvaso	lhmrc	PSo	Solm2	zpgp	zpgd	lrgg	lrgd	Milieu	MV1	MV2	C1%	C2%	C3%	C4%	C5%	X%
161*	6	1200	28	120	530	0	120	530	5.3								talus	route pâtp.							
6*	18	575	22	165	2800		45	225	9.8								talus	route pâtp.							
329	4	20	9	200	320	0	66	138	6.5	4.5	120	0.87			1.6		talus	pâtp. cult.							
340	9	375	33		2317		720	720	4.6								pâthtu	pâtp. pâtp.							
330	14	150	25		10075		772	772	3.2								pâthtu	pâtp. pâtp.							
336	18	325	13		21375		600	600	2.2								pâthtu	prau. canal							
197*	1	1050	12		1375		1375	1375	0.9			1					pâthtu	cult. cult.							
211	14	30	5		5075		1394	1394	0.4			0.04					pâthtu	pâtp. canal							
209	1	50	3		9300		1724	1724	0.2			0.25					pâthtu	pâtp. canal							
212	18	150	20		2950		1407	1407	1.4			0.5					pâthtu	prau. prau.							
205	8	75	3		900		100	100	3		6	0.06					pâthtu	for. for.							
195*	1	450	12	222	598	0	221	300	4	5.4	959	3.2	0	0	1.3	1.4	canal s	pâtp. cult.		90	0	0	0	0	10
201	1	325	24	960	1344	420	382	254	9.4	2.5	516	2	0.8	3	0.4	1	canal s	prau. prau.		0	31	13	37	20	0
203*	1	575	22	1000	1580	187	187	224	9.8	2.2	231	1	2	1.5	1.2	1.2	canal m	pâthtu. chem		5	0	5	60	13	17
206	1	250	7	284	1022	384	168	307	2.3	2.5	228	0.7	1	2.7	2.1	1.5	canal s	cult. cult.		0	76	0	0	0	24
200	1	200	19	670	2010	440	191	319	6	2.8	222	0.7	0	1.3	1.2	1.8	canal s	cult. pâtp.		0	28	22	38	0	12
193*	1	2400	14	188	713	0	90	198	7.1	7.4	166	0.8	0	0	1.6	2.2	canal s	prau. prau.		29	71	0	0	0	0
202*	1	500	5	350	1456	500	47	75	6.7	1.4	102	1.4	1	1	1.8	1.6	canal s	cult. cult.		0	0	11	89	0	0
210	7	20	10	139	1251	0	139	417	2.4	7.2	80	0.2	0	0	1.8	1.3	canal m	canal pâtp.		0	0	0	100	0	0
199	1	425	7	200	620	0	39	57	12	3.5	57	1	0	0	1.8	1.3	canal s	cult. cult.		5	0	0	89	0	6
208*	2	1000	10	170	629	170	12	20	50	5.9	12	0.6	1.5	0	1.7	2	canal	prau. cult.		0	0	0	100	0	0
196*	1	450	1	75	667	150	50	75			30	0.4	5.5	1	1.5	7.4	canal m	cult. chem		50	0	0	50	0	0
207	1	300	1	140	476	280	67	114			86	0.8	0.5	0.5	1.7	1.7	canal s	cult. cult.		0	100	0	0	0	0
198	1	300	1	240	616	260	14	24			14	0.6	0.3	0.8	0.9	1.7	canal i	pâtp. cult.		0	50	0	50	0	0
194	1	200	1	95	218	105	5	6			13	2.2	7	7	1.1	1.2	canal m	cult. parc		50	50	0	0	0	0
204	7	350	1		1250			1250			10	0.01					pâthtu	for. cult.							
192	1	350	1	82	123		20	30			17	0.57			1.5		talus	prau. route							

TABLEAU 1

**parc** = numéro de la station; les stations avec astérisque sont considérées comme isolées  
**sppap** = nombre total d'espèces de papillons observées dans la station  
**dmosp** = distance (m) à la plus proche station principale  
**Ind** = nombre de papillons observés  
**lngt** = longueur totale (m) du canal/talus  
**srftot** = surface totale de la station  
**lgzp** = longueur (m) de zone tampon (2 rives confondues)  
**lngso** = longueur (m) des tronçons à *S. officinalis* (2 rives confondues)  
**srfsso** = surface (m<sup>2</sup>) avec *S. officinalis*  
**l/a** = nombre de papillons par are avec *S. officinalis*  
**l/hmC** = par hectomètre de canal  
**PSo** = nombre de pieds de *S. officinalis* répertoriés  
**So/m<sup>2</sup>** = par m<sup>2</sup>  
**ztpg** = longueur (m) de la zone tampon, rive gauche  
**ztpd** = de la rive droite  
**lrgg** = largeur de la rive gauche  
**lrgd** = de la rive droite  
**Milieu** = **pâth** = pâturage humide; **pfhu** = pré de fauche humide; **phu** = prairie humide;  
**canal s** = partie supérieure d'un canal; **m** = partie centrale d'un canal; **i** = partie inférieure d'un canal  
**MV1/MV2** = Milieux voisins; **chem** = chemin; **pâtp** = pâturage permanent; **pfau** = prairie de fauche; **cult.** = culture intensive; **for** = massif boisé  
**C1-C5** = catégories de rive (voir fig. 1) en % de la longueur des rives (= 2 × lngt)  
**X%** = rive de nature différente à l'une ou l'autre des catégories définies.

#### MILIEUX INVENTORIÉS ET DISTRIBUTION DE L'ESPÈCE

Compte tenu des premières observations faites sur cette espèce (2 talus et un canal de drainage), 83 km de rives de cours d'eau et 74 milieux humides répartis entre 430 et 1100 m d'altitude sur l'ensemble du canton ont été inventoriés entre 1986 et 1990.

*Maculinea nausithous* a été observé sur 5 km de rives (dont 1,7 km présentent des peuplements denses de *S. officinalis*) et dans 10 milieux humides. La totalité des 27 stations découvertes sont réparties dans une région géographiquement limitée. Elles sont confinées dans 18 carrés kilométriques (surface cantonale: 796 km<sup>2</sup>) et la moyenne de la distance entre les plus proches stations prises 2 à 2 est de 425 m (écart type: 486 m; cf. tableau 1). En outre, la distance séparant les 2 stations les plus éloignées est d'environ 8 km.

Nous avons postulé que la découverte d'un seul papillon dans un milieu donné (station secondaire) était due à la présence fortuite d'un individu issu de populations voisines plus importantes (stations principales). Les distances moyenne, minimale et maximale séparant les stations secondaires et principales les plus proches étant respectivement de 325, 200 et 450 m, de rares adultes pourraient s'éloigner de plus de 400 m de leur lieu d'émergence. Ces observations peuvent être comparées avec celles de THOMAS (1984), qui a constaté que des milieux potentiellement favorables situés à environ 350 m de milieux effectivement colonisés n'étaient pas exploités

par l'espèce. Si, sur la base de ces faits, une distance de 400 m peut être considérée comme critique dans les échanges entre populations de *M. nausithous*, 8 stations découvertes dans le canton de Neuchâtel abriteraient des populations isolées.

Comparés aux seules informations disponibles concernant la distribution ancienne de cette espèce dans le Jura (de ROUGEMONT 1904), ces premiers résultats sont assez intéressants. Au début de ce siècle, *M. nausithous* était dite «...rare chez nous... Bienne (Robert), Yverdon, Dombresson (Rougemont) et même Chasseral (Coulery)...». A l'échelle cantonale, cette situation ne semble pas s'être beaucoup modifiée depuis lors. Cette constatation souligne l'extrême sédentarité et le faible pouvoir de dispersion du papillon.

#### COMPARAISON DE LA DISTRIBUTION DU PAPILLON ET DE CELLE DE SA PLANTE-HÔTE

Nous n'avons pas la prétention d'avoir découvert la totalité des stations neuchâtelaises abritant *S. officinalis* lors de notre étude. Toutefois, une comparaison de la distribution géographique de la plante, telle que nous pouvons la déduire de nos observations de terrain, avec celle du papillon apporte les éléments suivants :

- les 58 stations à *S. officinalis* qui ont été répertoriées sont disséminées sur la plus grande partie du territoire cantonal (littoral excepté) entre 615 et 1405 m d'altitude
- les 2 stations les plus éloignées où la plante se développe sont distantes de 47 km
- 20 km séparent en moyenne les 41 stations à *S. officinalis* qui n'abritent pas *M. nausithous* du centre de la région où il a été découvert (écart type 7.8 km, min. 8 km)
- la majorité des 41 stations à *S. officinalis* qui n'abritent pas *M. nausithous* sont séparées de la région abritant le papillon par des chaînes de montagne culminant à plus de 1300 m.

Ces éléments permettent de souligner les faits suivants :

- il n'y a aucune corrélation entre les distributions géographiques du papillon et de sa plante-hôte (malgré les rares informations en notre possession, il est possible de supposer, sur la base des connaissances générales rassemblées sur l'espèce, qu'il n'existe pas de corrélation non plus entre la distribution géographique du papillon et celle de sa fourmi-hôte)
- compte tenu de l'éthologie du papillon, les populations neuchâtelaises de *M. nausithous*, prises dans leur ensemble, peuvent être considérées comme isolées
- compte tenu de la structure topographique de la région et de la distance séparant les stations qui abritent *M. nausithous* des autres biotopes potentiellement favorables du canton, les chances d'une augmentation de l'aire de distribution régionale de l'espèce sont extrêmement limitées.

## TYPES DE MILIEUX COLONISÉS

Le tableau 1 fournit des indications sur la nature et la structure des milieux qui abritent *M. nausithous*. Pour assurer la protection des populations présentes (cette espèce est activement recherchée dans des buts commerciaux), ce tableau ne contient par contre aucune information géographique précise, les différentes stations étant identifiées par un simple numéro<sup>2</sup>.

*M. nausithous* a été découvert dans 4 types de milieux différents: prairies humides (Molinion) peu ou pas exploitées (3 stations); pâturages et/ou prés à fauche à résurgences (6 stations); talus de route ou de limite de cultures (4 stations); rives de cours d'eau (14 stations).

### Prairies humides

Parmi les 3 stations concernées, la station 212 est celle qui correspond le mieux au milieu originel de *M. nausithous*. Elle présente une végétation très diversifiée, où alternent des éléments caractéristiques du Molinion (*Molinia coerulea*, *Sanguisorba officinalis*), du Mesobromion (*Onobrychis viciifolia*, *Ajuga genevensis*, *Plantago media*, *Centaurea scabiosa*, *Helianthemum nummularium*, *Ranunculus bulbosus*) et des prairies fleuries extensives (*Lotus corniculatus*, *Knautia arvensis*, *Thymus gr. serpyllum*, *Sanguisorba minor* par ex.). Cette diversité floristique est due à la présence d'une résurgence d'eau, assurant par endroits une forte humidité superficielle, à son exploitation très épisodique (fauchage) et à sa position topographique particulière (rupture de pente). Son peuplement lépidoptérologique est assez riche. Il comprend 18 espèces dont les plus intéressantes sont: *Carterocephalus palaemon*, *Erynnis tages*, *Callophrys rubi* et *Melanargia galathea* [une vérification effectuée sur le terrain en 1990 nous a permis de constater que des essais de drainage avaient été faits dans cette station!]. Les stations 204 et 205, situées dans une réserve naturelle, ont une végétation beaucoup plus pauvre en espèces, dominée par *Molinia coerulea* et par des peuplements denses de *Phragmites communis*. Elles sont caractérisées par une densité extrêmement faible de *S. officinalis* et par la pauvreté de leur peuplement lépidoptérologique respectif (7 et 9 espèces). A côté de quelques individus de *M. nausithous*, nous soulignerons toutefois la présence de *Brenthis ino* dans les 2 stations.

### Prairies de fauches et pâturages humides

Les 6 stations concernées sont exploitées assez intensivement (pâture ou 2 coupes annuelles). La station 197, la moins humide, est la seule qui n'est pas amendée. Les pieds de *S. officinalis* y sont relativement nombreux, mais chétifs (fauchage régulier). Toutes les autres stations, très pentues, présentent localement des résurgences d'eau garantant d'une forte humidité

<sup>2</sup> Les données précises sont toutefois à la disposition des instances publiques ou privées de protection de la nature et peuvent être obtenues à la demande auprès du CSCF.



Photo 1: station 340. Pâturage à groupements hygrophiles.

superficielle. Ces zones humides, recouvertes de groupements à *Juncus sp.*, *Molinia coerulea*, *Filipendula ulmaria*, *S. officinalis* et parfois *Phalaris arundinacea*, représentent les seules surfaces floristiquement intéressantes dans des stations où les plantes caractéristiques des pâturages et près gras dominant. Si leurs peuplements lépidoptérologiques sont ainsi relativement pauvres (12 espèces en moyenne), deux d'entre elles (330, 340) abritent toutefois des populations stables et assez importantes de *M. nausithous*. Notons que les stations 209, 211, 330, 336 et 340 (photo 1) abritent avec les stations 212 et 329 un ensemble de populations de cette espèce dont l'éloignement moyen (inf. à 400 m) n'exclut pas certains échanges d'individus adultes.

### Talus

Les 4 stations regroupées sous cette dénomination sont toutes très différentes. La station 161 présente la flore la plus originale. En effet, ce talus routier très humide abrite notamment *Molinia coerulea*, *Sanguisorba officinalis* et *Pinguicula vulgaris*. Il subit un fauchage printanier et une pâture automnale au moins, ce qui explique l'absence de toute autre espèce de Rhopalocère que *M. nausithous* [une vérification effectuée sur le terrain en 1992 nous a permis de constater que ce milieu s'était fortement dégradé depuis 1989 sous l'effet d'un changement d'affectation des milieux voisins (prairie de fauche ==> culture céréalière); *M. nausithous* est toutefois encore présente]. La station 6 est un talus de chemin, partiellement re-

modélé, et colonisé par une végétation où des espèces de pelouses humides ou d'ourlets mésophiles (*S. officinalis*, *Valeriana officinalis*, *Trifolium medium*, *Heracleum sphondylium*) alternent avec des espèces caractéristiques de friches ou de pelouses sèches (*Anthylis vulneraria*, *Hippocrepis comosa*, *Thymus gr. serpyllum*, *Scabiosa columbaria*, *Sanguisorba minor* notamment). Fauché très épisodiquement, ce talus abrite un peuplement lépidoptérologique aussi diversifié que la station 212: 18 espèces dont *Brintesia circe*, *Lycaena hippothoe*, *Erynnis tages*, *Spialia sertorius* et *Melanargia galathea*. Le talus 329 sépare un pâturage permanent et une culture intensive de céréales. Sa végétation reflète sa situation, sa flore étant dominée par des espèces caractéristiques de milieux eutrophisés (*Ranunculus acris*, *Filipendula ulmaria*, *Epilobium hirsutum*, *Galeopsis tetrahit*, *Polygonum bistorta* notamment). De nombreux pieds de *S. officinalis*, très vigoureux, s'y développent toutefois. A notre connaissance, ce talus n'est qu'exceptionnellement fauché. Le talus 192 est pris entre une route secondaire et une prairie artificielle et est bordé d'un fossé fortement colonisé par *Filipendula ulmaria*. Il est fauché au minimum 1 fois par année.

### Canaux de drainage

La moitié (14/27) des stations à *M. nausithous* qui ont été découvertes sont des rives de canaux dont les caractéristiques principales sont rassemblées dans le tableau 1. Nous nous bornerons ainsi à souligner ici leurs points communs et leurs différences principales (par catégorie).

#### Points communs:

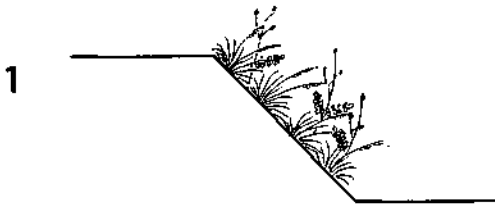
- ces canaux rectilignes sont généralement bordés de cultures intensives (prairies artificielles, pâturages permanents ou prairies artificielles)
- à l'exception de tronçons très limités, leurs rives et leur fonds ne sont ni empierrés, ni bétonnés
- en été, la plupart de ces canaux sont à sec ou n'ont qu'un très faible écoulement superficiel
- leur largeur (d'une rive à l'autre) n'excède que rarement 3 m (fond: 0.6-1 m)
- la pente des rives oscille entre 45° et 60° et leur largeur moyenne n'excède pas 2 m.

#### Différences:

Nous avons réparti les tronçons de rives de canaux inventoriés en 5 catégories (fig. 1) sur la base de leur composition floristique. Les différences principales de l'ensemble des stations découvertes sont les suivantes:

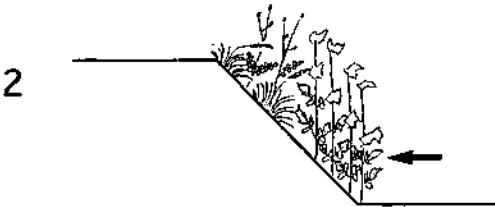
- longueur de chaque station (voir plus haut la définition donnée à ce terme)
- proportion relative (en % de leur longueur totale) des 5 catégories de rives définies
- présence ou absence de zones tampons entre les rives et les milieux agricoles voisins
- densité de pieds de *S. officinalis*
- nature et type d'entretien des milieux voisins

FIGURE 1 : SCHEMAS DES STRUCTURES DE RIVES INVENTORIEES



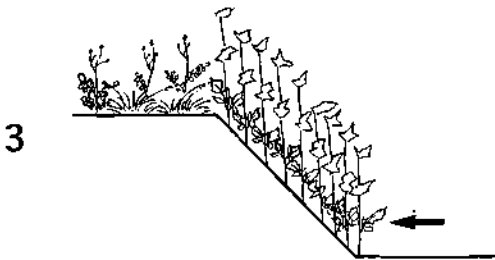
Rive à Molinie

9% de la longueur totale des rives à  
*Maculinea nausithous*  
43% du nombre total de pieds de  
*Sanguisorba officinalis* inventoriés



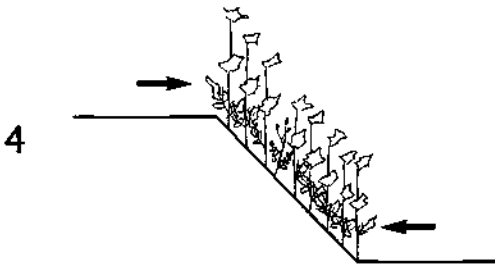
Rive à Filipendule et Molinie

25% de la longueur totale des rives à  
*Maculinea nausithous*  
25% du nombre total de pieds de  
*Sanguisorba officinalis* inventoriés



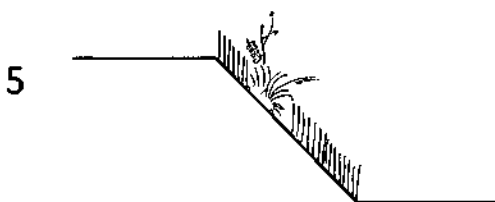
Rive à Filipendule, banquette à Molinie

8% de la longueur totale des rives à  
*Maculinea nausithous*  
16% du nombre total de pieds de  
*Sanguisorba officinalis* inventoriés



Rive à Filipendule et Ortie

45% de la longueur totale des rives à  
*Maculinea nausithous*  
10% du nombre total de pieds de  
*Sanguisorba officinalis* inventoriés



Rive à Graminées (et Molinie)

12% de la longueur totale des rives à  
*Maculinea nausithous*  
5% du nombre de pieds de  
*Sanguisorba officinalis* inventoriés

Nous avons tenté de trouver une corrélation entre la présence du papillon et la plupart des variables susmentionnées. Parmi les variables testées, la présence de *S. officinalis* est bien entendu le premier facteur limitant pour le papillon. En effet, sur les 83 km de rives inventoriées, nous n'avons jamais trouvé *M. nausithous* le long de tronçons où cette plante était absente.

L'interprétation de nos résultats par le biais des autres variables retenues est plus difficile. Il n'existe en effet aucune corrélation significative entre le nombre de papillons inventoriés par stations et l'une ou l'autre de ces variables prises isolément: il n'existe pas de corrélation significative entre le nombre de papillons observés et la densité de pieds de *S. officinalis* (tab. 1: PSO, SO/m<sup>2</sup>, Ind, I/hmC pour les stations 195 et 208) [ce qui confirme les résultats de THOMAS (1984)], ou avec la seule présence de zone tampon (tab.1: lgzp pour les stations 193, 200, 203). Les 3 stations les plus longues, 201, 203 et 200 (longueur moyenne 876 m), présentent toutefois un nombre moyen d'individus (21) proche du double du nombre moyen d'individus (9) de l'ensemble des autres stations (longueur moyenne 221 m). En outre, pour ces mêmes stations, la longueur moyenne de tronçon de rive favorable (avec *S. officinalis*) est dans un rapport de 2 à 1 (246 et 102 m).

Ces constatations impliquent que plusieurs variables agissent en synergie et/ou que d'autres variables entrent en ligne de compte. Le tableau 1 permet de mettre en évidence les faits suivants pour les 10 stations dites principales:

- 3 stations sur 10 (195, 206, 193) présentent une proportion très importante (> 75%) de structure de rive très favorable (catégories 1 et 2). Or la station 195 (photo 2) est bordée par un pâturage permanent sur sa rive droite, la station 206 est bordée d'une zone tampon sur environ 70% de sa longueur et la station 193 est uniquement bordée de prés à fauche
- 2 stations (201, 200) sur les 7 restantes ont une proportion importante (40-50%) de rive favorable (catégories 2 et 3). Or elles sont toutes bordées d'une zone tampon sur plus de 40% de leur longueur

FIGURE 1

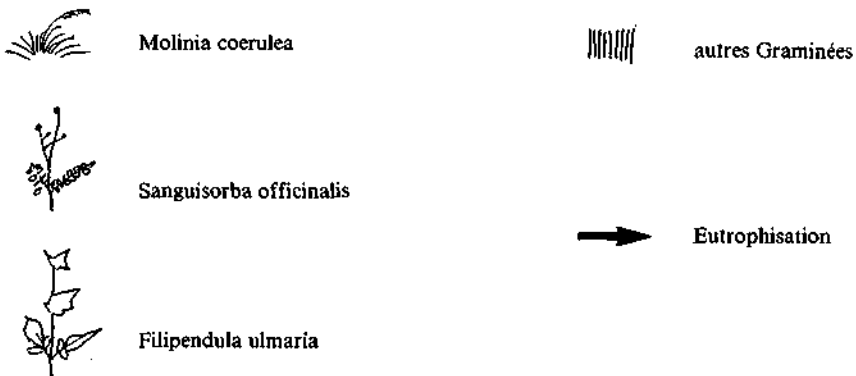




Photo 2: station 195. Canal dont la rive droite, bordée d'un pâturage permanent, est essentiellement colonisée par *Molinia coerulea* et *S. officinalis* (catégorie 1 de la fig. 1).

- 3 stations (203, 202, 208) sur les 5 restantes présentent une structure de rive moins favorable (catégorie 4), mais sont bordées d'une zone tampon sur plus de 50% de leur longueur
- la station 210 présente une structure de rive identique aux 3 précédentes, mais est bordée par un pâturage permanent sur environ 50% de sa longueur
- les 7 individus répertoriés dans la station 199 l'ont été dans le 5,5% de rive de catégorie 1. Cette station est bordée de cultures intensives et ne présente aucune zone tampon.

Il existe ainsi un lien entre la catégorie de rive rencontrée, la présence de zones tampon, la nature et le type d'exploitation des milieux voisins et la présence de *S. officinalis*. En effet, sur la base de l'ensemble des informations obtenues, il est possible d'esquisser un schéma «évolutif» de la structure des rives en fonction des agressions qu'elles subissent (cette «évolution» se traduisant, sur la figure 1, par la diminution de la densité de pieds de la Grande Sanguisorbe par catégories de rives décrites):

- la catégorie 1 représente la structure de rive idéale, épargnée, par la présence de zone tampon ou par l'exploitation particulière des milieux voisins (pâturage, pré de fauche), de l'arrivé massif d'engrais chimiques ou de pesticides par épandage direct
- la catégorie 2 représente le premier niveau de dégradation de la rive due à l'apport de fertilisants par les eaux de ruissellement. Cette eutrophication de la partie inférieure de la rive est marquée par l'implantation de la Filipendule (voire dans les cas aigus par celle d'*Urtica dioica*). Cette

structure de rive ne peut se maintenir que si l'épandage direct de fertilisants par voie terrestre est limitée (zone tampon, ou exploitation particulière des milieux voisins)

- la catégorie 3 représente le second niveau de dégradation de la rive due à l'effet synergique de l'apport de fertilisants des eaux du canal et le pouvoir concurrentiel de la Filipendule. Les zones favorables à la Grande Sanguisorbe sont reléguées sur la banquette de la rive et ne peuvent se maintenir que si elles sont isolées (zone tampon, exploitation particulière des milieux voisins) de l'épandage direct d'engrais
- la catégorie 4 représente le troisième niveau de dégradation de la rive, où les zones particulièrement favorables à la Grande Sanguisorbe ont disparu (action directe par voie terrestre et/ou aquatique), cette dernière se maintenant tant bien que mal entre les pieds de la Filipendule. Ce maintien est favorisé si l'épandage direct de fertilisants par voie terrestre est limité (zone tampon ou exploitation particulière des milieux voisins)
- l'ultime niveau de dégradation de la rive (structure globale identique à la catégorie 4) est atteint à partir du moment où la Grande Sanguisorbe a disparu sous l'action croisée de l'apport direct de fertilisants et de la concurrence de la Filipendule et de l'Ortie. Cette structure de rive représente l'écrasante majorité des 83 km de rives de canaux étudiés.

La catégorie 5 de la figure 1 représente un cas particulier dû à la pâture ou au fauchage d'une rive déjà passablement eutrophisée.

#### CONCLUSIONS

Certains points développés dans les paragraphes précédents méritent d'être relevés pour déterminer le statut actuel et pour tenter d'assurer l'avenir des populations de *M. nausithous* dans notre région:

- le canton de Neuchâtel abrite les seules stations à *Maculinea nausithous* actuellement connues dans le Jura central. Des mesures de protection devant assurer leur maintien doivent donc être impérativement prises
- l'extrême sédentarité de l'espèce a deux implications directes. 1) une augmentation de son aire de distribution régionale est très hypothétique; 2) compte tenu de l'isolement presque total de plus de 25% des stations découvertes, toute nouvelle disparition de stations abritant l'espèce serait irrémédiable
- le maintien de la plante-hôte (et probablement aussi de la fourmi-hôte) de l'espèce est favorisé par la présence d'une zone tampon de 2 à 3 m de large entre les rives de canaux proprement dites et les milieux exploités qui les bordent. Les zones tampons encore présentes aujourd'hui doivent donc être impérativement préservées. Une alternative à la création de zones tampons le long des canaux qui en sont dépourvus serait l'interdiction d'épandage d'engrais à moins de 5 m de leurs rives
- l'aménagement des rives des canaux doit tenir compte des particularités comportementales de l'espèce. Comme le papillon hésite à franchir des obstacles importants, tout reboisement devrait être proscrit le long des canaux où ses populations sont les plus denses. En outre, pour ne pas

limiter les chances d'une éventuelle recolonisation de milieux favorables, le reboisement des canaux où il est absent ne devrait être effectué que sur une seule rive et sur des tronçons relativement courts

- les pâturages, les prairies, les talus et les rives qui abritent encore l'espèce devraient faire l'objet d'un entretien qui tient compte de sa biologie particulière. Les périodes cruciales de la vie du papillon sont la période d'émergence des adultes, nectarivores, et la courte période de régime phyto-spermophage des chenilles. Le fauchage et dans une moindre mesure la pâture des milieux colonisés doivent donc être proscrits entre les mois de mai et d'août afin de laisser le temps à la Grande Sanguisorbe de pousser et de fleurir avant l'émergence des adultes, la ponte et la nutrition des premiers stades larvaires. Un fauchage printanier (mars/avril) ou automnal (à partir de septembre) des surfaces est donc possible. Il ne devrait toutefois pas être effectué plus d'une fois par année. Dans les pâturages, les surfaces colonisées ne seront pas drainées (!). En outre, les milieux qui actuellement déjà ne sont plus exploités devraient être mis sous réserve et être entretenus de manière à contre-carrer leur embuissonnement.
- comme nous ne possédons aucune donnée sur la répartition et la densité des nids de *Myrmica laevinodis* dans les stations qui abritent *Maculinea nausithous*, il serait impératif d'étudier ce facteur afin d'optimiser les mesures de protection que nous venons de décrire.

### Remerciements

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur W. Matthey et le Dr W. Geiger pour leur aide dans la réalisation de ce travail et pour la lecture attentive de ce manuscrit. Je remercie en outre Christian Lavorel qui a effectué un second passage dans une partie des stations signalées dans cet article et qui m'a fourni ses propres résultats.

---

### Résumé

L'auteur décrit les principaux types de milieux abritant *Maculinea nausithous* (Bergstr.) dans le Jura suisse (canton de Neuchâtel). Il souligne certains facteurs pouvant influencer sa distribution régionale et propose certaines mesures devant assurer la protection de cette espèce menacée.

### Summary

The author describes the main biotopes of *Maculinea nausithous* (Bergstr.) in the Swiss Jura (canton of Neuchâtel). He outlines some factors which can influence its regional distribution and proposes some measures to protect this threatened species.

### Zusammenfassung

Der Autor beschreibt die hauptsächlichlichen Lebensräume von *Maculinea nausithous* (Bergstr.) des Schweizer Juras (Kanton Neuenburg). Er hebt einige Faktoren, die seine regionale Verbreitung beeinflussen, hervor und schlägt einige Massnahmen vor, um diese gefährdete Art zu schützen.

---

### BIBLIOGRAPHIE

- GONSETH, Y. — (1987). Atlas de distribution des papillons diurnes de Suisse. *Doc. faun. helv.* 5 (version française), 242 pp., et 6 (version allemande), 242 pp.
- GONSETH, Y. — (1991). La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelais, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y. — (1992). Relations observées entre Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Rhopalocera) adultes et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepidopterologica* 15: 106-122.
- HEATH, J. — (1981). Rhopalocères (Papillons diurnes) menacés en Europe. Coll. Sauvegarde de la Nature N° 23. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 157 pp.
- KUTTER, H. — (1977). Hymenoptera Formicidae. *Insecta helvetica, Fauna* 6, 298 pp.
- HESS, H.E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R. — (1970). Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. 2: Nymphaeaceae bis Primulaceae. 956 pp.
- LSPN — (1987). Les Papillons de jour et leurs biotopes. Ligue suisse pour la protection de la nature (LSPN), Bâle, 512 pp.
- MULHAUSER, B. — (1991). Compte rendu du premier recensement des libellules et papillons diurnes de la «Grande Cariçaie» (Rive sud du lac de Neuchâtel). *Bulletin romand d'entomologie* 9: 31-39.
- ROUGEMONT, F. de — (1904). Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelais. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* XXIX et XXXI: 1-366.
- THOMAS, J. A. — (1984). The Behaviour and Habitat Requirements of *Maculinea nausithous* (the Dusky Large Blue Butterfly) and *M. teleius* (the Scarce Large Blue) in France. *Biological Conservation* 28: 325-347.
- WELTEN, M. & RUBEN SUTTER, H.C. — (1982). Atlas de distribution des Périodophytes et des Phanérogames de la Suisse. Vol. 1. 716 pp.
- 

Adresse de l'auteur:

Centre suisse de cartographie de la faune, 14 Rue des Terreaux, CH-2000 Neuchâtel, Suisse.

## La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des lisières forestières du Jura neuchâtelais <sup>1</sup>

Y. GONSETH

Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF), Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

*The butterflies (Lepidoptera Rhopalocera) of forest skirts in the Jura mountains of Neuchâtel.*- In the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland), 55 forest skirts and 14 hedgerows have been explored. The statistical analysis emphasized that among the environmental variables studied, floristical richness, maximal and mean width of buffer zones that divide them from the adjacent agricultural fields, have a significant influence on the butterfly populations. On the other hand diversity and structure of their shrubby and arborescent layers only have a weak effect on the described communities.

**Keywords :** Rhopalocera; forest skirts; Swiss Jura; species composition; environmental variables.

### INTRODUCTION

Quelques 43 espèces de papillons diurnes, sur les 118 que compte la faune du Jura neuchâtelais (GONSETH, 1991), sont potentiellement liées aux milieux buissonneux, aux lisières, aux clairières et aux forêts puisque leurs chenilles se nourrissent aux dépens d'arbres, d'arbustes ou de plantes herbacées qui y croissent (*Quercusia quercus* sur *Quercus* sp.; *Iphiclides podalirius*, *Thecla betulae* sur *Prunus spinosa*; *Argynnis paphia*, *Fabriciana adippe* sur *Viola* sp.; LSPN, 1987). Toutefois, comme le soulignent de nombreux travaux (WEIDEMANN, 1986 par ex.), la présence des plantes-hôtes des chenilles de la plupart des espèces de Rhopalocères dans un milieu donné n'est qu'une condition parmi d'autres pour assurer leur développement et leur maintien. Leur distribution régionale ne recouvre ainsi que partiellement celle des plantes qu'ils exploitent.

Le but de ce travail était de définir la structure et la composition floristique des lisières et des cordons boisés du Jura neuchâtelais compatibles avec la présence d'un maximum d'espèces de Rhopalocères et ceci indépendamment de la qualité de leurs milieux adjacents. Le choix des stations qui a été effectué est fortement influencé par le but recherché, puisque les lisières et les cordons boisés étudiés sont pratiquement tous bordés de cultures intensives, de pâturages ou de prairies grasses.

### MÉTHODES

Les chiffres présentés dans le tab. 1 sont basés sur un comptage direct des papillons adultes observés le long des lisières ou des cordons boisés retenus. Quatre passages ont été réalisés dans chacun d'eux entre les mois d'avril et de septembre, et ceci toujours par beau temps. Ces milieux étant de structure linéaire les individus rencontrés ont été comptés en effectuant un itinéraire rectiligne. Le temps passé

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (FNRS No 3.269-0.85)

Tab. 1: Nombre d'espèces par station (TWINSPAN, par catégorie d'abondance)

Numéros des stations	123311131123 22333333122333333334 12233233312333 224334423443444
	48663243335294410222795890012334444899890095865968298821904651394434 167817073807579850363552347222813488018690971068151123911499520575634
Espèces	
<i>P.aegeria</i>	.....1.11..11111111..1..112.111.11.....1...1.111.....
<i>Q.querqus</i>	.....11.1.1111.2..1.1..1..1..2...11..11.1111.21121.....1.....
<i>E.ligea</i>	.....1111.121.....1.1.....1.11.....1.....2.221.....1..2.
<i>L.cemilla</i>	.....1.....
<i>S.w-album</i>	.....1.....
<i>G.zhamni</i>	.....11..11.212.....1.1.....1.....1...1.11.....11.
<i>P.c-album</i>	.....1111.121.....1.1.....1.11.....1.....
<i>C.argiolus</i>	.....1121.....1.....1..111.....11.1.....
<i>T.betulae</i>	.....1.....11..1.....1.....
<i>P.napi</i>	.....1..1.2..31.3231322212432122413212111.21..2311222321.13..11121112323
<i>O.venetus</i>	.....1.211..1...111..11.1..1...1..11.21211..13.....
<i>A.cardamines</i>	.....11.1.1...121.111...11..2..1.....11...1.1...1..2.....
<i>A.paphis</i>	.....221.1..1...1.1.....1.....12.1.1.....
<i>L.sinapis</i>	.....1.....1.....1.....1.....
<i>C.palaemon</i>	.....1.....1.....1.....1.....
<i>C.rubi</i>	.....1.....1.....1.....
<i>C.arcania</i>	.....1.....1.....
<i>B.circe</i>	.....1.....
<i>C.euphrosyne</i>	.....1.....
<i>M.jurtina</i>	.....2.3333112222.2222213112..12222211.113133412231213...13321
<i>P.rapee</i>	1111.212122.2322.11.1.231..1.21.1.1212212..11..122221.11.....1.....
<i>P.brassicae</i>	.....1222222.2111.1121.112.11.....1.1.....212221.12.....1
<i>A.hyperantus</i>	.....1.....2.211..1.1..1..32.2.....31.323.....1.....2.
<i>P.icarus</i>	.....1..122..1.11.....1..11..1..11122.12.....
<i>L.megera</i>	.....22.222112221..1.....11.2.....1.1.....
<i>A.urticae</i>	.....11112.....11.....1.11.2.....1.111..
<i>I.io</i>	.....122.2221.....1.1.1.....1.1.1.....1.1.....
<i>C.pemphilus</i>	.....1.....1.....1.....11.....1.....1.2122
<i>T.sylvestris</i>	.....1.....11...1.....21.1211.....1.....
<i>P.machaon</i>	.....1..111..1.....1.....
<i>L.tityrus</i>	.....111222.....
<i>L.neera</i>	.....1.....1..1..1.....1
<i>C.hyale</i>	.....1.....11
<i>M.galathea</i>	.....1.....1.211.....1.....121323111.....
<i>S.sertorius</i>	.....1.....11
<i>M.aglaja</i>	.....1.....1.11
<i>L.hippothoe</i>	.....1.....1.1.....1.
<i>H.comma</i>	.....1.....1.
<i>E.ino</i>	.....1.....2.
<i>M.athalia</i>	.....1..1.....
<i>E.medusa</i>	.....1.....31
<i>H.lucina</i>	.....1.....1.
<i>C.semiargus</i>	.....1.....1.
<i>L.coridon</i>	.....1.....1.
<i>T.lineolus</i>	.....1.....1.
<i>E.tages</i>	.....1.....2.
<i>C.glycerion</i>	.....1.....
<i>M.arion</i>	.....1.....
<i>A.egestis</i>	.....1.....1.
<i>V.atalanta</i>	.....1..1.....111..1..1.....
<i>C.cardui</i>	.....1..23.....1.....2.1.....
<i>T.lathonia</i>	.....1.....1.1.1.....
<i>L.phlaeas</i>	.....1.....
<i>C.crocea</i>	.....1.....

dans chaque station à chaque passage a oscillé entre 15 et 45 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

Les variables suivantes ont été retenues pour décrire chaque lisière ou cordon boisé:

- localisation géographique, position topographique, exposition;
- longueur effective;
- largeur des zones tampons les séparant des milieux adjacents évaluée par pointages effectués tous les 2 à 5 m;
- composition floristique et "taux d'occupation" des strates arbustive et arborescente évalués par pointages effectués tous les 2 à 5 m en tenant compte de la présence de buissons, d'arbustes ou d'arbres appartenant aux classes de hauteur suivantes : 1 de 0 à 1m; 2 de 1 à 2m; 3 de 2 à 4m; 4 de 4 à 8 m; 5 de 8 à 16 m; 6 de plus de 16 m. Les résultats obtenus permettent de déduire la structure générale de la lisière ainsi que la fréquence relative des essences observées (en % du nombre total de pointages effectués);
- type de milieux voisins.

Un inventaire qualitatif partiel (sans graminées ni cypéracées) des plantes herbacées a en outre été dressé lors des 4 passages effectués au cours de la saison pour inventorier les papillons. Ces relevés permettent de définir la composition floristique des groupements herbacés au contact du manteau arbustif de chaque lisière ou cordon boisé retenu.

Les relevés fauniques et floristiques effectués dans chaque milieu ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSPAN, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Le tri effectué pour les Papillons a défini l'ordre d'apparition de chacun d'eux dans les tabl. 1 & 2.

Pour compléter les résultats de cette première analyse, des calculs de corrélation ont en outre été réalisés entre la plupart des valeurs semi-quantitatives obtenues sur le terrain (valeurs prises par les différentes variables environnementales retenues, nombre d'individus et d'espèces inventoriés par ex.).

## RÉSULTATS

### *Approche faunique globale*

54 espèces de Rhopalocères, soit 48% de la faune régionale, ont été observées au moins une fois le long des 69 lisières ou cordons boisés étudiés. Parmi ces 54 espèces, 3 sont menacées à l'échelle nationale (*Coenonympha arcania*, *C. glycerion*, *Brintesia circe*) et 7 sont menacées à l'échelle jurassienne (*Callophrys rubi*, *Brenthis ino*, *Mellicta athalia*, *Hamearis lucina*, *Lysandra coridon*, *Maculinea arion*, *Aricia agestis*) d'après la Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse (GONSETH, sous presse).

Le pourcentage d'espèces de chaque groupe écologique représenté parmi les 54 espèces observées est le suivant: espèces forestières (9,2%); espèces des lisières, des clairières et des milieux buissonneux (24,1%); espèces des milieux ouverts extensifs (31,5%); espèces peu exigeantes des milieux ouverts (25,9%), espèces migratrices (9,3%).

Comme le révèle le tab. 1, la fréquence des différentes espèces de papillons recensées est très faible (14,4% en moyenne). Seules 3 espèces (*Pieris napi*,

Tab. 2: caractéristiques des milieux étudiés. NO: numéro de relevé; ALT: altitude; EXPO: exposition; site de Shanon (papillons); NIP: indice de diversité de Hill (papillons); SPB: nombre d'espèces de (buissons); SPF: nombre d'espèces de fleurs; LNG: longueur de la lisière; LRG: largeur et MAX: degré d'occupation des strates basses (buissons de moins de 2m de haut) en % du nombre de poin-

N°	COMMUNE	ALT	EXPO	Str. arborescente	Strate arbustive	Strate herbacée
141	Colombier	433	O	Inexistante	Hb. Berberidion	relictuelle
286	Bevaix	530	SE	Chênaie	Manteau xérophile	relictuelle
367	Lignièrès	830	SE	Inexistante	Cb. Noisetier	prairie grasse
368	Lignièrès	825	SE	Inexistante	Cb. xérophile	prairie grasse
131	Boudry	434	NO	Frêne	Manteau xérophile	prairie grasse
127	Boudry	430	NO	Frêne	Manteau xérophile	prairie
140	Colombier	434	O	Forêt alluviale	Lacunaire	ourlet nitrophile
337	Boudevilliers	750	SE	Frêne	Cb. Noisetier	ourlet nitrophile
133	Colombier	435	NO	Inexistante	Cb. xérophile	prairie grasse
138	Colombier	431	S/E	Erable	Bourdaire	relictuelle
250	Cornaux	510	SE	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet xérophile
327	Montmollin	810	SE	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie grasse
95	Vaumarçus	520	NO/SO	Erable	Cornouiller sanguin	prairie
247	Landeron	490	SE/S	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet xérophile
249	Cressier	490	SE/S	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet xérophile
318	Montmollin	710	SE	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie
305	Landeron	760	E/S/O	Chênaie	Manteau xérophile	prairie grasse
320	Montmollin	730	SE	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet xérophile
323	Montmollin	790	S	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie grasse
326	Montmollin	810	SE	Hêtraie	Inexistante	prairie grasse
373	Lignièrès	800	SO	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie grasse
395	Vilars-Saules	1075	SO	Hêtraie mixte	Manteau xérophile	prairie
155	Cressier	433	SO	Pin, bouleau	Cb. Noisetier, saule	ourlet nitrophile
282	Bevaix	480	E	Chênaie	Noisetier	prairie
293	Gorgier	480	O	Hêtraie	Inexistante	prairie grasse
304	Landeron	785	E/N/O	Chênaie	Manteau xérophile	prairie grasse
307	Cressier	740	SO/NO	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie grasse
312	Enges	770	SE	Frêne, Chêne	Noisetier	rudérale
322	Montmollin	830	S	Hêtraie mixte	Lacunaire	prairie grasse
332	Boudevilliers	780	SE/SO	Frêne	Manteau xérophile	prairie grasse
338	Boudevilliers	760	O/SO	Frêne, tremble	Noisetier	prairie grasse
341	Boudevilliers	723	SE	Hêtraie dégradée	Noisetier	ourlet nitrophile
343	Boudevilliers	710	SO	Chêne, érable	Hm. Manteau xérophile	prairie
344	Boudevilliers	720	SO	Chênaie mixte	Manteau xérophile	
448	Gorgier	525	SE	Chênaie	Manteau xérophile	relictuelle
88	Vaumarçus	480	NE	Erables	Inexistante	ourlet nitrophile
90	Vaumarçus	500	NE	Chênaie mixte	Lacunaire	prairie
91	Vaumarçus	510	SE	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie
188	Colombier	470	O/SO	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet xérophile
296	Gorgier	520	SO	Chênaie mixte	Cornouiller sanguin	prairie grasse
299	Bevaix	545	S/SE	Hêtraie	Manteau xérophile	prairie
300	Bevaix	540	S	Chênaie	Cornouiller sanguin	
309	Enges	780	NE/SE	Chênaie	Manteau xérophile	ourlet nitrophile
297	Bevaix	530	NO	Hêtraie mixte	Lacunaire	prairie grasse
351	Dombresson	740	S	Hêtraie	Manteau xérophile	prairie
380	Landeron	855	SE	Pessière	Manteau xérophile	prairie
366	Lignièrès	840	SE	Frêne	Hm. Manteau xérophile	prairie grasse
158	Landeron	775	SE	Chênaie	Manteau xérophile	prairie
291	Gorgier	480	E	Chênaie	Manteau xérophile	prairie
365	Lignièrès	830	SE	Hêtraie	Manteau xérophile	pelouse maigre
381	Lignièrès	870	NO	Tremble	Noisetier	prairie
321	Montmollin	770	S/SE	Chênaie enrésinée	Manteau xérophile	pelouse maigre
92	Vaumarçus	560	NE	Chênaie	Noisetier	prairie
283	Bevaix	500	SE	Chênaie mixte	Manteau xérophile	prairie
289	Gorgier	505	E/SE	Chênaie	Manteau xérophile	prairie maigre
421	Buttes	955	S/SO	Hêtraie sapinière	Noisetier, Viorne	prairie
311	Enges	790	SE	Chênaie mixte	Noisetier	Inexistante
394	Vilars-Saules	1090	NO/O	Hêtraie sapinière	Noisetier	hêtraie
409	Chamont	1145	SE	Inexistante	Hm. Noisetier, Viorne	prairie grasse
449	Landeron	770	SE/SO	Chênaie enrésinée	Lacunaire	prairie maigre
265	Marin	440	SO	Forêt alluviale	Bourdaire	Phragmitaie
352	Dombresson	770	S	Hêtraie	Inexistante	pâturage gras
410	Chamont	1140	SO	Inexistante	Cb. Erable, Noisetier	prairie grasse
435	Rochefort	1165	SE	Hêtraie	Noisetier	prairie grasse
397	Vilars-Saules	1090	NO	Inexistante	Cb. Noisetier	prairie grasse
445	Bayards	1025	O	Inexistante	Cb. Noisetier, Frêne	prairie grasse
446	Bayards	1045	O	Inexistante	Cb. Noisetier, Frêne	prairie
433	Rochefort	1170	SE	Hêtraie	Noisetier	prairie maigre
444	Bayards	1010	S/E/O	Inexistante	Cb. Noisetier, Prunier	prairie

LÉPIDOPTÈRES DIURNES DES LISIÈRES FORESTIÈRES

MV1: milieu voisin; SP: nombre d'espèces de papillons; NI: nombre d'imagos; SHP: indice de diversibuissons de la lisière; SHB: indice de diversité de Shanon (buissons); NIB: indice de diversité de Hillgeur maximale de la zone tampon herbacée; NBL: nombre de pointages effectués par lisière; SL12: tagés effectués; HB: Haie basse; CB: Cordon boisé

MV1	NI	SP	SHP	NIP	SPB	SHB	NIB	SPF	LNG	LRG	MAX	NBL	SL12
Chemin	1	1	0		9	1.8	6.1	0	220	0	0	22	50
Culture int.	2	2	0.7		12	2.1	8.1	6	170	0	0	18	53
Chemin	3	3	0.7		4	1.2	3.4	17	82	0	0	11	14
Prairie pât.	4	3	0.6	1.9	10	2	7.4	5	125	0	0	22	39
Culture int.	4	2	0					17	220	0.5	0.5	32	55
Prairie	11	5	0.9	2.6	21	2.8	16	44	180	0	0	32	61
Route	3	2	0.6	1.9				26	270	3	3	20	10
Pâturage	9	4	1.2	3.4	12	1.9	7	14	480	0	0	49	3.1
Culture int.	4	3	1	2.8	18	2.4	11	16	120	0.5	0.5	33	79
Gazon	16	8	1.8	6.1	9	2.1	7.8	4	100	0	0	20	0
Chemin	58	20	2.6	14	23	2.7	14	50	920	5	7	79	73
Route	17	8	1.9	6.6	23	2.7	15	15	300	0.5	0.5	27	69
Verge	37	10	2.1	7.9	20	2.6	13	44	192	1	1	49	54
Vignes	82	23	2.7	14	17	2.3	10	61	490	3	25	96	67
Vignes	87	22	2.8	16	18	2.4	10	68	790	4	10	129	56
Culture int.	49	17	2.4	11	17	2.6	13	40	210	0.5	7	30	33
Culture int.	7	6	1.8	5.7	17	2.5	13	25	320	0.5	0.5	33	56
Culture int.	29	14	2.1	8.4	23	2.8	16	45	245	0	3	49	42
Pâturage	24	9	1.9	7	18	2.6	14	19	230	0	0	24	52
Pâturage	15	6	1.6	5.2	6	1.4	4.1	12	110	0	0	12	0
Culture int.	27	10	2.1	8.1	21	2.7	15	36	260	3	3	27	63
Pâturage	11	7	1.9	6.3	13	2.4	11	25	167	0	0	18	50
Ruisseau	20	10	2.1	8.2	10	2.2	8.9		170	5	5	18	5.6
Talus CFF	45	8	1.5	4.5	18	2.4	11	36	290	3	6	30	38
Pâturage	24	8	1.6	5	11	2	7.7	18	230	0	0	24	17
Cultures int.	17	7	1.5	4.6	20	2.6	14	22	480	0.5	0.5	49	55
Prairie	15	6	1.4	4.1	17	2.5	12	12	300	0	0	31	52
Pâturage	25	10	2.1	7.8	8	1.8	6.2	13	110	0	0	12	0
Pâturage	12	4	1	2.7	16	2.4	11	6	320	0.5	1	33	27
Culture int.	61	7	1.5	4.4	22	2.8	17	19	210	0	0	32	36
Prairie	11	6	1.6	5.2	14	2.4	11	18	210	2	2	22	39
Fossé	19	5	1.3	3.5	13	2.2	9.4	13	230	4	5	24	13
Prairie	26	8	1.7	5.7	15	2.5	12	21	100	4	7	25	42
Culture int.	2	2	0.7		15	2.5	12		240	3	3	27	37
Culture int.	12	4	1.1	2.9	12	2.1	8.2	6	280	0	0	29	43
Vigne	11	7	1.9	6.3	12	2.1	8	60	100	0	1	35	17
Culture int.	11	6	1.4	4.1	14	2.4	11	45	450	0	6	35	33
Culture int.	15	6	1.5	4.7	12	2.3	9.5	30	118	2	8	33	41
Vignes	18	8	1.8	5.9	21	2.6	14	22	175	0	1	37	27
Prairie	13	8	2	7	9	1.8	6.3	7	180	0	0	19	29
Prairie pât.	18	9	2	7.1	16	2.5	12	25	210	0	1	22	75
Chemin	7	4	1.2	3.2	10	1.9	7		270	0	1	28	18
Chemin	4	3	1	2.8	16	2.5	12	15	170	0.5	0.5	18	36
Route	14	7	1.7	5.6	14	2.1	8.5	32	280	8	8	29	21
Culture int.	16	6	1.3	3.5	16	2.4	12	25	140	1	1	29	93
Route	11	6	1.5	4.7	18	2.5	12	44	760	0	1	77	50
Route	20	9	1.8	5.9	9	2	7.3	29	64	0	1	15	40
Friche	41	16	2.5	13	17	2.1	8	29	52	6	6	27	91
Vignes	20	9	1.9	6.8	11	2.1	7.8	25	180	1	2	19	63
Prairie	63	15	2.3	9.5	13	2.2	9.1	77	85	3	5	18	67
Friche	65	15	2.5	12	9	2	7.2	60	140	3	15	30	23
Prairie	97	23	2.7	14	17	2.6	13	63	100	5	7	21	69
Vignes	13	11	2.4	11	14	2.3	10	64	132	0	1	34	28
Friche	14	5	1.5	4.4	15	2.4	11	31	290	2	5	30	52
Prairie	19	12	2.4	11	10	2	7.6	17	190	0	0	20	65
Chemin	50	17	2.4	11	12	2	7.7	79	360	3	5	37	24
Prairie	1	1	0		17	2.7	15	4	220	0	0	23	37
Culture int.	11	4	1.1	3.1	17	2.4	1.3	19	240	0.5	0.5	25	48
Prairie	9	4	1.2	3.2	10	1.9	6.7	28	65	0	0	14	36
Prairie pât.	21	9	1.8	6.3	18	2.5	12	21	350	0	0	36	11
Phragmitaie	2	1	0		9	1.9	7	0	145	0	0	30	3.3
Pâturage	5	2	0.5	1.7	15	2.1	8.4	7	115	0	0	36	17
Prairie	3	2	0.6	1.9	5			19	110	0	0	9	0
Prairie	4	3	1	2.8	9	1.8	5.9	6	130	0	0	13	23
Pâturage	6	5	1.6	4.8	11	1.7	5.4	26	130	1	1	27	35
Prairie	23	4	1.1	3	16	2.4	11	28	190	0	0	39	14
Prairie	35	8	1.4	4.1	15	1.4	3.5	64	240	0	0	49	32
Prairie	56	17	2.5	12	7	1.6	4.9	65	240	3	7	25	36
Prairie	28	8	1.5	4.4	20	2.2	9.4	64	905	0	0	24	24

*Maniola jurtina*, *Pieris rapae*) ont une fréquence supérieure à 60% (vues dans plus de 40 stations sur 69) et seules 4 espèces (*Pararge aegeria*, *Quercusia quercus*, *Ochlodes venatus*, *Pieris brassicae*) ont une fréquence comprise entre 30 et 45%; par contre, 32 espèces ont une fréquence inférieure à 10%.

Ces premières informations permettent de souligner les faits suivants:

- compte tenu de la petite surface qu'ils représentent, les 69 lisières ou cordons boisés étudiés abritent un nombre relativement élevé d'espèces de papillons diurnes, dont certaines sont menacées en Suisse ou dans le Jura. Cette affirmation doit toutefois être pondérée par le fait que seuls 10 lisières ou cordons boisés abritent un nombre d'espèces égal ou supérieur à 15 (18,5 en moyenne) et que les 59 autres abritent, pour la plupart, un nombre d'espèces nettement inférieur à 10 (5,7 en moyenne);

- seules 18 espèces, parmi les 43 susceptibles de coloniser les forêts, les clairières, les lisières et les milieux buissonneux, ont été trouvées le long des lisières et cordons boisés étudiés. Si l'absence de certaines d'entre elles peut s'expliquer par leur rareté régionale et/ou par leurs exigences écologiques très particulières (*Limenitis populi*, *Apatura ilia* par ex., voir LSPN, 1987 ou WEIDEMANN, 1988), cette faible proportion d'espèces caractéristiques de l'écotone lisière dans les stations étudiées souligne que la présence des plantes-hôtes de leurs chenilles, même en forte densité, ne suffit pas pour assurer la leur;

- l'hétérogénéité des relevés lépidoptérologiques établis, indice de la variabilité des conditions qui règnent le long des milieux étudiés, est révélée par les fréquences extrêmement faibles de la majorité des espèces observées et par le caractère apparemment aléatoire de leur présence dans les divers peuplements décrits;

- la majorité des espèces rencontrées, notamment dans les milieux les plus riches, sont des espèces de milieux ouverts, souvent compagnes des prairies grasses ou des cultures mais aussi parfois caractéristiques des friches et des prairies maigres de qualité. Ce dernier fait est intéressant car il souligne que les lisières ou les cordons boisés peuvent représenter des milieux refuges pour des espèces qui tendent à disparaître des surfaces agricoles les plus intensives.

### *Tri des relevés lépidoptérologiques et floristiques (TWINSPAN)*

Le tri des relevés faunistiques établi grâce à TWINSPAN a été effectué en tenant compte de toutes les espèces de papillons rencontrées, migratrices exceptées (*Colias crocea*, *Cynthia cardui*, *Issoria lathonia*, *Vanessa atalanta*). Les catégories d'abondance suivantes ont été retenues 1: 1-2 ind.; 2: 3-8 ind.; 3: 9-17 ind.; 4: 18-35 ind.; 5: >35 ind. La limite inférieure de séparation d'un groupe de relevés a été fixée à 5. La figure 1 résume les résultats de cette analyse.

Les tendances suivantes se dessinent:

- la plupart des relevés effectués à moins et à plus de 900 m. d'altitude se séparent au premier niveau de division. Cette différence est exprimée par la présence soutenue de *Quercusia quercus* dans les stations de basse altitude, présence elle-même corrélée à celle du chêne; soulignons que cette corrélation est forte dans le Jura neuchâtelois puisque *Quercusia quercus*, papillon pourtant discret, a été observé dans 68 des 96 stations visitées qui abritent cet arbre;

- parmi les relevés à "tendance collinéenne", les plus pauvres, qui ne présentent que quelques espèces rudérales ou forestières banales, se séparent au second niveau de division de l'ensemble des autres relevés établis. Parmi ces derniers, ceux qui présentent une tendance forestière se divisent en deux groupes distincts: le pre-

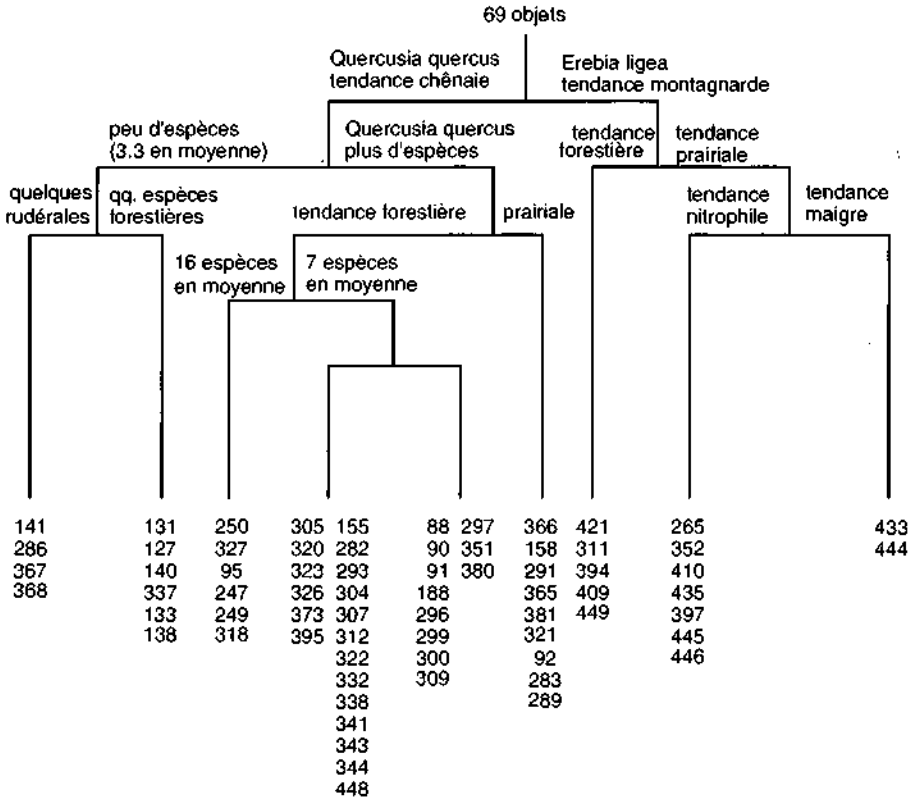


Fig. 1: Iri des relevés lépidoptérologiques (TWINSPAN)

mier est relativement pauvre en espèces, toutes banales; le second nettement plus diversifié. Or celui-ci rassemble trois relevés effectués en bordure de vignes (247, 249, 250), le long de lisières bien structurées présentant de larges zones tampons (pelouses maigres, ourlet thermophile). Ce fait est intéressant car il souligne que les traitements des vignes peuvent être compatibles avec le maintien d'une faune lépidoptérologique assez riche (22 espèces en moyenne) dans les milieux qui les bordent. Cette constatation doit toutefois être pondérée par le fait que la majorité des espèces observées le long de ces lisières sont relativement communes et que les quelques espèces intéressantes observées n'y sont représentées que par un très petit nombre d'individus;

- parmi les relevés à tendance montagnarde, ceux présentant quelques espèces forestières se séparent au second niveau de division de ceux qui en sont dépourvus. La plupart des cordons boisés étudiés sont rassemblés dans ce second groupe de relevés ce qui exprime bien la seule influence qu'ils subissent, celle des milieux ouverts qui les bordent.

Une analyse similaire a été effectuée pour les relevés floristiques établis. Pour les buissons, les arbustes et les arbres des strates arbustives et arborescentes les catégories de fréquence suivantes ont été retenues: 1: 0 à 10%; 2: 11 à 25%; 3: 26 à 50%;

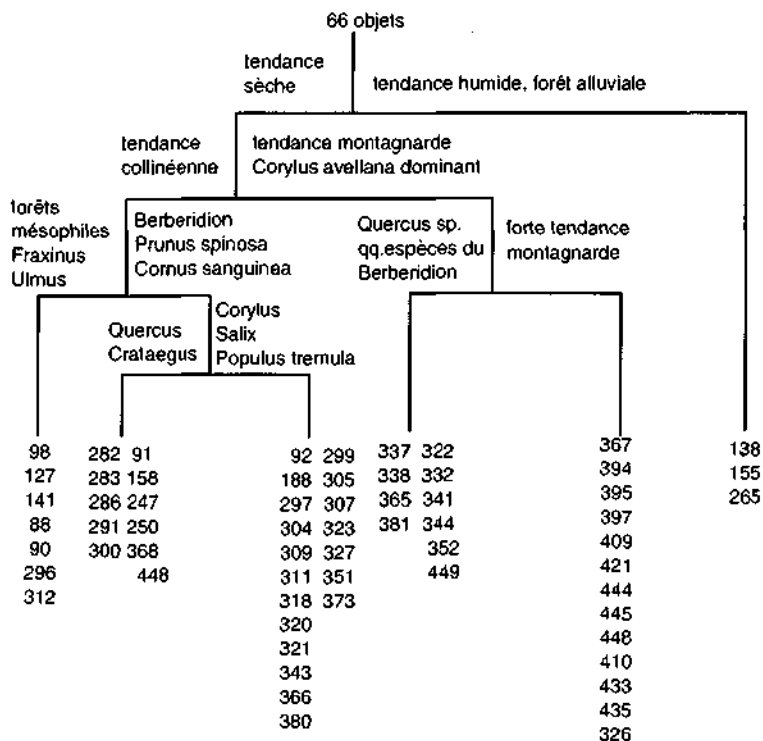


Fig. 2: strates arbustives et arborescentes (TWINSpan)

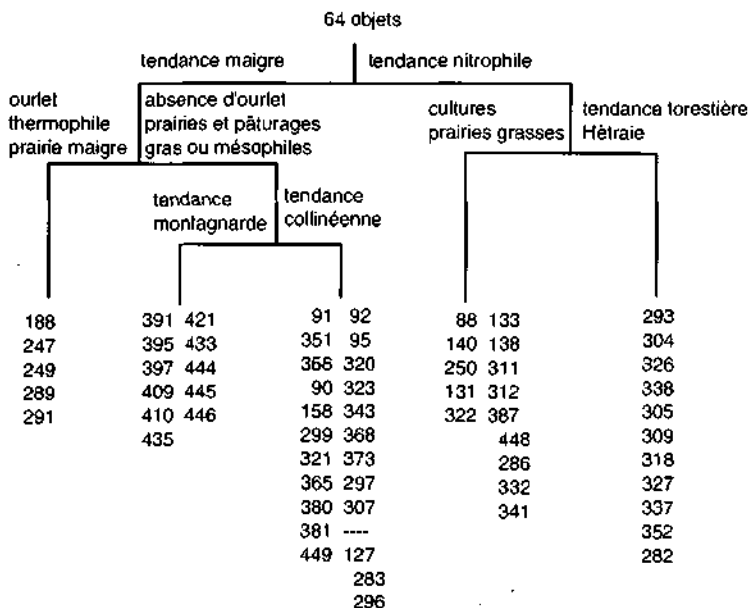


Fig. 3: strate herbacée (TWINSpan)

4: 51 à 75%; 5: 76 à 100%. Pour les relevés qualitatifs de la strate herbacée, cette analyse a été faite en ne tenant compte que de la présence/absence des espèces. Les figs 2 & 3 résument très schématiquement les tendances que ces analyses révèlent.

La comparaison des résultats obtenus par ces 2 dernières analyses fait ressortir les points suivants:

- il existe une forte inadéquation entre la qualité structurale et floristique du manteau arbustif des lisières et cordons boisés étudiés et la nature de la strate herbacée qui les borde. Sur 28 lisières ou cordons boisés riches en espèces caractéristiques du manteau xéro-thermophile (*Berberidion*) et dont la strate arbustive est bien structurée (taux d'occupation des buissons bas supérieur à 33%), seuls 4 d'entre eux présentent un ourlet de qualité (*Geranium sanguinei*). Sur les 24 restants, 11 présentent un "ourlet" à tendance nitrophile et 13 ne présentent aucun ourlet;

- les lisières ou cordons boisés qui présentent un manteau arbustif très lacunaire (taux d'occupation des buissons bas compris entre 15 et 33%) ou quasi inexistant (taux d'occupation des buissons bas inférieur à 15%), sont bordés par une végétation dont la qualité est tributaire du type d'exploitation des milieux voisins et de l'altitude: flore rudérale et nitrophile aux abords des cultures intensives; flore des prairies grasses ou mésophiles collinéennes ou montagnardes aux abords des prairies de fauche ou des pâturages.

### Corrélations

Afin de compléter les résultats obtenus par les analyses sus-mentionnées, certaines valeurs quantitatives du tab. 2 ont été comparées entre elles. Les résultats ainsi obtenus sont rassemblés dans le tab. 3.

Si certaines corrélations sont évidentes (nombre de papillons adultes observés et nombre d'espèces de papillons recensées; longueur de lisière et nombre de pointages descriptifs effectués), certains faits intéressants ressortent de ce tableau:

- les nombres d'imagos et d'espèces de papillons observés sont très significativement corrélés à la largeur maximale de la zone tampon herbacée qui sépare les lisières ou les cordons boisés étudiés des milieux agricoles qui les bordent; ces mêmes valeurs sont aussi corrélées à sa largeur moyenne, mais de manière moins significative;

- les nombres d'imagos et d'espèces de papillons liés aux milieux de transition (milieux buissonneux, lisières, clairières), considérés seuls, sont significativement corrélés à la largeur maximale de la zone tampon herbacée qui sépare les lisières ou les cordons boisés étudiés des milieux agricoles voisins;

- les nombres d'imagos et d'espèces de papillons observés ne sont pas corrélés à la structure (taux d'occupation des buissons des classes de hauteur retenues) ou à la diversité floristique de la strate arbustive (nombre d'essences recensées) des lisières ou des cordons boisés étudiés;

- les nombres d'imagos et d'espèces de papillons observés sont très significativement corrélés au nombre d'espèces de plantes à fleurs recensées le long des lisières ou des cordons boisés;

- le nombre d'espèces de plantes à fleurs recensées est significativement corrélé à la largeur maximale de la zone tampon qui sépare les lisières ou les cordons boisés étudiés des milieux agricoles voisins;

- les nombres d'imagos et d'espèces de papillons, ainsi que les nombre d'espèces de plantes à fleurs observés ne sont pas corrélés à la longueur des lisières ou des cordons boisés étudiés;

Tab. 3: Corrélations. N: nombre d'échantillons (de pointages); R2: coefficient de corrélation; Nb.: nombre; spp.: espèces; ind.: papillons adultes; indices de diversité d'après LUDWIG & REYNOLDS, 1988.

Valeurs comparées	N	R2	%	Résultat
Nb. spp. papillons / taux d'occupation buissons de 1 à 2m	69	0.059	> 5 %	non significatif
Nb. spp. papillons / taux d'occupation buissons de 0 à 2m	69	0.106	> 5 %	non significatif
Nb. spp. papillons / taux d'occupation buissons de 0 à 1m	69	0.121	> 5 %	non significatif
Nb. spp. papillons / nb. spp. fleurs	66	0.508	< 0.1 %	significatif
Nb. spp. papillons / nb. spp. buissons	67	0.058	> 5 %	non significatif
Nb. spp. papillons / nb. ind.	69	0.808	< 0.1 %	significatif
Nb. spp. papillons / longueur	69	0.079	> 5 %	non significatif
Nb. spp. papillons / largeur zone tampon	69	0.249	< 5 %	significatif
Nb. spp. papillons / largeur maximale zone tampon	69	0.441	< 0.1 %	significatif
Nb. spp. papillons milieux de trans. / largeur max. zone tampon	69	0.263	< 5 %	significatif
Nb. spp. fleurs / taux d'occupation buissons de 0 à 2m	66	0.04	> 5 %	non significatif
Nb. spp. fleurs / longueur	66	0.112	> 5 %	non significatif
Nb. spp. fleurs / largeur maximale zone tampon	66	0.281	< 5 %	significatif
Nb. spp. buissons / taux d'occupation buissons de 0 à 1m	67	0.268	< 5 %	significatif
Nb. spp. buissons / taux d'occupation buissons de 0 à 2m	67	0.267	< 5 %	significatif
Nb. spp. buissons / longueur	67	0.203	> 5 %	non significatif
Nb. spp. buissons / largeur maximale zone tampon	67	0.008	> 5 %	non significatif
Nb. ind. papillons / nb. spp. fleurs	66	0.473	< 0.1 %	significatif
Nb. ind. / longueur	69	0.072	> 5 %	non significatif
Nb. ind. / largeur zone tampon	69	0.249	< 5 %	significatif
Nb. ind. / largeur maximale zone tampon	69	0.455	< 0.1 %	significatif
Nb. ind. milieux de transition / largeur maximale zone tampon	69	0.248	< 5 %	significatif
Longueur lisière / nb. pointages lisières	69	0.718	< 0.1 %	significatif
Indice de Shannon papillons / largeur maximale zone tampon	69	0.271	< 5 %	significatif
Indice de diversité N1 papillons / largeur zone tampon	69	0.286	< 5 %	significatif
Indice de diversité N1 papillons / largeur maximale zone tampon	69	0.398	< 0.1 %	significatif

- enfin, les nombres d'essences arbustives recensées le long des lisières et cordons boisés étudiés sont significativement corrélés au taux d'occupation des buissons bas.

## DISCUSSION

D'après les résultats qui viennent d'être présentés, il est clair que la richesse de la faune de Rhopalocères et la richesse floristique des strates herbacées, arbustives et arborescentes des lisières et cordons boisés étudiés est indépendante de la longueur et donc, dans une certaine mesure, de notre effort de prospection. Ce fait est important car il permet d'éliminer d'emblée cette variable au profit des seules variables environnementales pour expliquer les différences existant entre les peuplements décrits.

La structure spatiale d'une lisière ou d'un cordon boisé (exprimée par les taux d'occupation des différentes classes de hauteurs des arbustes et des arbres présents) est un facteur régulièrement utilisé dans l'évaluation de leur "valeur biologique". Schématiquement, cette valeur serait proportionnelle à la densité et à la diversité de leur manteau arbustif. Nos résultats soulignent toutefois que, dans un paysage agri-

cole assez intensif, cette approche structurale n'est pas adaptée à l'évaluation de leur valeur biologique pour les Lépidoptères diurnes. La raison principale en est la suivante: de nombreuses espèces susceptibles de pondre sur des plantes ou des arbustes croissant régulièrement dans ce type de milieux, et ainsi susceptibles d'augmenter la richesse de leurs peuplements lépidoptérologiques, ne peuvent en réalité se maintenir que dans des macrohabitats de qualité et de structure complexe (alternance de pelouses sèches ou mésophiles, de bosquets ou de haies pour des espèces comme *Coenonympha arcania*, *Iphiclides podalirius*, *Satyrrium spini*, *Satyrrium aca-ciae* par ex.), comme l'ont d'ailleurs souligné RIECKEN & BLAB (1989).

Il n'existe qu'un lien ténu entre la nature, la structure et la qualité respectives des strates herbacée, arbustive et arborescente des lisières étudiées (voir Tab. 2, stations 22, 250, 300, 309, 321, 326, 373 par ex.). Floristiquement, ces trois strates peuvent donc être considérées comme des unités indépendantes dont la nature et l'évolution sont essentiellement tributaires des activités agricoles (strates herbacée et arbustive) ou sylvicoles (strates arborescente et arbustive) des milieux ouverts ou forestiers adjacents. Cette constatation s'applique aussi, ne serait-ce que partiellement, à la nature des peuplements lépidoptérologiques décrits: une lisière dont la strate arborescente présente des chênes dominants abritera systématiquement *Quercusia quercus*, et ceci indépendamment de la qualité de ses strates herbacée et arbustive (ce fait est lié à la biologie très particulière du papillon qui peut boucler son cycle vital aux abords immédiats de son lieu d'émergence, WEIDEMANN, 1988); une lisière bordée par une zone tampon dont la végétation herbacée est de bonne qualité, abritera une faune lépidoptérologique diversifiée, mais atypique (les espèces des milieux ouverts étant dominantes), et ceci indépendamment de la nature et de la structure de ses strates arbustive et arborescente. Notons toutefois que la conjonction strate arborescente, strate arbustive et strate herbacée de qualité se traduit par une bonne qualité des peuplements lépidoptérologiques décrits le long des lisières concernées (indices de diversité élevés et forte présence des espèces caractéristiques des milieux buissonneux).

La corrélation - présence de zone tampon, qualité de la flore, diversité de peuplement lépidoptérologique - est bien mise en évidence par les résultats obtenus. Toutefois, ces derniers tendent aussi à prouver que la structure de la zone tampon n'est pas indifférente puisque les corrélations établies sont meilleures avec la variable «largeur maximale» qu'avec la variable "largeur moyenne". Ainsi, une zone tampon régulière mais de faible largeur présente un moindre intérêt pour les Lépidoptères diurnes (quelque soit le groupe écologique auxquels ils appartiennent) qu'une zone tampon irrégulière, voire même discontinue, mais présentant des tronçons de largeur importante. Ce fait s'explique aisément: les zones tampons qui bordent les lisières sont assimilables à des pelouses relictuelles qui offrent d'autant plus de chances aux papillons et aux plantes caractéristiques des milieux de qualité de se maintenir que leur surface est grande et que l'influence de l'exploitation agricole des milieux voisins est faible.

Les peuplements lépidoptérologiques décrits le long des cordons boisés et des haies étudiés ne sont pas corrélés à la qualité de leur structure et à la diversité des essences arbustives et arborescentes qui y croissent. Nous ne tirerons pourtant aucune conclusion définitive quant à la valeur de ces structures paysagères pour les Lépidoptères diurnes car notre échantillonnage n'est pas suffisant: 14 haies et cordons boisés situés pour la plupart à moyenne et haute altitude et dont la strate arbustive est dominée par *Corylus avellana*, essence non exploitée par les Lépidoptères diurnes. En outre, le fait d'avoir observé *Thecla betulae* le long d'une haie dense

de *Prunus spinosa* est un premier indice du rôle non négligeable qu'elles peuvent jouer comme milieu refuge pour certaines espèces. Les observations publiées par LAVOREL (1988) appuient d'ailleurs cette hypothèse pour les Géomètres (Lep. Geometridae). Dans ce contexte, les constatations que nous avons faites sur le terrain sont affligeantes. Si, les haies et les cordons boisés se sont fortement raréfiés dans le canton de Neuchâtel dans le cours des années soixantes (la région des Bayards a perdu plus de 75% de son bocage entre 1958 et 1979), nous devons souligner que malgré les efforts entrepris, les quelques haies ou cordons boisés encore présents subissent régulièrement des attaques dont le but est bien entendu leur élimination. Les exemples suivants illustrent cette affirmation:

- septembre 1989: dans un pâturage (!), constatation du passage d'une charrie sur environ dix mètres de large, à moins de deux mètres de distance et sur toute la longueur d'un cordon boisé bien structuré; des racines de 10 à 15 cm de diamètre jonchent le sol sur toute sa longueur; le but de cette attaque est sans doute d'affaiblir les arbres présents afin de justifier ensuite leur abattage.

- septembre 1989: constat du traitement par herbicide puis d'une attaque par le feu de deux haies parallèles et bien structurées de *Prunus spinosa*, le but de cette attaque est de diminuer leur largeur et d'éclaircir progressivement leur strate arbustive.

- octobre 1989: constatation de la destruction pure et simple en moins de trois semaines de plus de 400 m de cordons boisés bien structurés (arbustes et arbres) dans un bocage d'altitude.

## CONCLUSIONS

Les résultats que nous avons obtenus nous permettent d'esquisser la structure d'une lisière devant permettre le maintien d'une flore et d'une faune lépidoptérologique diversifiées en milieu agricole intensif. La lisière doit présenter des strates arborescentes et arbustives bien structurées (un manteau important est garant d'une forte diversité floristique) et abriter des essences indigènes. La lisière doit être bordée d'une strate herbacée de qualité (un ourlet xérophile est particulièrement favorable) et la largeur moyenne de la zone tampon qui la sépare des milieux agricoles voisins doit être égale ou supérieure à 5 mètres. Si la largeur moyenne de la zone tampon est inférieure à cette valeur, des tronçons de largeur égale ou supérieure à 7 m sont indispensables. Dans tous les cas de figure, il est impératif que la végétation herbacée de ces zones tampons soit préservée de tout apport direct d'engrais naturels ou chimiques et qu'elle ne subisse en aucun cas plus d'un seul fauchage annuel.

L'application systématique de ces recommandations n'assurerait toutefois pas la survie de l'ensemble de la faune lépidoptérologique caractéristique des milieux de transition et des milieux ouverts de qualité, leurs éléments les plus exigeants ne pouvant se maintenir que dans des macrohabitats de qualité, de structure complexe et de grande surface. Elle permettrait cependant la survie de nombreuses espèces qui, si elles sont encore relativement communes aujourd'hui, tendent à disparaître irrémédiablement du paysage agricole moderne.

Les quelques recommandations que nous venons de formuler doivent être considérées dans l'esprit des modifications qui viennent d'être apportées à la loi fédérale sur l'agriculture (article 31b, alinéa 1a) et dont les buts avoués sont le maintien ou la restauration de la diversité naturelle des milieux agricoles. Très schématiquement, toute mesure visant à restaurer ou à préserver cette diversité naturelle

sera soutenue financièrement par la Confédération. Dans ce contexte, l'aménagement de zones tampons entre les milieux exploités, les cordons boisés et les lisières forestières qui en sont dépourvus, le maintien et l'entretien adapté de celles qui existent déjà, sont des mesures concrètes, qui d'après nos résultats, répondent parfaitement à ces objectifs.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance au Dr. W. MATTHEY, au Dr. Willy GEIGER et à Jean-Paul HAENNI qui ont relu avec attention mon manuscrit.

#### RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune de Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 55 lisières forestières et de 14 cordons boisés du Jura Neuchâtelois. Les analyses effectuées démontrent que les variables environnementales les plus importantes qui influencent la richesse et la diversité des peuplements lépidoptérologiques de ces milieux sont la largeur maximale, la richesse floristique et la largeur moyenne des zones tampons qui les séparent des milieux voisins. A l'inverse, la structure et la diversité de leurs strates arbustive et arborescente n'ont qu'une faible influence sur les peuplements de Rhopalocères décrits.

#### BIBLIOGRAPHIE

- GONSETH, Y. 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchât. Sci. Nat.* 114: 31-41
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: P. DUELLI ed.: *Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz*.
- HILL, M.O. 1979. *TWINSPAN - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- LAVOREL, C. 1988. Les Géométrides (Lépidoptères) des haies au Val-de-Travers. *Bull. Soc. neuchât. Sci. Nat.* 111: 61-65
- LSPN, 1987. *Les Papillons de jour et leurs biotopes.*, Bâle, 512 pp.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley and Sons, New York, 337 pp.
- RIECKEN, U. & BLAB, J. 1989. *Biotope der Tiere in Mitteleuropa*. Naturschutz Aktuell 7. Kilda-Verlag, 123 pp.
- WEIDEMANN, H.J. 1986. *Tagfalter. Band 1*. Naturführer, Neumann-Neudamm, 288 pp.
- WEIDEMANN, H.J. 1988. *Tagfalter. Band 2*. Naturführer, Neumann-Neudamm, 372 pp.

(reçu le 20 mars 1993; accepté le 19 avril 1993)

BISCHOF, A. 1991. Tagfalter des Schanfigg, Graubünden (Lepidoptera, Rhopalocera). Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden, Band 106, pp. 89-204.

Der Autor gibt eine Zusammenfassung über die Ergebnisse seiner umfangreichen Untersuchungen der Tagfalterfauna während der Jahre 1987 bis 1990 im vielgestaltigen Schanfigg. Erfasst werden das Haupttal der Plessur zwischen Chur und Arosa und die verschiedenen kleineren Seitentäler.

Im Untersuchungsgebiet findet sich vorwiegend Bündnerschiefer, z.T. aber auch typisch ostalpines Gesteinsmaterial als Grundlage. Glaziale Einwirkungen und Erosionserscheinungen haben eine vielgestaltige Topographie innerhalb eines verhältnismässig kleinen Raumes von Mittelbünden, zwischen Höhenstufen von 636 m bis 2980 m über Meer, geschaffen. Die Voraussetzungen für die Biotopgestaltung werden durch die sehr unterschiedlichen klimatischen Verhältnisse infolge Nord- bzw. Süd-Exposition der Hänge der Talschaft massgebend beeinflusst.

Die Untersuchungen umfassten die Montanstufe, vor allem aber die subalpine und die alpine Höhenstufe. Die nivale Stufe ist hier faktisch nicht präsent. Es sind insgesamt 100 Arten nachgewiesen worden (5 Papilionidae, 14 Pieridae, 31 Nymphalidae, 28 Satyridae, 22 Lycanidae). A. Bischof weist darauf hin, dass das Vorkommen weiterer 8 Arten, entsprechend Befunden in Nachbartälern, wahrscheinlich ist.

Trotz des Mangels an Feuchtgebieten kann die nachgewiesene Tagfalterfauna als relativ reichhaltig bezeichnet werden. Für verschiedene Arten besteht jedoch als Folge menschlicher Einwirkungen (Überdüngung, Übernutzung usw.) eine gewisse Gefährdung. Diese Arten sind in einer roten Liste zusammengefasst.

Seine umfangreichen Untersuchungen wie auch seine graphische Begabung zur Darstellung der Ergebnisse ermöglichen es dem Autor, für viele Arten sehr schöne Übersichten über deren Verbreitung, jahreszeitliche Höhenverbreitung, Phänologie und Temperaturpräferenzen zu geben. Bei einzelnen Arten, die nur in geringer Anzahl gefunden werden konnten, beschränken sich die Darstellungen auf Fundorte und andere Daten mit nicht zu grossen Streubereichen.

Diese Arbeit von A. Bischof gibt einen sehr schönen Überblick über die Tagfalterfauna des Schanfiggs, zusätzlich aber auch wertvolle Anregungen methodischer Art, wie ein umfangreiches Daten-Material übersichtlich und verständlich dargestellt werden kann.

J. FLORIN

## Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois<sup>1</sup>

Y. GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

*The butterflies (Lepidoptera Rhopalocera) of forest clearings and paths in the Jura mountains of Neuchâtel.* - In the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland) 22 clearings and 39 forest paths have been explored. The statistical analysis emphasized that among the environmental variables studied, floristical richness and altitude have a significant influence on the butterfly populations of the clearings and that the degree of opening in the canopy and floristical richness of the herbaceous stratum have a significant influence on those of the forest paths. The results also underline that the opened forest habitats are of great importance for the protection of the regional butterfly fauna.

Keywords: Rhopalocera, clearings, forest paths, Swiss Jura, species composition, environmental variables.

### INTRODUCTION

En écologie le concept de forêt a une signification très précise. Il regroupe sous une même dénomination toutes les surfaces dont la strate dominante est la strate arborescente. En aménagement du territoire, ce même concept a une signification moins restrictive. Il regroupe en effet toutes les surfaces, ouvertes, semi-ouvertes ou fermées, attribuées au cadastre forestier. Dans la problématique particulière de la protection des espèces et des habitats des Lépidoptères diurnes, ces différences de conception ont une importance fondamentale.

Seules 3 espèces, sur les 118 que compte la faune du Jura neuchâtelois (GONSETH, 1991) sont strictement forestières (cycle vital complet pouvant être effectué en forêt): *Limenitis camilla*, *Lopinga achine*, *Pararge aegeria*. En étendant la notion d'espèces forestières à des espèces passant l'intégralité de leur vie larvaire et une partie seulement de leur vie adulte en ou aux abords immédiats de la forêt (voir LSPN, 1987), ce nombre passe à 8 espèces, les taxons suivants étant aussi concernés: *Argynnis paphia*, *Clossiana euphrosyne*, *Erebia ligea*, *E.aethiops* (dont certaines populations sont toutefois strictement inféodées aux milieux ouverts), *Gonapteryx rhamni*. Enfin, ce nombre passe à 17 si les espèces liées aux manteaux forestiers y sont adjointes. En définitive, une étude écofaunistique strictement dirigée sur les espèces forestières ne concernerait, au maximum, qu'une vingtaine de Lépidoptères diurnes.

Dans l'étude que nous avons entreprise, nous avons opté pour la définition la plus large possible de la notion de forêt (notion cadastrale) afin de tenter de dégager l'importance qu'elle revêt dans le contexte général de la protection des Lépidoptères diurnes de la région. En d'autres termes, cette étude devait permettre de répondre aux questions suivantes: quelles sont les espèces de Rhopalocères sus-

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNSRS N° 3.269-0.85)

ceptibles de pénétrer assez profondément en forêt, un habitat qui leur est apparemment défavorable, pour coloniser l'ensemble des milieux ouverts, semi-ouverts ou fermés qui sont disponibles, et quelles sont les mesures envisageables pour en assurer la protection.

#### LEPIDOPTERES DIURNES ET DOMAINE FORESTIER : DES RELATIONS COMPLEXES

Les Lépidoptères diurnes sont incapables d'augmenter significativement leur température corporelle sans un apport externe de chaleur (voir CLENCH, 1966 notamment). Ce fait explique pourquoi leur activité n'est possible qu'après une exposition prolongée aux rayons du soleil (basking) et est limitée, du moins par temps frais, aux journées bien ensoleillées.

Cette héliophilie est en apparence contradiction avec la colonisation de milieux appartenant au domaine forestier, la forêt étant un habitat par essence ombragé et en moyenne plus frais que les milieux ouverts qui la bordent. Plusieurs «stratégies» permettent toutefois aux Lépidoptères diurnes de franchir l'obstacle qu'elle représente et parfois même d'y boucler l'intégralité de leur cycle de développement.

Les travaux de DAVIES (1978) et de SHREEVE (1984), concernant *Pararge aegeria*, permettent de définir la stratégie adoptée par des espèces qui passent la majeure partie de leur vie en forêt et qui exploitent des plantes du sous-bois. Les mâles, ou du moins une partie d'entre eux, sont territoriaux et luttent pour la possession de sites ensoleillés qui leur permettent de s'exposer au soleil et d'emmagasiner ainsi la chaleur indispensable à leur activité. Ces sites représentent en outre autant de lieux de parade nuptiale. Les femelles pondent sous le couvert des arbres sur plusieurs espèces de graminées. Quand la température de l'air est fraîche, les papillons (mâles et femelles) se massent en lisière ou en clairière pour prendre leurs bains de soleil; quand elle est plus élevée, ils pénètrent profondément en forêt et utilisent les plus petites trouées de la strate arborescente. Ils se réfugient dans la couronne des arbres pour passer la nuit ou pour surmonter des périodes climatiquement défavorables. La vie du papillon est donc axée sur la recherche et l'exploitation de sites forestiers ensoleillés, préalable indispensable à l'exploitation de sites plus ombragés (ponte). Les travaux de VIEMETTER (1958), effectués sur *Argynnis paphia*, apportent des conclusions assez similaires pour une espèce qui, si elle passe une grande partie de sa vie imaginaire en milieu semi-ouvert ou ouvert, passe l'intégralité de sa vie larvaire en forêt (ponte contre des troncs; chenilles se nourrissant sur des violettes du sous-bois).

Certaines espèces (*Quercusia quercus*, *Satyrion w-album* par exemple), qui exploitent des arbres situés en lisières ou en pleine forêt, peuvent couvrir la majorité de leurs besoins sans quitter la couronne de leur plante-hôte. Elles s'y nourrissent (miellat de pucerons par ex.), s'y accouplent et y pondent. Le problème fondamental auquel les espèces de la canopée sont confrontées n'est pas le manque de soleil, mais bien au contraire le fort ensoleillement potentiel de leur habitat. Ce fait a une influence marquée sur leur comportement (qui rappelle ainsi beaucoup plus celui des espèces des milieux prairiaux que celui des espèces strictement forestières): activité limitée à la canopée durant des périodes climatiquement sous-optimales ou moyennes (le papillon étant alors relativement discret); activité décalée vers le début ou la fin de la journée en période chaude et sèche; repli marqué vers l'intérieur de la forêt en période de forte sécheresse (le papillon pouvant alors se rencontrer en sous-bois ou dans divers milieux semi-ouverts susceptibles de couvrir ses besoins en eau; durant de telles périodes le papillon peut donc s'observer

beaucoup plus facilement)<sup>2</sup>. Dans tous les cas toutefois, ces espèces ne se rencontrent qu'exceptionnellement en dehors du domaine forestier. Ce fait tend à prouver que la canopée représente leur axe de déplacement privilégié pour la (re)colonisation potentielle d'habitats favorables (présentant leur arbre-hôte).

Les autres espèces de Rhopalocères «forestiers» sont intimement liées à l'écotone lisière (ourlet ou manteau). Elles profitent donc conjointement des conditions très favorables offertes par les milieux prairiaux (bon ensoleillement, abondance de nourriture) et par la forêt (refuge potentiel, lieu de parade nuptiale) comme le révèlent par exemple les travaux réalisés sur *Apatura iris* et *Apatura ilia* (WEIDEMANN, 1986, EBERT & RENNWALD, 1991 notamment). La structure et la nature des lisières et des forêts d'une région vont non seulement déterminer leur présence, mais encore canaliser leurs déplacements. Pour ces espèces aussi, forêts et lisières représentent des axes de déplacement privilégiés.

Si la forêt ne représente pas un obstacle infranchissable pour les Lépidoptères diurnes (la présence de papillons prairiaux «sédentaires» dans des clairières perdues en pleine forêt en est la preuve), les observations que nous avons faites plaident toutefois pour une stratégie de déplacement commune à la plupart des espèces recensées dans le domaine forestier: déplacements horizontaux dans les zones ensoleillées (dans les forêts de feuillus de telles zones sont largement dominantes au printemps quand le feuillage est absent ou très jeune); évitement actif des zones les plus ombragées; arrivée et/ou départ des zones ensoleillées effectués par la canopée comme nous l'avons régulièrement constaté pour les espèces suivantes: *Aglais urticae*, *Argynnis paphia*, *Apatura iris*, *Brintesia circe*, *Celastrina argiolus*, *Clossiana euphrosyne*, *Gonepteryx rhamni*, *Hipparchia fagi*, *Inachis io*, *Iphiclides podalirius*, *Pieris napi*, *P. brassicae*, *Polygonia c-album* et *Polyommatus icarus*.

Ces quelques remarques démontrent que l'héliophilie des Lépidoptères diurnes n'est pas incompatible avec la colonisation de milieux appartenant au domaine forestier.

## MÉTHODE

Nous avons assimilé à la notion de «clairière» toutes les surfaces ouvertes ceinturées de forêt ne subissant aucune exploitation agricole.

Les chiffres présentés dans le Tab. 1 sont basés sur un comptage direct des papillons adultes observés le long des chemins forestiers ou dans les clairières étudiés. Quatre passages ont été réalisés dans chaque station entre les mois d'avril et de septembre, et ceci toujours par beau temps. Les individus rencontrés le long des chemins forestiers ont été comptés en effectuant un itinéraire rectiligne. Dans les clairières, ces comptages ont été effectués par un itinéraire en zig zag (10 m. d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque station à chaque passage a oscillé entre 30 et 90 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

Les variables suivantes ont été retenues pour décrire l'ensemble des stations étudiées:

<sup>2</sup> Ces constatations sont le fruit d'une synthèse des informations livrées par divers auteurs (LSPN, 1987; WEIDEMANN, 1986; EBERT & RENNWALD, 1991) et de nos propres observations de terrain

Tab. 1. Espèces par milieu (TWINSpan)

Stations	24	221134442233424	233	122333433234223224	3333323	141241
1575262277860233674766045574088789089972794470823558899562633	6631764502968212949942276659405796761868322816653708136138600					
P. machaon	2-2	-1	-1-1	-1		
P. bryoniae	4213			-1		
S. sertorius	22	-1		-2		
E. euryale	5511					
C. pamphilus	23			-2	-1	
T. lineolus	23	-1				
B. ino	42			-2		
E. medusa	32			-1		
L. hippothoe	1-2	-1				
A. crataegi	-1					
C. selene	-2					
M. parthenoides	-1					
C. glycerion	-4					
L. petropolitana	2					
M. rebeli	2					
M. arion	2					
A. agestis	-2					
E. eumedon	1					
T. sylvestris	1-4			-2	-22	-1
C. semiargus	-22			-1	-1	-22
P. doryllas	2	-1	-1			12
P. malvae	1			-1		
L. maera	4-12	-21	-3	-1	-2	-22212
M. aqlaja	133	-21	-2		-2	-21
F. adippe	-11	-1	-2		-21	-1
P. icarus	1-1	-2	-2		-1	-1
C. minimus	-2	-2	22			-2
P. apollo	3	-2	-2			
E. meolans	3	-3				
L. megera	-2	-2	-2		-2	-2
C. palaemon	-1	-2	-1		-2	-2
H. comma	-1					22
M. galathea	-4	21322	-44	-1	-1	-2
H. lucina	1-2	-1	-22	-12212		-1
C. alfacariensis	2	-212	-1			-1
L. coridon	2	-223	3522			-1
E. tages	1	-221				
C. arcania		-44312		-2	-11	
B. circe		-11221			-11	
M. athalia		-55312			-1	
H. fagi		-332			-1	
L. bellargus		-22	-41			
S. spini		-211				
I. podalirius		-21				
L. tityrus		-1				
P. thersites		-2				
N. polychloros			-1		-1	
L. achine			-2			
T. betulae			-1			
L. virgaureae					-1	
L. sinapis		-221	-2	-2	-11	-222
E. aethiops		-432	-3	-22	-1	-1
O. venatus	222	-2232	-3212	-2222	-1	-221222
A. paphia	-1	-2222243	-2123221	122	-23	-22232
G. rhamni	1	-11222	-1121		-1111	-12122212
A. cardamines	32	-2	-111	-12122		-233
A. hyperathus	-2	-2	-22223		-2	-1332
C. euphrosyne	2	-2221	-1	-11	-1	-2
L. camilla		-12	-1	-32	-22	-2
C. rubi	11	-122	-2	-1		-1
Q. quercus		-2	-21	-1		-2
E. ligea	243	-1	-22	-211	-221	-2
P. c-album		-1	-1	-1	-2	-11
P. napi	-1	-22223	223223241	1212333225344143	-4433333	-3212233
M. jurtina	-33	-3221223212		-1	-11312	-21322
P. aegeria		-1	-21	-2	-312112	-12
S. w-album		-1	-21	-2	-312112	-12
C. argiolus	-1	-1			-11	-1
A. iris					-11	-2
P. rapae						-1
A. urticae	5215	-3111	-12		-1	-1
I. io	2135	-4	-31		-1	-1
V. atalanta		-2	-2		-1	-1
C. cardui	-112	-2	-32		-2	-1
I. lethonia		-1			-1	
L. phlaeas		-1			-1	
P. brassicae		-1	-11	-1	-1	-2
A. levana		-1			-221	-2

- localisation géographique, position topographique;
- inventaire qualitatif partiel (sans graminées ni cypéracées) des plantes herbacées, dressé dans la majorité des stations lors des 4 passages effectués au cours de la saison pour inventorier les papillons;
- type de la forêt adjacente.

Pour les chemins forestiers les variables complémentaires suivantes ont été retenues:

- longueur effective;
- degré d'ouverture de la canopée de la strate arborescente adjacente évaluée tous les 10 mètres environ. 9 catégories ont été retenues pour exprimer son degré d'ouverture réel par rapport à un degré d'ouverture maximal potentiel de 100% (180°). La première catégorie (0/8) correspondant à une fermeture totale de la canopée et la cinquième (4/8) à un degré d'ouverture de 50% (90°) par exemple.

- indice global de qualité du milieu (Tab. 3: IG) correspondant à la somme de 4 indices particuliers appliqués au chemin: degré d'ouverture (DO: oscille entre 1, très fermé, et 9 très ouvert) du boisement adjacent; degré d'artificialisation (ART: oscille entre 1, très artificialisé, et 3 semi-naturel à naturel); degré d'homogénéité (HOM: oscille entre 1, très régulier, et 3 très irrégulier => jouxtant des surfaces ouvertes naturelles ou artificielles); degré d'isolement (ISO: varie entre 1, massif forestier isolé de petite surface et 3, massif forestier très important d'un seul tenant)

Pour les clairières les variables complémentaires suivantes ont été retenues:

- exposition; ensoleillement théorique; surface effective;
- recouvrement effectif des buissons et de roche apparente
- composition floristique et «taux d'occupation» des strates arbustive et arborescente des lisières adjacentes évalués par pointages effectués tous les 2 à 5 m en tenant compte de la présence de buissons, d'arbustes ou d'arbres appartenant aux classes de hauteur suivantes: 1 de 0 à 1m; 2 de 1 à 2m; 3 de 2 à 4m; 4 de 4 à 8 m; 5 de 8 à 16 m; 6 de plus de 16 m. Les résultats obtenus permettent de déduire la structure générale de la lisière ainsi que la fréquence relative des essences observées (en % du nombre total de pointages effectués);

Les relevés fauniques effectués dans chaque milieu ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSPAN, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Le tri effectué pour les Papillons a défini l'ordre d'apparition de chacun d'eux dans le Tab. 1.

Pour compléter les résultats de cette première analyse, des calculs de corrélation ont été réalisés entre la plupart des valeurs semi-quantitatives obtenues sur le terrain (valeurs prises par les différentes variables environnementales retenues, nombre d'individus et d'espèces inventoriés).

#### APPROCHE FAUNIQUE GLOBALE

Pas moins de 78 espèces (66% de la faune régionale !) ont été recensées le long des chemins forestiers et dans les clairières étudiées. Parmi ces espèces, 8 sont menacées à l'échelle nationale (*Lopinga achine*, *Brintesia circe*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclides podalirius*, *Coenonympha glycerion*, *Mellicta parthenoides*, *Maculinea rebeli*, *Satyrrium spini*) et 22 sont menacées à l'échelle régionale d'après GONSETH (sous presse).

Note : les résultats présentés se basent uniquement sur les observations faites grâce aux méthodes mentionnées au chapitre précédent. Les données complémen-

taires dont nous disposons (émanant d'autres sources ou rassemblées dans des milieux similaires mais visités une ou deux fois seulement) soulignent que les chiffres qui viennent d'être donnés sont inférieurs à la réalité. D'autres espèces colonisent effectivement les milieux ouverts ou semi-ouverts de la forêt neuchâteloise, notamment *Satyrium acaciae* et *Satyrium ilicis* qui sont toutes deux menacées à l'échelle nationale.

Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 13 qui forment ensemble le peuplement minimal des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois : *Pieris napi* et *Pararge aegeria*, très fréquentes (FR > 60%), et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%), *Maniola jurtina*, *Argynnis paphia*, *Ochlodes venatus*, *Erebia ligea*, *Gonepteryx rhamni*, *Anthocharis cardamines*, *Polygonia c-album*, *Pieris brassicae*, *Inachis io*, *Aglais urticae* et *Aphantopus hyperanthus*.

Ces résultats d'ensemble cachent toutefois certaines différences entre les peuplements des chemins forestiers d'une part et ceux des clairières d'autre part.

#### *Approche faunique globale des chemins forestiers*

50 espèces ont été recensées le long des 39 chemins forestiers étudiés. Parmi ces espèces 4 sont menacées à l'échelle nationale et 11 sont menacées à l'échelle régionale. Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 8 qui forment ensemble leur peuplement minimal : *Pieris napi* et *Pararge aegeria* (FR > 60%) et leurs compagnes (FR > 30%), *Argynnis paphia*, *Erebia ligea*, *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus*, *Gonepteryx rhamni* et *Polygonia c-album*. Le nombre moyen d'espèces observées le long des chemins forestiers étudiés se monte à 7.7 (min. 1 espèce; max. 25 espèces).

#### *Approche faunique globale des clairières*

75 espèces ont été recensées dans les 22 clairières étudiées. Parmi ces espèces 7 sont menacées à l'échelle nationale et 22 sont menacées à l'échelle régionale. Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 18 qui forment ensemble leur peuplement minimal: *Anthocharis cardamines*, *Aphantopus hyperanthus*, *Argynnis paphia*, *Gonepteryx rhamni*, *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus* et *Pieris napi* (FR > 60%) et leurs compagnes (FR > 30%), *Aglais urticae*, *Erebia ligea*, *Hamearis lucina*, *Inachis io*, *Melanargia galathea*, *Pieris rapae*, *Polygonia c-album*, *Clossiana euphrosyne*, *Lasiommata maera*, *Lysandra coridon*, *Pararge aegeria*, *Pieris brassicae*. Le nombre moyen d'espèces observées dans les clairières étudiées se monte à 18 (min. 5 espèces; max 33 espèces).

Ces quelques résultats sont un premier indice du rôle fondamental que jouent les clairières et les chemins forestiers pour les Lépidoptères diurnes du canton de Neuchâtel. Toutefois, comme le démontrent les différences parfois importantes qui existent entre les peuplements des stations étudiées, certaines conditions liées à la biologie des Lépidoptères diurnes, en particulier leur pouvoir de pénétration dans le domaine forestier doivent être remplies pour que ce rôle soit effectif.

#### TRI DES RELEVÉS LÉPIDOPTÉROLOGIQUES (TWINSPAN)

Le tri des relevés fauniques a été effectué en tenant compte de l'ensemble des stations inventoriées (chemins forestiers et clairières) et de toutes les espèces de

Tab. 2. Caractéristiques des clairières

PARC: numéro de clairière; ALT: altitude; EXPO: exposition; SURF: surface; RBU: recouvrement des buissons (%); RBO: recouvrement des boisés (%); RBT: recouvrement arbustif et arborescent tota; NSP: nombre espèces papillons; NSF: nombre espèces de fleurs; IND: nombre d'imagos observés; NSPV: nombre d'espèces très mobiles; INV: nombre d'imagos appartenant à des espèces très mobiles

PARC	LOCALITE	ALT	EXPO	SURF	PENTE	ENS	RBU	RBO	RBT	NSP	NSV	NSF	IND	INV	FORET ADJACENTE	MILIEU
16	Côte-aux-Fées	1435	NE/SO	10204	60	72	1	18	19	33	5	65	234	49	Hêtraie sapinière/Érablière	Crête rocheuse
56	Boveresse	1185	PLAT	9700	0	0	0	60	60	22	4	69	280	8	Hêtraie sapinière	Clairière
73	St-Sulpice	905	N/NO	27000	22	81	2	0	2	27	5	46	162	22	Hêtraie sapinière	Clairière
251	Chasseral	1470	SE	8000	40	63	25	12	37	13	7	39	118	99	Hêtraie sapinière	Crête, stade préforestier
427	Frèteroules	870	S/SE	810	37	63	2	0	2	15	2	36	37	3	Hêtraie	Clairière
24	Landeron	640	S/SE	2750	22	67	12	0	12	31	5	40	209	10	Chênaie	Clairière
25	Landeron	710	S/SE	2000	25	70	17	37	54	28	6	41	164	9	Chênaie	Clairière
270	Landeron	700	SE	2640	25	93	0	0	0	24	3	41	153	6	Chênaie	Clairière
272	Cressier	860	SE	1048	32	78	1	0	1	15	3	33	23	6	Chênaie	Clairière
189	St-Blaise	700	SE	1300	65	55	0	0	0	28	8	45	161	38	Hêtraie	Ligne hte tension
166	Dombresson	870	S	7600	35	55	11	28	39	19	7	81	96	24	Hêtraie	Carrière abandonnée
308	Cressier	680	SE	214	35	78	0	0	0	7	2	20	13	7	Chênaie	Clairière
432	Brot-Dessous	960	SE	2778	15	18	30	48	5	1	18	9	3	3	Hêtraie	Clairière boisée (Pins)
402	Chaurmont	1100	SE	1744	13	71	0	0	0	22	7	37	60	8	Hêtraie sapinière	Clairière
47	Engollon	740	PLAT	3850	0	85	0	0	0	7	2	25	25	6	Hêtraie entrésinée	Clairière, mégaphorbiée
256	Brenets	760	O/NO	3925	35	34	0	13	13	11	3	18	36	10	Hêtraie sapinière	Clairière humide
356	Savagnier	990	O/NO	22230	37	63	0	64	64	23	5	45	68	31	Hêtraie sapinière	Ligne hte tension
49	Engollon	695	PLAT	2550	0	23	0	0	0	10	6	30	16	12	Hêtraie entrésinée	Jeune pessière
104	Chaux-de-Fonds	960	NO	14300	40	42	0	0	0	17	7	43	86	34	Hêtraie sapinière	Clairière
386	Hauts-Geneveys	1200	E/SE	6977	32	49	0	0	0	26	8	72	69	22	Hêtraie sapinière	Téleski
391	Hauts-Geneveys	1250	SE	4334	27	82	0	0	0	11	3	33	33	12	Hêtraie sapinière	Clairière replantée
376	Lignières	950	NE	7050	17	70	15	7	15	7	2	18	30	24	Hêtraie entrésinée	Clairière replantée

papillons rencontrés exception faites des plus mobiles (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Vanessa atalanta*, *Inachis io*, *Issoria lathonia*, *Lycaena phlaeas*, *Pieris brassicae*, *P. rapae*). Les catégories d'abondance suivantes ont été retenues 1: 1-2 ind.; 2: 3-8 ind.; 3: 9-17 ind.; 4: 18-35 ind.; 5: >35 ind. La limite inférieure de séparation d'un groupe de relevés a été fixée à 5 à l'instar du nombre maximum de niveaux de division. Le Tab. 1 présente le résultat de ce tri (classement vertical des relevés et horizontal des espèces selon leurs affinités respectives). Il a déterminé l'ordre d'apparition des stations dans les Tab. 2 et 3 qui résument leurs caractéristiques.

Tab. 3. Caractéristiques des chemins forestiers

PARC: numéro de chemin forestier; LOC: Commune concernée; ALT: altitude; DIR: axe du chemin; LNG: longueur (m); SPP: nb. espèces papillons; SPV: nb. espèces fleurs; IND: nb. imagos; O: degré d'ouverture de la canopée; O25: cumul degrés d'ouverture 2 à 5; IG: indice global de qualité du boisement adjacent (voir texte); (x %): pourcentage de conifères

PARC	LOC	ALT	DIR	LNG	SPP	SPV	SPF	IND	INV	O0	O1	O2	O25	IG	FORETS ADJACENTES
66	Noiraigue	850	E-O	1075	25	4	36	95	32	3	16	45	61	18	Hêtre, Sesteron (0%)
422	St-Sulpice	670	NE-SO	470	17	1	47	52	1	15	20	37	65	16	Hêtre enrésinée (55%)
431	Brot-Dessous	940	E-O	970	5	0	20	8	0	60	32	7	8	6	Hêtre (5%)
269	Landeron	730	NE-SO	1200	12	0	25	58	0	19	42	27	39	12	Chêne/Hêtre/Pessière
274	St-Bleise	665	NE-SO	910	11	2		27	6	27	34	17	39	11	Hêtre enrésinée (5%)
346	Dombresson	830	E-O	850	15	3	51	59	3	16	33	29	51	13	Hêtre enrésinée (60%)
376	Landeron	860	E-O	300	6	2	17	8	2	21	27	45	52	13	Hêtre enrésinée (70%)
464	Landeron	610	NE-SO	250	12	0		14	0	31	35	19	34	11	Chêne (26%)
1262	St. Bleise	510	NE-SO	600	10	0		22	0	58	32	8	10	9	Chêne (5%)
375	Lignéres	685	E-O	740	14	3	37	38	4	53	28	16	19	9	Hêtre enrésinée (50%)
260	Couvel	680	E-O	1190	16	3	45	124	3	27	26	35	47	12	Hêtre sapinière (75%)
265	Bevaix	540	N-S	270	6	4	15	48	9	64	25	7	11	8	Hêtre à chênes
377	Lignéres	918	NE-SO	2200	13	3	29	80	9	27	30	24	43	12	Hêtre enrésinée (50%)
369	Hauts-Geneveys	1216	NE-SO	1410	9	1	36	37	1	18	36	35	46	11	Hêtre sapinière
396	Vilars-Saules	1050	NE-SO	310	7	1	35	17	1	16	12	3	72	15	Hêtre enrésinée (60%)
407	Buttes	870	NE-SO	900	7	2	33	38	2	20	47	26	33	12	Erable (66%)
298	Bevaix	555	NE-SO	1030	6	2	11	26	2	54	39	6	7	6	Chêne à hêtres (30%)
428	Freterevales	895	NE-SO	1260	6	0	35	27	0	48	38	12	14	9	Hêtre (3%)
273	Enges	710	NE-SO	950	7	0	16	27	0	51	26	16	23	10	Chêne à hêtres (40%)
262	Gorgier	480	N-S	400	6	1	5	31	1	59	25	14	16	8	Hêtre
342	Boudevilliers	723	E-O	290	5	1	15	22	1	33	16	27	51	6	Hêtre enrésinée (85%)
246	Landeron	505	E-O	200	13	2	25	28	3	36	23	23	41	13	Chêne
271	Landeron	545	NO-SE	600	4	0		11	0	57	15	13	26	6	Hêtre
406	Buttes	640	NE-SO	450	5	0	26	15	0	26	43	15	29	9	Hêtre sapinière (70%)
86	Chaux-de-Fonds	941	E-O	750	6	2	12	13	2	19	60	20	21	10	Hêtre, Erable (40%)
325	Montmolin	840	NE-SO	470	1	0	5	1	0	75	23	2	2	5	Hêtre enrésinée (55%)
333	Boudevilliers	760	E-O	170	3	1	9	6	1	41	30	24	29	6	Hêtre enrésinée (95%)
357	Dombresson	790	N-S	425	2	0		4	0	41	41	18	18	8	Hêtre enrésinée
350	Dombresson	770	E-O	750	5	0		29	0	42	34	22	24	9	Hêtre enrésinée
388	Heuts-Geneveys	1150	NE-SO	1310	8	2	30	33	2	18	39	37	43	12	Hêtre sapinière
261	Bevaix	500	NO-SE	330	1	0		1	0	85	12	3	3	7	Hêtre
363	Vilars-Saules	1060	NE-SO	580	7	1	18	16	1	46	23	20	31	11	Hêtre enrésinée (50%)
96	Vaumarcus	460	E-O	220	9	2	5	33	2	48	38	14	14	8	Erable humide (5%)
151	Chaux-de-Fonds	1020	N-S	700	3	0		7	0					7	Hêtre sapinière
463	Landeron	660	N-S	330	5	0		8	0	70	24	6	6	6	Hêtre enrésinée (55%)
126	Colombier	434	N-S	630	2	0	9	2	0	63	25	6	12	7	Forêt riveraine
266	Marin	440	NE-SO	650	2	0	1	2	0	65	23	7	12	7	Forêt riveraine
430	Brot-Dessous	950	NE-SO	290	1	0	1	1	0	97	3	0	0	7	Hêtre (3%)
130	Colombier	434	E-O	550	1	1	6	1	1	50	34	6	16	7	Forêt riveraine

La fig. 1 présente les principales tendances qui ressortent de cette analyse. 21 clairières (sur 22) et 16 chemins forestiers (sur 39) apparaissent dans la partie gauche de l'arbre dichotomique. Ces stations sont caractérisées par un peuplement lépidoptérologique diversifié (15 espèces en moyenne) où les espèces des milieux ouverts et des milieux de transition (lisières) sont bien représentées. A l'inverse, 23 chemins forestiers et une clairière (376) sont associés à la partie droite de l'arbre dichotomique. Ces stations sont caractérisées par un peuplement lépidoptérologique plus pauvre (5 espèces en moyenne) où les espèces forestières typiques dominent comme le souligne la présence soutenue de *Pararge aegeria*.

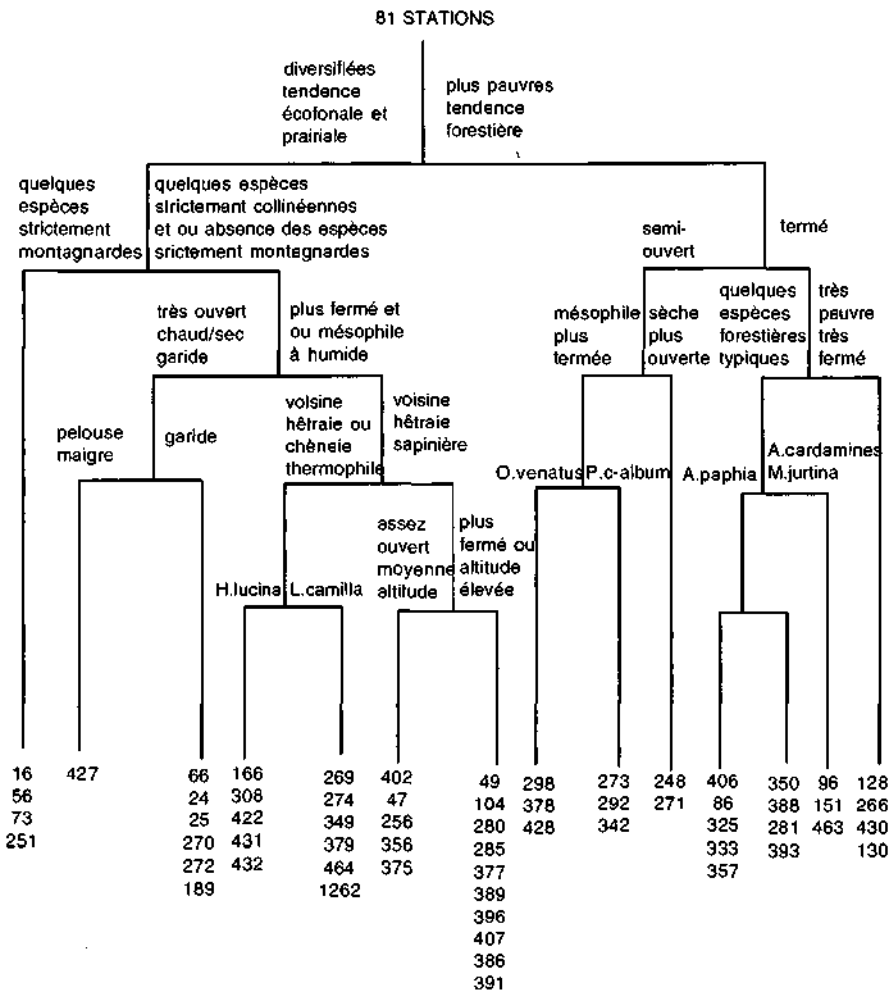


Fig. 1. Tri des relevés (TWINSPAN)

### Partie gauche de l'arbre dichotomique

Quatre clairières se séparent rapidement des autres stations étudiées. Elles sont caractérisées par la présence régulière ou plus ponctuelle d'espèces strictement montagnardes (*Erebia euryale*, *Pieris bryoniae*, *Lasiommata petropolitana*, *Eumedonia eumedon*) et d'espèces caractéristiques des milieux ouverts de qualité à plus large amplitude altitudinale. En ce qui concerne ces dernières, les différences entre les relevés établis sont assez fortes et reflètent, du moins partiellement, des différences évidentes de structure d'habitat: l'observation d'espèces comme *Parnassius apollo*, *Maculinea rebeli* ou *Erebia meolans* est l'indice de la présence d'éboulis ou de vires rocheuses et celle de *Brenthis ino*, *Erebia medusa*, *Lycaena hippothoe*, *Coenonympha glycerion* ou *Fabriciana adippe* est l'indice d'un couvert végétal continu et plus homogène.

La seconde tendance qui émane clairement de l'analyse est l'individualisation des relevés effectués dans les milieux typiques de la garide jurassienne. Ces milieux (427, 66, 24, 25, 270, 272, 189) sont caractérisés par la présence d'espèces des milieux ouverts buissonneux et rocailleux de basse ou de moyenne altitude (*Brintesia circe*, *Coenonympha arcania*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclidides podalirius*) et par celle d'espèces typiques des pelouses maigres de qualité (*Cupido minimus*, *Lysandra coridon*, *Mellicta athalia* notamment). A l'instar des constations faites au paragraphe précédent, les principales différences entre les relevés concernés sont l'indice de différences de structure d'habitat: la parcelle 427 présente par exemple une strate herbacée homogène et haute alors que la strate herbacée de l'ensemble des autres parcelles est plus hétérogène et parsemée d'affleurements rocheux.

L'ensemble des parcelles restantes (16 chemins forestiers, 9 clairières, 2 trouées forestières) se divisent en deux groupes principaux. Le premier rassemble un ensemble de relevés caractérisés par la présence régulière d'espèces des forêts claires de feuillus (Chênaies ou Hêtraies) et par l'absence presque complète d'espèces caractéristiques des milieux ouverts; ces relevés ont été effectués à basse ou moyenne altitude et, dans la plupart des cas, sur des versants bien exposés. Le second groupe de relevés est caractérisé par la présence, en plus d'espèces forestières typiques, d'espèces caractéristiques des milieux ouverts mésophiles à large amplitude altitudinale (*Cyaniris semiargus*, *Mesoacidalia aglaja*, *Lasiommata maera* [présence de roches affleurantes], *Thymelicus sylvestris*); ces relevés ont été effectués soit dans des milieux ouverts ou semiouverts de haute altitude, soit dans des milieux d'altitude plus basse assez ombragés (47, 280, 285) et/ou d'exposition relativement défavorable (parc 104, 256, 356). Les différences d'altitude, d'exposition et d'ouverture des milieux concernés expliquent les différences fauniques parfois importantes entre les peuplements décrits *Lycaena virgaureae* et *Plebicula dorylas* sont des espèces dont l'amplitude altitudinale est théoriquement grande, mais qui, dans le Jura neuchâtelois, sont aujourd'hui confinées à des milieux de moyenne et de haute altitude par exemple.

### Partie droite de l'arbre dichotomique

De manière générale les différences existant entre les groupes de relevés rassemblés dans cette partie de l'arbre dichotomique sont plus diffuses que celles qui viennent d'être soulignées. Ce fait est sans doute imputable au comportement particulier que les Lépidoptères diurnes adoptent pour exploiter les parties les plus denses du domaine forestier (exploitation des zones semi-ouvertes quand elles sont ensoleillées: déplacement vers d'autres zones quand leur ensoleillement diminue),

comportement qui augmente le caractère aléatoire des observations de certaines espèces.

Sept chemins forestiers et une clairière se séparent toutefois de l'ensemble des autres chemins forestiers; leurs peuplements lépidoptérologiques se caractérisent par la présence, en plus d'espèces forestières typiques, de quelques espèces des milieux ouverts et des milieux de transition; ils sont ainsi encore relativement riches (7 espèces en moyenne).

Les quinze chemins forestiers restants se divisent en deux groupes. Le premier renferme trois relevés effectués en forêts riveraine (128, 266 et 434) et un relevé effectué en hêtraie pure très dense (430); leurs peuplements lépidoptérologiques sont particulièrement pauvres. Le second renferme onze relevés, pour la plupart effectués en hêtraie, dont les peuplements lépidoptérologiques sont caractérisés, à deux exceptions près (325, 333), par la présence, en plus de *Pararge aegeria*, d'une ou deux espèces forestières complémentaires (*Erebia ligea*, *Argynnis paphia* ou *Clossiana ephrosyne*) parfois associées (96, 151, 464) à une ou deux espèces des milieux de transition (*Gonepteryx rhamni*, *Polygonia c-album* ou *Anthocharis cardamines*).

#### CORRELATIONS

Pour compléter cette première analyse, nous avons effectué certains calculs de corrélation entre les variables environnementales retenues et les nombres d'espèces et d'individus répertoriés. Ces calculs ont été effectués en tenant compte de la totalité des espèces et des individus observés. Le tab. 4 résume les résultats obtenus.

#### *Chemins forestiers*

Les chemins forestiers parcourus étaient de longueur variable. Il n'existe toutefois aucune corrélation entre cette variable, le nombre d'espèces recensées et le nombre pondéré de papillons inventoriés. La longueur de chemin parcourue pouvant être assimilée à un effort de prospection, cette absence de corrélation souligne que les différences de peuplements entre les stations sont essentiellement tributaires de différences de structure ou de nature d'habitat.

Une corrélation très significative (pente négative de la droite de régression) existe entre le nombre d'espèces de fleurs recensées et les degrés 0 à 1 (cumulés) d'ouverture de la canopée. En d'autres termes, la richesse floristique des chemins forestiers diminue proportionnellement à la diminution de l'éclairement de la strate herbacée. A l'inverse, la richesse floristique augmente très significativement avec l'augmentation de l'éclairement de la strate herbacée à partir du degré 1.5 et avec le cumul des degrés d'ouverture (très significatif à partir du cumul des degrés 1.5 à 3.5).

Les constatations concernant les nombres d'espèces de papillons recensées et les nombres pondérés d'individus observés sont assez similaires. Ces valeurs diminuent avec la diminution de l'éclairement de la strate herbacée (degrés d'ouverture 0 à 1) et augmentent significativement ou très significativement à partir du degré 2 (respectivement du degré 1.5) d'ouverture de la canopée.

Il existe une corrélation hautement significative entre la richesse faunistique et la richesse floristique des chemins forestiers étudiés et une corrélation très significative entre cette dernière variable et le nombre pondéré de papillons adultes observés.

Tab. 4 : Corrélations entre les diverses variables retenues

VARIABLES COMPAREES	N	R2	%	RESULTATS
<b>Chemins forestiers</b>				
nombre espèces papillons / nombre d'individus	38	0.682	<0.1	hautement significatif
nombre espèces papillon / longueur	38	0.143	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / longueur	38	0.277	>5	non significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 0+0.5 canopée	38	0.541	<0.1	hautement significatif (-)
nombre espèces papillon / degré ouverture 0 à 1 canopée	39	0.499	<1	très significatif (-)
nombre espèces papillon / degré ouverture 1 canopée	38	0.037	>5	non significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 1.5 à 2 canopée	38	0.432	<1	très significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 2 canopée	39	0.479	<1	très significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 1.5 à 3 canopée	39	0.491	<1	très significatif
nombre espèces papillon / indice de qualité (not)	39	0.685	<0.1	hautement significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 0 + 0.5 canopée	36	0.475	<1	très significatif (-)
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 0 à 1 canopée	38	0.379	<5	significatif (-)
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1 canopée	37	0.071	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1.5 canopée	33	0.361	<5	significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1.5 à 2.5 canopée	36	0.423	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / indice de qualité (not)	39	0.449	<1	très significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 0 + 0.5 canopée	30	0.488	<1	très significatif (-)
nombre espèces fleur / degré ouverture 0 à 1 canopée	30	0.499	<1	très significatif (-)
nombre espèces fleur / degré ouverture 1 canopée	30	0.008	>5	non significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 1.5 canopée	30	0.424	>5	significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 1.5 à 3.5 canopée	30	0.476	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / nombre espèces fleur	30	0.535	<1	très significatif
nombre espèces papillon / nombre espèces fleur	30	0.588	<0.1	hautement significatif
<b>Clairières</b>				
nombre espèces papillons / ensoleillement théorique	22	0.019	>5	non significatif
nombre espèces papillon / surface	22	0.071	>5	non significatif
nombre espèces papillon sédentaire / nombre espèces fleur	22	0.447	<5	significatif
nombre espèces papillon / nombre espèces fleur	22	0.550	<1	très significatif
nombre espèces fleurs / surface	22	0.090	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / surface	22	0.094	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) sédentaires / nombre espèces fleurs	22	0.545	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / nombre espèces fleurs	22	0.550	<1	très significatif

Enfin, il existe une corrélation hautement significative, respectivement très significative, entre les nombres d'espèces et d'individus observés et l'indice global de qualité du milieu.

### Clairières

Il n'existe aucune corrélation entre l'ensoleillement théorique ou entre la surface des clairières étudiées et les nombres d'espèces de fleurs, d'espèces de papillons ou d'individus observés

Il existe par contre une corrélation très significative entre le nombre d'espèces de fleurs et le nombre d'espèces de papillons ou entre le nombre pondéré d'individus observés. Les indices de corrélations augmentent si les espèces mobiles sont associées aux espèces sédentaires.

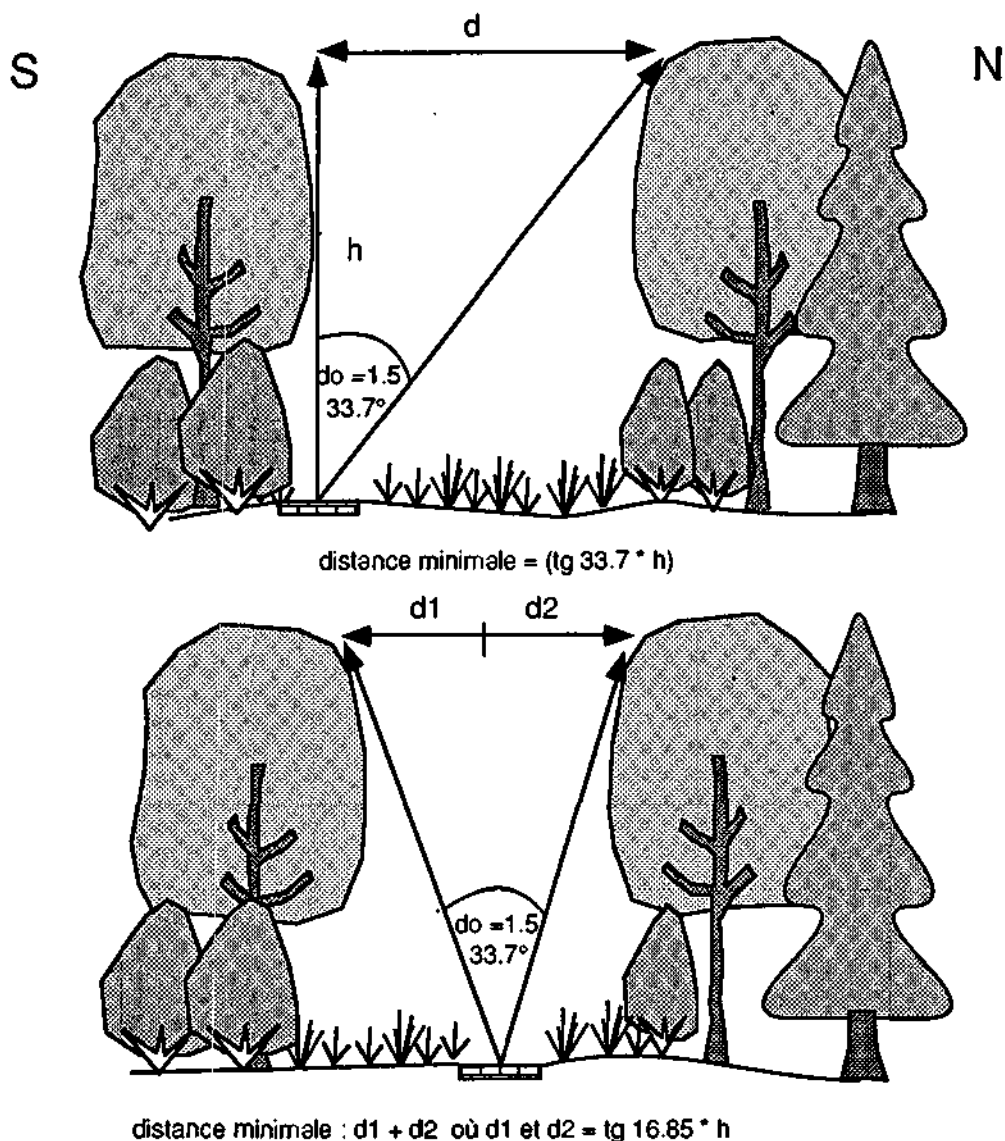
### DISCUSSION

Les indices de corrélations calculés indiquent que, quel que soit le type de milieu considéré, l'effort d'échantillonnage ne prend pas une place importante dans

l'explication des différences, parfois très fortes, existant entre les peuplements des stations étudiées. Toutefois, nos campagnes de terrain ayant généralement débuté à la fin du mois d'avril pour les stations de basse altitude et fin mai début juin pour les stations de haute altitude, il est probable que certaines espèces, exclusivement printanières (*Anthocharis cardamines*) ou plus facilement observables au printemps que plus tard dans la saison (*Iphiclides podalirius*, *Nymphalis antiopa*, *N. polychloros*), ont été quelque peu sous-échantillonnées.

D'un point de vue qualitatif, nos résultats montrent que les milieux semi-ouverts ou ouverts appartenant au domaine forestier ont une réelle importance pour la faune lépidoptérologique de la région. Les espèces suivantes n'ont été rencontrées que dans ce type de milieu: *Lopinga achine* (deux stations connues dans le canton de Neuchâtel; en bordure de plantations d'épicéas), *Hipparchia fagi* (3 stations connues dans le canton de Neuchâtel; exclusivement en clairière naturelle de chênaie), *Hipparchia alcyone* (2 stations connues sur tout l'Arc jurassien dont une dans le canton de Neuchâtel: éboulis ceinturé de forêt; pas retenu dans nos analyses) et *Satyrium ilicis* (6 stations connues dans le canton de Neuchâtel, toutes en chênaie). En outre, les espèces suivantes, menacées dans la région, ont été principalement observées dans ce type de milieu: *Apatura iris*, *Iphiclides podalirius*, *Lasiommata petropolitana*, *Lycaena virgaureae*, *Nymphalis polychloros* et *Satyrium spini*. Enfin, de nombreuses espèces, primitivement liées aux prairies extensives collinéennes et montagnardes, trouvent refuge dans les milieux les plus ouverts du domaine forestier (clairières naturelles). Face à l'intensification généralisée des pratiques agricoles, ces refuges ont aujourd'hui une signification extrêmement importante pour la pérennité de certaines d'entre elles dans la région et pourraient représenter à terme autant de centres de recolonisation.

L'ouverture de la canopée de la strate arborescente qui borde les chemins est une variable environnementale importante pour les Lépidoptères diurnes qui exploitent le domaine forestier. Son action est double: elle favorise la présence de certaines espèces en leur procurant des sites favorables de bain de soleil et de parade nuptiale et elle augmente sensiblement l'offre de plantes à fleurs, source potentielle de nourriture pour les chenilles ou pour les adultes. Le fait que le degré 0 et que le cumul des degrés 0 à 1 d'ouverture de la canopée sont significativement ou très significativement, mais négativement, corrélés à la diversité faunique des peuplements décrits, sous entend que des tronçons de chemins forestiers très ombragés ne sont que peu exploités par les Lépidoptères diurnes et qu'ils représentent des barrières à leurs déplacements horizontaux. Si, à l'inverse, l'accroissement du degré d'ouverture de la canopée est significativement corrélé à la diversité faunistique des peuplements décrits (les indices de corrélation augmentent avec le cumul des degrés d'ouverture), une inversion significative de tendance (changement de la pente de la droite de régression) intervient au degré 1.5 (angle de 33.5°). Sur la base de ces indications et de l'application de fonctions trigonométriques simples, il est ainsi possible d'évaluer la distance minimale théorique devant séparer la couronne des arbres situés de part et d'autre d'un chemin forestier pour qu'il soit exploité par les Lépidoptères diurnes (voir fig. 2): cette distance oscille grossièrement entre 60 et 65% de leur hauteur à maturité (12 à 14 m. pour des arbres de 20 m. de haut; 24 à 26 m pour des arbres de 40 m. de haut). Si, dans la réalité, de telles conditions ne sont remplies que sur de courts tronçons de chemin forestier (les tronçons intéressants sont souvent bordés de boisement d'âges et donc de hauteurs très différents), certains faits plaident toutefois pour la cohérence des résultats obtenus par ce mode de calcul. Ils émanent des observations faites dans les trouées forestières étudiées (parc 189, 356, 386), dont la structure rappelle celle des



En appliquant cette dernière formule aux valeurs évaluées pour la parcelle 386 ( $d_1 + d_2 = 11.7$  m.; min. 8 m.; max. 25 m.) la hauteur des arbres adjacents peut être estimée à 19 m. (min. 13 m.; max. 41 m.), ce qui correspond aux conditions globales du milieu (28 % d'arbres entre 8 et 16 m.; 42% plus hauts que 16 m.)

Fig. 2. Structure théorique d'un chemin forestier, degré d'ouverture de 1.5

chemins forestiers, et plus particulièrement des observations réalisées dans la parcelle 386. Cette dernière abrite en effet 26 espèces de papillons (!) confinées sur une bande de terrain de 11.7 mètres de largeur moyenne (écart type de 0.7 m, min. 8 m., max. 25 m.) et bordée de part et d'autre d'une strate arborescente où les catégories de hauteur 5 (8 - 16 m.; 28%) et 6 (> 16 m.; 42%) dominent nettement. Or en admettant que le degré d'ouverture de cette parcelle est proche de 1.5, la hauteur moyenne des arbres qui la bordent serait égale à 19 m. (min. 13 m.; max. 41 m.), ce qui correspond assez bien aux conditions réelles du milieu.

Si le degré d'ouverture de la canopée est une variable fondamentale pour expliquer les différences existant entre les peuplements décrits, nos résultats semblent souligner que les autres facteurs retenus dans le calcul de l'indice de qualité global du milieu (degrés d'artificialisation, d'homogénéité et d'isolement du massif forestier adjacent) tendent à amplifier son effet (les coefficients de corrélation existant entre la richesse faunistique ou le nombre d'individus observés et l'indice global de qualité du milieu sont supérieurs à ceux existants entre ces mêmes variables et le seul degré d'ouverture de la canopée). Très schématiquement, ce fait sous-entend qu'un chemin forestier situé dans un massif forestier de petite surface, isolé, fortement artificialisé et très homogène (parc 325, 333) a de fortes chances d'avoir une richesse faunistique nettement plus faible qu'un chemin forestier situé dans un massif forestier de grande surface, naturel et de structure très irrégulière (parc 422, 66).

La raison de la corrélation très significative existant entre richesse faunistique et floristique des parcelles étudiées paraît évidente: un milieu riche en plantes permet à un nombre important d'espèces de s'y développer. Cette évidence cache toutefois, à notre sens, un phénomène complémentaire d'agrégation. Ce postulat est basé sur la présence régulière, dans les clairières et le long des chemins forestiers les plus ouverts, d'espèces mobiles ou très mobiles, essentiellement nectarivores (GONSETH, 1992), qui sont, pour la plupart, issues de milieux où l'offre en nectar est très faible (forêts pour *Argynnis paphia*, *Clossiana euphrosyne*) ou très fluctuante (cultures intensives, ourlets nitrophiles, végétation rudérale pour *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io*, *Issoria lathonia*, *Pieris rapae*, *P. brassicae*, *Vanessa atalanta* par exemple). La présence d'une abondante source de nourriture serait donc à l'origine, à certaines périodes de l'année du moins, d'une concentration d'espèces et d'individus dans les milieux ouverts et semi-ouverts du domaine forestier. Le fait que les indices de corrélation entre richesse floristique et faunistique des milieux étudiés augmentent avec la prise en compte de ces espèces très mobiles étaye cette hypothèse.

Les remarques émises aux paragraphes précédents soulèvent quelques questions importantes: compte tenu de la mobilité de nombreuses espèces et du caractère parfois fluctuant des conditions écologiques qui règnent dans les milieux semi-ouverts du domaine forestier, quels sont les habitats qui méritent une réelle attention et quelles sont les mesures qu'il faudrait envisager pour en assurer la pérennité? Pour répondre à ces questions il est important de classer les milieux étudiés en fonction de leur nature et de leur évolution potentielle (Tab. 5).

Les informations fournies dans le tableau 5 appellent certains commentaires.

#### *Clairières naturelles sur sol superficiel*

Ces clairières sont très riches en espèces, notamment en espèces menacées et sédentaires, ce qui est un indice certain d'ancienneté. Les conditions écologiques extrêmes qui y règnent (sol superficiel, roches affleurantes) contrecarrent leur recolonisation naturelle par la forêt et dissuadent toute exploitation forestière (rende-

Tab. 5 : Classification sommaire des milieux

SP: nombre moyen d'espèces; LR: espèces menacées (en %); FOR: espèces forestières (en %); MOB: espèces mobiles (en %); N: nombre de milieux concernés; IG: indice global de qualité

Type de milieu	SP	LR	FOR	MOB	N	Evolution
Clairière naturelle sur sol superficiel	23	32	26	15	6	très lente
Clairière naturelle sur sol profond	19	20	24	27	7	lente
Trouées forestières (ligne él., téléski)	26	16.7	31	27	3	contrôlée
Coupes rases replantées	8	2.5	42	35	5	assez rapide
Stade préforestier naturel	13	15	23	54	1	lente
Chemins forestiers	8	9	54	20	39	variable
Chemins forestiers IG > 8	10	10	54	14	23	variable
Chemins forestiers IG ≤ 8	4	1	58	0.7	16	stable

ment trop faible). Leur pérennité à long terme est donc théoriquement assurée. Une question reste toutefois en suspens: l'isolement actuel de ces clairières est-il le reflet exact de la situation passée ou est-il au contraire le fruit du morcellement progressif, par l'avance de la forêt dans des zones à sol relativement profond, d'un milieu ouvert autrefois beaucoup plus vaste? En d'autres termes, les populations actuelles des différentes espèces sédentaires qui colonisent ces clairières sont-elles le fruit d'une colonisation progressive de tous les milieux ouverts disponibles d'un vaste domaine forestier ou ne représentent-elles plus que des populations relictuelles de populations ancestrales beaucoup plus importantes? Si certains faits plaident pour cette seconde hypothèse — la parcelle 166, aujourd'hui noyée dans une hêtraie dense parsemée de pins noirs, appartenait au XIX<sup>e</sup> siècle (OSTERWALD, 1845) à un vaste système prairial qui, compte tenu des multiples affleurements rocheux de la région, devait être particulièrement xérique<sup>3</sup>; de nombreux sites de la garide neuchâteloise sont aujourd'hui en phase avancée de recolonisation forestière — aucune information ne nous permet toutefois d'affirmer qu'elle est généralisable à toutes les parcelles étudiées (les parcelles 24, 25 et 270 par exemple ont de tous temps appartenu au domaine forestier). Sur la base de ces constatations, il est possible d'affirmer qu'aucune intervention importante ne doit être envisagée dans les clairières à sol superficiel pour qu'elles gardent leurs potentialités pour les Lépidoptères. Il serait toutefois judicieux de contrôler sporadiquement l'avance des jeunes buissons dans les parties de pelouse à sol profond qui les jalonnent pour empêcher qu'elles ne se referment trop. En outre, la réouverture de certaines clairières fortement embuisonnées permettrait d'augmenter sensiblement les surfaces disponibles pour ces insectes héliophiles.

#### *Clairières naturelles sur sol profond*

Ces clairières présentent une faune riche en espèces, dont certaines sont menacées. Par rapport aux clairières traitées au paragraphe précédent, leurs peuplements lépidoptérologiques sont toutefois plus riches en espèces mobiles. Leur évolution est lente mais se caractérise par une densification progressive de la strate herbacée qui tend à diminuer leur diversité floristique, puis par l'avance des buissons. A terme elles risquent donc de totalement disparaître au profit de la forêt. Le fauchage parcellaire

<sup>3</sup> Ce fait explique sans doute pourquoi la faune lépidoptérologique de la région de Dombresson était si riche à la fin du siècle dernier (voir DE ROUGEMONT, 1904)

périodique (par rotation tous les 5 ans par ex.) des clairières les plus intéressantes doit être envisagé pour assurer le maintien de leurs caractéristiques actuelles.

### *Trouées forestières*

Ces milieux rectilignes (le long de lignes électriques ou de téléskis) présentent un haut intérêt pour les Lépidoptères diurnes. Leurs peuplements se caractérisent par une forte proportion d'espèces mobiles et/ou forestières (près de 60%) et ressemblent ainsi beaucoup à ceux des chemins forestiers les plus ouverts. La présence d'espèces prairiales sédentaires est toutefois la preuve que la recolonisation progressive de milieux relativement jeunes est possible. Les jeunes arbres et les buissons qui croissent dans ces milieux sont périodiquement coupés. Ce type d'entretien est fréquent le long des téléskis (la strate herbacée est ainsi dominante), plus sporadique le long des lignes électriques (une strate arbustive relativement importante ayant le temps de s'y développer avant toute nouvelle intervention). Compte tenu de la richesse de ces milieux, il est possible d'affirmer que leur mode d'entretien actuel est favorable aux Lépidoptères diurnes.

### *Coupes rases replantées*

Ces milieux sont caractérisés par une faune lépidoptérologique relativement pauvre essentiellement dominée par les espèces forestières et/ou mobiles (près de 80%). Leur évolution étant relativement rapide, ils ne remplissent qu'une fonction de refuge transitoire. En outre, comme les espèces qui les colonisent sont pour la plupart peu exigeantes, leur disparition avec la croissance des arbres plantés (épicéas le plus souvent) peut être compensée par la réalisation de nouvelles coupes (exploitation forestière). La seule exception à cette «règle» concerne les coupes rases colonisées par *Lopinga achine*, espèce très rare dans le Jura et menacée à l'échelle nationale. Les deux seules stations abritant cette espèce que nous avons découvertes dans la région neuchâteloise correspondaient à de tels milieux : un chemin forestier longeant une plantation d'épicéa (269) et une coupe rase replantée d'épicéas (Jura vaudois). Sur la base des informations autécologiques disponibles pour cette espèce, il est impossible d'affirmer que l'assombrissement progressif des milieux qu'elle colonise puisse être compensé par l'aménagement de nouvelles coupes dans les régions qui l'abritent. Son statut helvétique serait plutôt un indice du contraire. Nous soulignerons que notre expérience de terrain (Jura français, Vallée de la Loue) souligne que les coupes rases ne représentent que des habitats secondaires pour cette espèce: les clairières naturelles de forêts de feuillus et les prairies sylvatiques, riches en graminées (notamment en Molinie), lui étant visiblement beaucoup plus favorables (voir aussi JUTZELER, 1990). Puisque les milieux à *Lopinga achine* de la région neuchâteloise paraissent nettement sous-optimaux, il est très difficile de proposer des mesures ciblées visant à les maintenir. En effet, seul un changement drastique des pratiques sylvicoles (abandon de l'enrésinement systématique des clairières et des prairies sylvatiques, préférence donnée aux forêts claires de feuillus, maintien des lisières riches en Molinie) pourrait redonner une chance à cette espèce.

### *Stade préforestier naturel*

Le seul milieu attribué à cette catégorie est une crête rocheuse anciennement boisée, mais dont les arbres ont été arrachés par une tempête. Son peuplement lépi-

doptérologique, particulièrement riche en espèces mobiles (54%) est caractéristique d'un milieu perturbé en pleine évolution. Un tel milieu ne demande évidemment aucune intervention particulière.

### *Chemins forestiers*

Il est extrêmement difficile de classifier les différents chemins forestiers étudiés, leur structure et leur nature étant extrêmement variable au sein d'un même type de forêt. Certaines tendances peuvent toutefois être soulignées:

Les chemins forestiers dont l'indice global de qualité (pour les Lépidoptères diurnes) est le plus faible traversent soit de hautes futaies très denses et très sombres (forêts riveraines<sup>4</sup>, hêtraies pures âgées), soit des forêts aux caractéristiques identiques mais fortement artificialisées. Ce sont des milieux stables (sauf exploitation forestière importante), dont les peuplements lépidoptérologiques sont très pauvres: quelques espèces forestières peu exigeantes associées à quelques espèces très mobiles dans le meilleur des cas.

Les chemins forestiers dont l'indice de qualité est élevé traversent soit des forêts naturellement claires et aérées (chênaies pubescentes; milieux stables), soit des forêts de versants escarpés présentant des vives rocheuses non boisées (milieux stables), soit des forêts mixtes exploitées dont l'ouverture de la canopée est ainsi relativement importante (milieux en pleine évolution). Leurs peuplements lépidoptérologiques sont en moyenne plus riches que ceux traités au paragraphe précédent et peuvent même receler (milieux stables) quelques espèces très intéressantes.

Une mesure simple qu'il est possible de proposer pour préserver la fonction des chemins forestiers semi-ouverts pour les Lépidoptères diurnes est de renoncer au fauchage systématique de leurs bordures entre avril et septembre. En effet, si leur fauchage périodique est favorable puisqu'il empêche leur recolonisation complète par les buissons, il ne doit pas être effectué durant la période d'activité des papillons sous peine de faire disparaître les plantes qu'ils exploitent (plantes nectarifères notamment).

Sur la base de nos résultats il est possible de dégager une autre variable qui semble avoir une influence non négligeable sur la diversité faunistique des forêts neuchâtelaises. *Limenitis camilla* est une espèce dont la chenille exploite plusieurs espèces de chèvrefeuille (dont *Lonicera xylosteum*), plantes normalement assez répandues dans le sous-bois ou en lisière de nombreux types de forêts de feuillus. Si ce papillon a toujours été rare en altitude, il était toutefois abondant dans les forêts du littoral neuchâtelais au siècle passé (DE ROUGEMONT, 1904). Aujourd'hui il est encore relativement commun dans la chênaie pubescente, mais il s'est beaucoup raréfié dans les autres types de forêts (hêtraies notamment). Le fait que la chênaie pubescente soit actuellement le type de forêt dont le sous-bois arbustif est le plus dense et le plus diversifié (exploitation extensive ou nulle des surfaces compte tenu du faible rendement sylvicole) est à notre sens la raison fondamentale de cette situation. La préservation d'un sous-bois et d'un manteau forestiers riches et diversifiés dans l'ensemble des forêts de la région serait donc un préalable indispensable à leur recolonisation par de nombreuses espèces très intéressantes. Les essences suivantes revêtent une importance fondamentale: *Salix capreae*, pour *Nymphalis polychloros*, *N. antiopa*, *A. iris*; *Populus tremula* pour *Limenitis populi* et *Apatura ilia*; *Lonicera*

<sup>4</sup> Les études que nous avons effectuées sur la rive sud du lac de Neuchâtel prouvent toutefois que les forêts riveraines de grande surface peuvent représenter des habitats très importants pour de nombreuses espèces menacées (*Apatura iris*, *A. ilia*, *Nymphalis polychloros* par exemple) (voir MULHAUSER, 1991)

spp. pour *Limenitis camilla* et *Limenitis reducta* (qui a probablement disparu de la région).

## CONCLUSIONS

Le domaine forestier de la région neuchâteloise est un milieu refuge important pour de nombreuses espèces de Lépidoptères diurnes, qu'elles soient forestières ou prairiales. Si une partie des milieux les plus riches sont naturels, anciens et relativement stables (clairières sur sol superficiel, chemins forestiers semi-ouverts de versants escarpés), d'autres (trouées forestières entretenues, clairières sur sol profond, abords de coupes rases, chemins forestiers semi-ouverts) sont indéniablement le fruit d'activités humaines. De prime abord, l'exploitation des forêts est donc favorable aux Lépidoptères diurnes, l'ouverture de la canopée qu'elle génère impliquant une augmentation de la diversité floristique, préalable indispensable à l'augmentation de sa diversité faunistique. Toutefois cette situation favorable peut n'être que très transitoire, si cette exploitation se traduit par une forte artificialisation des boisements concernés (plantation dense de conifères, destruction du sous-bois et du manteau arbustif par exemple). Elle se traduira en effet à moyen terme non seulement par la disparition des espèces qu'elle avait d'abord favorisées (espèces mobiles, espèces prairiales peu exigeantes), mais aussi par celle des espèces forestières ou écotonales les plus intéressantes (*Apatura* spp., *Erebia ligea*, *Limenitis* spp., *Lopinga achine*, *Nymphalis* spp., *Quercusia quercus*, *Satyrrium ilicis*).

## RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune des Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 22 clairières et 39 chemins forestiers du Jura neuchâtelois. Les analyses effectuées démontrent que les variables environnementales les plus importantes qui influencent la richesse, la diversité et la nature des peuplements lépidoptérologiques des clairières sont leur richesse floristique et leur altitude. Les variables environnementales qui déterminent la richesse et la diversité des peuplements lépidoptérologiques des chemins forestiers sont l'ouverture de la canopée de la strate arborescente qui les bordent et la richesse floristique de la strate herbacée qui en résulte. En outre, ces résultats soulignent que les milieux semi-ouverts et ouverts appartenant au domaine forestier ont une importance capitale pour la protection des espèces de la région étudiée.

## BIBLIOGRAPHIE

- CLENCH, H.K. 1966. Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47: 1021-1034.
- DAVIES, N.B. 1978. Territorial defence in the Speckled Wood Butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim. Behav.* 26: 138-147.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. 1991. *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd 1., Tagfalter 1.* Stuttgart, 552 pp.
- GONSETH, Y. 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41
- GONSETH, Y. 1992. Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota lepid.* 15: 106-122
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: P. DUELLI (ed.): *Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz.*
- HILL, M.O. 1979. *TWINSPAN - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes.* Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- JUTZELER, D. 1990. Zur Bedeutung von Pfeifengrasarten (*Malinia* ssp.) als Existenzgrundlage von *Lopinga achine* (SCOPOLI, 1763) und *Caenonympha tullia* (MÜLLER, 1764) (Lepidoptera Satyridae). *Mitt. Ent. Ges. Basel* 40: 94-110.
- LSPN, 1987. *Les Papillons de jour et leurs biotopes.* Bâle, 512 pp.
- MULHAUSER, B. 1991. Compte rendu du premier recensement des libellules et papillons diurnes de la «Grande Caricaine» (Rive Sud-est du lac de Neuchâtel). *Bull. Romand Ent.* 9: 31-3

- OSTERWALD, J.F. 1845. *Carte de la Principauté de Neuchâtel*. Exemplaire 242, f. 1 - 12
- ROUGEMONT, F. DE 1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Neuchâtel, 366 pp.
- SHREEVE, T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 42: 371-377.
- VIELMETTER, W. 1958. Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia* L. Untersuchungen im Freiland. *J. Ins. Physiol.* 2: 13 - 37.
- WEIDEMANN, H.J. 1986. *Tagfalter. Band 1*. Naturführer, Neumann-Neudamm, 288 pp.

(reçu le 20 mars 1993; accepté le 19 avril 1993)

## La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois <sup>1</sup>

YVES GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

*The diurnal butterflies (Lepidoptera Hesperioidea and Papilionoidea) of pastures, dry grasslands and meadows in the Jura mountains of Neuchâtel.* - Results of the study of diurnal Lepidoptera (Lepidoptera Hesperioidea and Papilionoidea) of 68 pastures and 72 dry grasslands or meadows in the Jura mountains of Neuchâtel are presented. Analysis shows that the most important environmental variables that influence the composition, the richness and diversity of the butterfly fauna in the studied areas are: rich and diversified flora, altitude, structural diversity and farm management.

Keywords : Rhopalocera, Swiss Jura, pastures, meadows, dry grasslands, species composition

### INTRODUCTION

Les Lépidoptères diurnes sont des insectes essentiellement héliophiles susceptibles de coloniser la plupart des milieux ouverts ou semi-ouverts. Primitivement confinés dans les forêts claires, dans les clairières naturelles et dans les pelouses impropres à la croissance des arbres (sol très superficiel ou très humide, altitude élevée), ils ont largement profité du déboisement progressif des forêts européennes, occasionné par les diverses activités humaines (agriculture, chauffage, construction), pour accroître leur aire de distribution et/ou augmenter le nombre et l'importance de leurs populations. Cette tendance a perduré jusqu'à l'aube du XX<sup>ème</sup> siècle en tout cas puisque, comme le démontrent la plupart des «inventaires» régionaux établis en Suisse à la fin du siècle dernier (FAVRE, 1899; DE ROUGEMONT, 1904 notamment), les Lépidoptères diurnes constituaient à cette époque un élément faunique très représentatif de nos campagnes. Cette situation favorable s'est toutefois fortement dégradée au cours du XX<sup>ème</sup> siècle avec les modifications drastiques des moyens de production agricole (mécanisation, apparition des engrais chimiques, des pesticides et des herbicides), l'abandon progressif des pratiques traditionnelles (prés à litière, communaux par exemple) et l'adoption durant la seconde guerre mondiale d'un plan de production agricole de crise (plan Wahlen), qui s'est notamment traduit par la mise en culture ouverte d'une surface très importante de prairies naturelles.

Le Jura neuchâtelois, qui n'a pas échappé à ces profondes mutations des pratiques culturales, est caractérisé par une grande diversité topographique et mésoclimatique. Le type d'exploitation agricole du sol varie donc fortement d'une région à l'autre: le littoral, le fond du Val de Ruz et le fond du Val de Travers sont caractérisés par la prédominance de cultures ouvertes (fourragères, céréalières ou même viticoles), alors que les régions sises au-dessus de 800 m. sont caractérisées par la prédominance des pâturages permanents, des prairies de fauches montagnardes

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (FNRS No 3.269-0.85)

(*Polygono-Trisetion*) et des estivages (les champs d'orge, très répandus durant la seconde guerre mondiale, y ont pratiquement disparu). Si les cultures ouvertes représentent par essence des milieux hostiles aux Lépidoptères diurnes, le problème est plus complexe pour les herbages, leur intérêt potentiel étant tributaire de nombreux facteurs: type et quantité d'engrais épandus, charge en bétail (pour les pâturages et les estivages), nombre et période des fauches annuelles (pour les prairies). Les buts poursuivis dans ce travail étaient les suivants: détermination de la faune potentielle des herbages de la région; découverte et cartographie des sites de haute valeur lépidoptérologique (réservoirs de faune); mise en évidence des principales variables environnementales et anthropogènes influençant la distribution régionale des espèces et évaluation de leurs effets. Pour ce faire plus de 140 prairies, pâturages et estivages ont été étudiés. Cet article résume les principaux résultats obtenus et présente les mesures qui doivent être envisagées pour assurer la survie de la faune lépidoptérologique de la région.

#### METHODES

Les chiffres présentés dans le tab. 2 sont basés sur un comptage direct des individus observés dans les herbages retenus. Quatre passages ont été réalisés dans chacun d'eux entre les mois de mai et de septembre et ceci toujours par beau temps. Les individus rencontrés ont été comptés par le biais d'un itinéraire en zig zag (10 - 15 m d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque herbage à chaque passage a oscillé entre 40 et 180 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

Les variables environnementales suivantes ont été prises en compte :

- type de milieu: pâturage, estivage, prairie de fauche, pelouse sèche, prairie ou pâturage abandonné;
- localisation géographique, position topographique, exposition, pente moyenne, minimale et maximale (cette variable peut avoir une incidence non négligeable sur le type d'exploitation d'une surface, les machines agricoles classiques ne pouvant être utilisées dans des pentes excédant 18% sans risque de retournement; ce danger important limite l'utilisation d'épandeur d'engrais tractés sur des surfaces très pentues), surface étudiée et surface totale de la parcelle exploitée;
- surface effective de buissons isolés et de massifs boisés. Un indice exprimant la complexité de la structure spatiale de chaque milieu a été calculé en tenant compte des surfaces boisées, de la surface couverte par les roches apparentes et de la pente;
- en fin de saison, évaluation sur la base d'échantillons d'1 m<sup>2</sup> (en nombre variant en fonction de la surface inventoriée) du recouvrement et de la stratification de la végétation, de la proportion de roche apparente et, pour les pâturages ou les estivages, de la proportion de végétation résiduelle (végétation non consommée par le bétail); les catégories suivantes ont été retenues pour évaluer ces variables: recouvrement de la végétation, proportion de roches apparentes et proportion de végétation résiduelle : 0%, 1 - 10%, 11 - 25%, 26 - 50%, 51 - 75%, 76 - 90%, > 90%; pour la stratification de la végétation : 1 - 10 cm, 10 - 25 cm, 26 - 50 cm, 50 cm - 1 m, > 1 m; sur la base des résultats obtenus, un indice de complexité structurale de la végétation résiduelle a été calculé pour les pâturages et les estivages;

- type d'entretien ou d'exploitation; pour les pâturages et les estivages : charge en bétail, types et quantité d'engrais épandus. Ces renseignements ont été recueillis, dans la mesure du possible, auprès de l'exploitant de la surface étudiée. En cas de non réponse ils ont été rassemblés dans les comptes rendus des enquêtes effectuées entre 1979 et 1984 dans le canton par l'Office fédéral de l'agriculture (Cadastre alpestre suisse, 1988). En ce qui concerne la charge en bétail<sup>2</sup>, ces renseignements sont suffisamment fiables pour 31 pâturages ou estivages sur 68; en ce qui concerne le type et la quantité d'engrais épandus (fumier, lisier ou engrais chimiques), ces renseignements ne sont pas assez précis pour permettre une analyse comparative de nos résultats en fonction de cette variable.

En fonction de la surface inventoriée, un nombre variable de relevés phytosociologiques partiels (sans graminées ni cypéracées) de 1m<sup>2</sup>, choisis au hasard, ont été effectués dans chaque milieu à chaque passage. Sur la base de ces relevés, un indice floristique, oscillant entre 1 et 6, a été déterminé pour chacun d'eux. Un indice de 6 signifie que le pourcentage de plantes caractéristiques de milieux amendés ou eutrophes est < 10; un indice de 1 signifie que ce pourcentage est > à 90; les classes intermédiaires étant les suivantes: 5: 76 à 90%; 4: 51 à 75%; 3: 26 à 50%; 2: 11 à 25%.

Les relevés fauniques effectués dans les pelouses, dans les prairies, dans les pâturages et dans les estivages ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSPLAN, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Les résultats de ces analyses sont présentés à la fig. 1.

#### APPROCHE FAUNIQUE GLOBALE

87 espèces, 78% de la faune régionale (GONSETH, 1991), ont été répertoriées au moins une fois dans les 140 milieux retenus. Parmi ces 87 espèces, 15 sont menacées à l'échelle nationale et 25 sont menacées à l'échelle régionale (GONSETH, sous presse). Si les chiffres présentés sont uniquement fondés sur les observations faites grâce aux méthodes décrites au chapitre précédent, le nombre de sites prospectés est suffisant pour pouvoir affirmer que les résultats obtenus reflètent bien la faune potentielle actuelle des herbages de la région.

Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 22 qui forment ensemble le peuplement minimal<sup>3</sup> des herbages du Jura neuchâtelois (par ordre de fréquence décroissant): *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus*, *Pieris rapae*, *Pieris napi* et *Polyommatus icarus*, les plus fréquentes (FR > 60%) et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%), *Aglais urticae*, *Melanargia galathea*, *Aphantopus hyperanthus*, *Ochlodes venatus*, *Anthocharis cardamines*, *Spialia sertorius*, *Inachis io*, *Thymelicus sylvestris*, *Gonepteryx rhamni*, *Mesocidalia aglaja*, *Cyaniris semiargus*, *Pieris brassicae*, *Lysandra coridon*, *Erebia medusa*, *Colias hyale*, *Lycaena hippothoe* et *Cynthia cardui*.

Ces résultats d'ensemble cachent certaines différences entre les types de milieux considérés. Une première distinction peut être faite entre milieux pâturés et milieux non pâturés (fauchés ou abandonnés).

<sup>2</sup> La charge en bétail est exprimée en UGBN, nombre d'UGB pour 100 jours de pâture; elle est évaluée à partir des équivalences suivantes : jument suitée : 2 UGB; vache : 1 UGB; génisse > 2 ans : 4/5 UGB; génisse de 1 à 2 ans : 3/5 UGB; veau : 1/3 UGB (voir Cadastre alpestre suisse 1988)

<sup>3</sup> Cette notion est bien entendu théorique. Elle permet toutefois d'estimer si un herbage donné présente une faune nettement sous optimale (pauvreté plus grande) ou relativement diversifiée (plus grande richesse)



### Pâturages et estivages

Sur la base des fréquences calculées des 83 espèces observées dans les pâturages ou dans les estivages, il est possible d'en isoler 29 qui forment ensemble leur peuplement minimal: aux 22 espèces susmentionnées s'ajoutent quelques compagnes régulières (FR > 30%), *Erebia ligea*, *Cupido minimus*, *Hesperia comma*, *Lasiommata maera*, *Erebia euryale* et *Colias alfajariensis*.

Les espèces suivantes ont été essentiellement observées dans ce type de milieu (FR > 70% du nombre total d'herbages où l'espèce était présente; espèces très rares non comprises): *Hesperia comma*, *Plebicula dorylas*, *Lasiommata maera*, *Erebia euryale*, *Colias alfajariensis*, *Clossiana euphrosyne*, *Mellicta parthenoides*, *Thymelicus lineolus* et *Aricia agestis*.

### Prairies de fauche et pelouses abandonnées

Sur la base des fréquences calculées des 78 espèces observées dans les prairies de fauche ou dans les pelouses abandonnées, il est possible d'en isoler 18 qui forment ensemble leur peuplement minimal: *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus*, *Pieris rapae*, *Polyommatus icarus*, les plus fréquentes (FR > 60%) et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%) *Aglais urticae*, *Melanargia galathea*, *Aphantopus hyperanthus*, *Ochlodes venatus*, *Anthocharis cardamines*, *Inachis io*, *Thymelicus sylvestris*, *Gonepteryx rhamni*, *Pieris brassicae*, *Lysandra coridon*, *Colias hyale* et *Lycaena tityrus*.

Les espèces suivantes ont été essentiellement observées dans ce type de milieu (FR > 70% du nombre total de prairies où l'espèce était présente; espèces très rares non comprises): *Leptidea sinapis*, *Brintesia circe*, *Coenonympha arcania*, *Plebicula thersites* et *Erebia aethiops*.

Le tab. 1 apporte quelques renseignements complémentaires pour une classification un peu plus fine des différents milieux étudiés. Les chiffres proposés dans ce tableau ne représentent, compte tenu des méthodes d'échantillonnage qui ont été retenues, que des estimations semi-quantitatives comparatives qui ne sont pas assimilables à des évaluations réelles des effectifs des populations présentes. Leur

Tab.1: Moyennes de quelques variables par type d'exploitation.

NFL: indice floristique ALT: altitude NSP: nombre d'espèces de papillons NSF: nombre d'espèces de plantes %GR: pourcentage d'espèces exploitant des graminées %LEG: exploitant des légumineuses N: nombre de sites IN/HA: nombre d'individus par hectare INS/HA: idem pour les espèces peu mobiles

Type d'exploitation	NFL	ALT	NSP	NSF	IN/HA	INS/HA	%GR	%LEG	N
Pâturages et estivages	5 - 6	1027	24	52	83	74	38	30	15
	4	1022	17	48	74	64	45	23	43
	1 - 3	926	14	27	35	27	47	22	6
Prairies de fauche	5 - 6	735	18	42	147	135	43	27	8
	4	663	12	32	118	97	45	26	12
	1 - 3	910	4	16	16	12	62	21	15
Prairies et pelouses partiellement fauchées	5 - 6	762	21	47	224	194	42	27	8
	4	914	16	43	43	23	52	25	4
Pelouses abandonnées	5 - 6	870	24	47	207	181	39	36	19
	4	889	17	52	129	98	48	32	8

unique intérêt est l'isolement de certaines tendances générales. Ces premiers résultats appellent quelques commentaires.

A qualité floristique égale, la richesse faunique des différents milieux étudiés (exprimée en nombre d'espèces) est sensiblement la même pour les pâturages ou les estivages, les prairies partiellement fauchées et les pelouses abandonnées. Le cas des prairies de fauche est légèrement différent: leur peuplement moyen est non seulement régulièrement plus pauvre, mais la diminution du nombre d'espèces présentes, parallèle à l'appauvrissement de la flore, est plus forte. Ce fait est essentiellement imputable au type d'exploitation normal des prairies de fauche de la région: souvent amendées pour en améliorer le rendement, elles voient leur végétation croître rapidement ce qui permet un premier fauchage très précoce (mai en plaine, juin en montagne) et la réalisation d'une à deux coupes supplémentaires durant la saison selon l'altitude et les conditions climatiques (en montagne les prairies de fauche permettent rarement plus de deux coupes annuelles suivies d'une pâture de la repousse en automne). Ce type d'exploitation a deux incidences: banalisation de la flore (et ainsi disparition de nombreuses plantes-hôtes des chenilles) et impossibilité pour la plupart des espèces de papillons qui pourraient encore y vivre de boucler leur cycle complet entre deux fauches. Il est intéressant de constater à cet égard que les espèces monovoltines sont systématiquement absentes des prairies les plus banales (qui sont les plus fréquentes) et que, dans la majorité des cas, seules quelques espèces plurivoltines à cycle très court (3 à 4 générations annuelles) et quelques espèces extrêmement mobiles y ont été observées.

A qualité floristique égale, le nombre moyen d'individus observés par hectare est beaucoup plus faible dans les milieux pâturés que dans l'ensemble des autres types de milieu. L'apparente contradiction entre cette constatation et celle émise au paragraphe précédent s'explique toutefois aisément. La pâture, qui débute généralement en même temps voire même avant la première coupe des prairies, agit comme un «fauchage progressif». Son effet, s'il est insuffisant pour faire disparaître en une fois l'ensemble des pieds des différentes plantes présentes (ce qui peut permettre à certaines espèces de papillons à cycle «long» de se maintenir), est par contre suffisant pour en diminuer rapidement le nombre (ce qui entraîne une limitation du nombre d'individus pouvant parvenir à maturité). A ce premier effet se greffe bien entendu le piétinement du bétail susceptible de détruire de nombreuses chenilles et chrysalides puisque le développement larvaire et la nymphose de la plupart des espèces de papillons des milieux ouverts se passent au sein de la strate herbacée.

La baisse de la qualité floristique de chaque type de milieu est liée non seulement à une baisse de leur richesse faunique, mais aussi à une modification de la composition même de leurs peuplements, traduite par une augmentation de la proportion d'espèces qui exploitent des graminées (>> 40% du nombre d'espèces sédentaires ou peu mobiles) et par une baisse de la proportion de celles qui exploitent des légumineuses (<< 30% du nombre d'espèces sédentaires ou peu mobiles). Cette constatation reflète bien les effets de l'intensification des pratiques agricoles, et notamment de l'apport d'engrais, dans les herbages de la région - explosion des graminées, raréfaction de la plupart des autres espèces de plantes - effets d'autant plus marqué que cet apport est important.

#### TRI DES RELEVÉS (TWINSPAN)

Nous avons renoncé à énumérer les 140 sites étudiés dans la fig. 1 présentant les résultats de ces analyses. Cette énumération a été remplacée par les valeurs

LES LÉPIDOPTÈRES DIURNES DES PÂTURAGES, PELOUSES ET PRAIRIES

Tab. 2: caractéristiques des sites étudiés.

PARC: numéro de parcelle; LOC: nom du site; ALT: altitude; EXPO: exposition; SRFET: surface étudiée; SRFTOT: surface totale; PEN: pente moyenne; PMX: pente maximale; RBV: recouvrement des buissons; RBO: recouvrement des massifs boisés; UGBN: charge en bétail; UTIL: type d'exploitation; FAUC: fauche; PATU: pâture; FAPA: fauche partielle; FPAT: fauche et pâture; PPAR: pâture partielle; nsp: nombre d'espèces de papillons; sed: nb. d'espèces sédentaires; NCO: nb. d'espèces de plantes à fleurs; NF: flore floristique; adt: nb. d'individus (toutes les espèces de papillons); ads: nombre d'individus (espèces sédentaires).

PARC	LOC	ALT	EXPO	SRFET	SRFTOT	PEN	PMX	RBV	RBO	UGBN	UTIL	nsp	adt	sed	eds	NCO	NF
17	Côte-aux-Fées	1000	SO/O	34470	175000	29	37	4.2	1.9		PATU	38	300	33	282	76	4
117	Locle	1225	SE	24500	175000	12	15	0	6.6	39.4	PATU	10	90	5	17	46	4
15	Côte-aux-Fées	1000	SE	17000	17000	85	120	4	10		SANS	33	227	27	207	42	5
226	Cemier	1300	S	20300	20300	55	85	5	29		FPAR	19	114	10	26	73	4
253	Chassera	1405	SE	40000	620000	38	64	0	0	94.8	PATU	20	104	13	47	70	4
254	Chassera	1425	NE	58750	620000	58		0.5	0	94.8	PATU	14	109	9	71	67	4
2	Tête de Ren	1370	SE	21275	685000	26		5.7	0	88.3	PATU	15	123	13	110	63	4
3	Tête de Ran	1380	E/SE	83050	685000	48	75	3	11	89.3	PATU	33	713	24	620	79	4
224	Fontaines	1360	S	33700	293000	44	47	1.1	2	46.1	PATU	17	115	12	59	80	5
252	Chassera	1470	SE	1E+05	230625	45	50	0	9.3	15.5	PATU	28	333	19	225	72	4
1	Tête de Ren	1370	SE	15375	19375	44	47	6.2	32		SANS	28	330	23	298	70	5
62	Brévine	1085	SE	59875	143000	15	32	8.1	27		PATU	34	386	24	266	72	4
63	Brévine	1085	SE	75850	166000	32		3.1	14		PATU	37	365	28	265	85	4
225	Fontaines	1335	S	20000	65000	38	43	3	0	10.1	PATU	16	95	12	37	54	5
416	Enges	1230	S	8850	10000	14	17	18	0		PATU	16	44	14	28	54	5
56	Bayards	1040	S	57050	210900	13	19	2.2	1.5		PATU	25	171	20	162	56	5
59	Bayards	1055	S	31600	31600	13	15	7.2	2.3	5.9	PATU	29	219	24	206	58	5
60	Bayards	1080	S	1E+05	108600	12	25	0.6	0		PATU	24	227	20	213	47	5
61	Bayards	1055	S	41775	205825	8	25	1.5	4.6		PATU	14	82	10	73	49	4
447	Bayards	1025	SE/SO	11425		16	28	3.4	0		PATU	22	72	17	65	46	5
219	Montalchez	1405	S/SE	47614	525000	26	35	1.7	4.6	80	PATU	25	182	17	122	74	5
220	Montalchez	1380	S/SO	20125	23000	19	21	11	0	4.2	PATU	19	96	15	43	57	5
218	Montalchez	1375	SE	14850	14850	15	23	27	0		SANS	33	225	25	199	78	5
221	Montalchez	1345	S/SO	13675	65000	25		13	0	0.7	PPAR	26	184	21	86	80	5
222	Montalchez	1340	SE	3600	3800	20		35	0		SANS	19	142	15	77	62	5
35	Cachol	1055	SE	17175	100000	37	45	2.5	0		PATU	30	192	23	178	57	4
56	Boveresse	1140	PLAT	41575	205000	0	0			31	SANS	28	502	24	481	71	5
57	Boveresse	1130		31875	156000				9.8	20.6	SANS	23	218	18	210	68	4
27	Couvet	1125	S/SE	27400	90800	41	52	7.7	13	8.7	PATU	40	1593	32	1532	69	4
28	Couvet	1115	SE	13175	154000	42	46	5.6	19	27.2	PATU	33	306	28	287	58	4
30	Couvet	1140	S/SE	23400	90800	40	53	1.5	0	8.7	PATU	30	1081	23	1063	46	5
420	Côte-aux-Fées	985	N/NO	18450	217000	24	39	0.2	0	35.6	PATU	25	113	19	97	54	4
11	Côte-aux-Fées	1010	SE	17275	94000	35	47	0	0	18	PATU	13	79	10	71	47	4
144	Côte-aux-Fées	1030	SE	16125	157000	37	37	3.9	0	22.9	PATU	22	78	19	75	23	3
13	Côte-aux-Fées	1005	NE/NO	8825	323000	5	29	0	0	48.7	PATU	18	82	14	76	46	4
14	Côte-aux-Fées	1060	SE/NO	9650	15000	44	44	3.7	0	2.4	PATU	28	251	23	238	52	4
10	Côte-aux-Fées	1010	S/SE	6500	6500	47	47	0	0		FPAR	24	304	20	288	40	5
229	Brévine	1150	N/NO	28000	28000	14	18	0.4	2		PATU	11	30	5	14	42	4
406	Cheumont	1145	PLAT	12709		0	0	3.7	19		PATU	15	29	12	19	69	4
412	Chaumont	1130	SE	3016		13		0	0		PATU	9	10	8	9	22	4
442	Bayards	945	N	11300		41	52	5.8	0		PATU	13	33	10	28	51	4
230	Brévine	1130	N/NO	15250		4	8	2.3	20		PATU	15	60	8	46	48	4
227	Fontaines	1300	SE	3100	3100	32	40	9.4	0		SANS	18	80	11	40	65	4
245	Cemier	1155	N/NO	28000	294000	27		12	0	58.3	PATU	6	11	2	5	41	4
33	Cachol	1050	PLAT	13200		0	0	0	0		FAUC	5	21	3	18	6	1
244	Montalchez	1340	PLAT	4800		0	0	0	0		FAUC	7	18	3	11	20	3
434	Rochelort	1165	PLAT	6500		0	0	0	0		FAUC	2	28	2	28	13	1
119	Locle	1240	SE	22125	161000	17	20	0	25	29.5	PATU	5	11	3	5	28	4
121	Locle	1260	PLAT	31375	31375	0	0	0	0		FAUC	4	7	2	3	23	3
123	Cheux-de-Fonds	1260	PLAT	30150		0	0	0	0		FAUC	2	5	1	4	11	1
211	Collrane	770	N	5100	7950	44	48	3.6	0		PATU	14	33	7	21	29	3
339	Velangin	735	N	4800		29	29	0	0		PATU	9	55	6	48	34	4
335	Boudevilliers	800	PLAT	4300	13200	0	0	0	0		FAUC	4	45	3	44	9	2
465	Boudevilliers	785	PLAT	500	500	0	0	0	0		FAUC	4	137	3	134		
370	Lignières	820	SE/E	1425	1425	20	20	14	0		SANS	10	57	6	48	47	4
7	Valangin	685	E/NE	18257		32	55	0	0		PATU	12	172	10	168	43	4
53	Engolton	895	S/SE	3425	60000	29	38	0.2	0	18.1	PATU	10	57	7	52	26	4
98	Vaumarcus	590	O/SO	15000	15000	55	60	0	0		PATU	11	54	4	36	35	4
89	Vaumarcus	560	S/SE	4000	29000	33	47	3	1.7		PATU	14	72	9	64	48	4
310	Enges	790	SO	2275		25	27	0	0		PATU	7	20	5	18	20	3
313	Enges	780	SE	2400	2400	27	33	0	0		PATU	9	51	8	80	12	5
336	Boudevilliers	750	E/SE	20150		17	35	0	0		FPAT	18	129	12	103	60	4



moyennes de certaines variables susceptibles d'expliquer les regroupements réalisés, soit, par ordre d'apparition : nombre de sites (par catégorie), altitude, nombres totaux d'espèces et d'individus recensés, nombres d'espèces et d'individus recensés (espèces peu mobiles), nombre de plantes à fleurs observées, indice floristique moyen et indice de complexité de la structure spatiale du milieu. Cette analyse a été effectuée deux fois : en tenant compte de toutes les espèces (non figurée) puis en éliminant les espèces les plus mobiles (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Pieris rapae*, *Vanessa atalanta*; fig. 1).

La variable environnementale qui ressort le plus nettement de ces analyses est l'altitude : pour les pâturages ou les estivages comme pour les prairies fauchées ou abandonnées, la plupart des milieux situés à plus de 1000 m. d'altitude se différencient nettement de ceux situés à une altitude inférieure. Si la présence, le long de l'Arc jurassien, d'espèces strictement ou essentiellement collinéennes (*Coenonympha arcania*, *Fixsenia pruni*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclides podalirius*, *Quercusia quercus*, *Satyrrium acaciae*...) à côté d'espèces strictement montagnardes (*Erebia euryale*, *Erebia meolans*, *Lasiommata petropolitana*, *Pteris bryoniae*...) est une évidence, il est toutefois intéressant de constater que, dans le Jura neuchâtelois, le statut de certaines espèces, connues pour leur large amplitude altitudinale, semble s'être modifié depuis le début du siècle. En effet, des espèces comme *Hesperia comma*, *Lycaena virgaureae*, *Plebicula dorylas* ou *Pyrgus alveus*, signalées aussi bien en plaine qu'en montagne par DE ROUGEMONT (1904), sont aujourd'hui essentiellement confinées à des milieux ouverts de moyenne et haute altitude. Leur présence dans un relevé donné accuse donc son caractère «montagnard». Cette tendance, nette pour les cas qui viennent d'être mentionnés, est aussi sensible pour d'autres espèces : *Mellicta athalia*, qui se rencontre aussi bien en plaine qu'en montagne (mais extrêmement rarement dans des milieux identiques à ceux de *M. parthenoides*; elles s'excluent d'après LSPN, 1987), est, selon nos observations, la seule espèce du genre sur le littoral neuchâtelois ; *Limenitis camilla* s'observe aujourd'hui le plus souvent dans ou aux abords immédiats de la chênaie pubescente (GONSETH, 1993); *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io* et *Vanessa atalanta*, espèces très mobiles susceptibles de se reproduire à peu près partout, sont particulièrement abondantes à moyenne et haute altitude, à certaines périodes de l'année du moins, comme nous l'avons déjà souligné (GONSETH, 1992a).

L'étude de l'arbre dichotomique de la fig. 1 permet de tirer certains enseignements complémentaire.

De manière générale, la complexité de cet arbre, indice de différences fines entre les peuplements des milieux étudiés, est imputable aux observations irrégulières ou même très ponctuelles de nombreuses espèces qui sont ainsi devenues autant d'espèces différentielles. Si une telle constatation peut être le fruit d'un problème d'échantillonnage (il est certain que 4 passages annuels ne permettent pas d'affirmer que les relevés effectués dans chaque milieu sont exhaustifs), l'ampleur du phénomène est telle, qu'elle traduit, à notre sens, le morcellement important de leur aire de distribution régionale et le caractère aléatoire de la répartition de leurs populations. Si pour des espèces très rares et/ou dont les exigences écologiques sont très particulières (*Lasiommata petropolitana*, *Maculinea nausithous*, *M. rebeli* par exemple), ce fait peut être considéré comme normal, il n'en va pas de même pour des espèces plus «plastiques», telles *Aricia agestis*, *Brenthis ino* (présente aussi bien dans les Mégaphorbiées que dans certaines pelouses sèches dans le Jura), *Coenonympha glycerion*, *Eurodryas aurinia*, *Lysandra coridon*, *Maculinea arion*, *Melitaea diamina*, *Mellicta parthenoides* ou *M. athalia*, *Plebicula dorylas*, *Satyrrium*

*spini*... qui, comme nous l'avons personnellement constaté dans le Jura français (Vallée de la Loue; région de Rémoray), peuvent être observées dans les mêmes milieux ou dans des milieux adjacents. Deux causes complémentaires sont vraisemblablement à l'origine de cette distribution particulière des espèces: les milieux encore favorables aux papillons diurnes, même les plus riches, sont trop petits ou/et subissent une trop forte pression pour permettre le maintien de l'ensemble des espèces qui pourraient théoriquement y vivre; ces mêmes milieux sont trop isolés (éclatement généralisé des macrostructures paysagères favorables aux papillons diurnes en petits éléments dispersés) pour permettre l'échange régulier d'espèces entre leurs peuplements respectifs.

A qualité égale, il n'existe pas, d'après cette seule analyse, de différences très nettes entre les peuplements des différents types de milieux retenus; en d'autres termes, certains pâturages gras peuvent présenter des peuplements assez similaires à ceux de certaines prairies de fauche intensives; certains pâturages maigres extensifs peuvent présenter des peuplements assez similaires à ceux de certaines prairies sèches. Soulignons toutefois que 84% des prairies de fauches étudiées (31 sur 37), qu'elles soient collinéennes ou montagnardes, présentent des peuplements lépidoptérologiques nettement sous optimaux (nombre moyen d'espèces sédentaires < 10) et qu'à l'inverse, 77% des herbages abandonnés (28 sur 35), présentent des peuplements lépidoptérologiques plus diversifiés (nombre moyen d'espèces sédentaires >> 10).

Quel que soit l'étage altitudinal considéré, les herbages profondément dégradés se dissocient rapidement de l'ensemble des autres milieux; les prairies artificielles, les prairies grasses et les pâturages gras collinéens et de moyenne montagne sont généralement caractérisés par l'absence de toute diversité structurale (pente faible, absence de buissons, de massifs boisés, de roches affleurantes) et par une flore très pauvre en espèces; leurs peuplements lépidoptérologiques ne recèlent au mieux que quelques espèces sédentaires dont les exigences écologiques sont très faibles. L'ensemble des herbages dégradés à tendance montagnarde sont rassemblés dans un groupe de relevés dont les composantes indiquent un profond déséquilibre des peuplements: forte dominance d'espèces exploitant des graminées, rareté extrême ou absence totale d'espèces exploitant des légumineuses ou d'autres familles de plantes.

Quel que soit l'étage altitudinal considéré, la complexité de la structure spatiale des milieux étudiés joue un rôle non négligeable dans la composition de leurs peuplements lépidoptérologiques, certaines espèces étant visiblement liées, dans le Jura neuchâtelois du moins, à certains éléments structuraux: *Erebia meolans*, forte pente et roche affleurante; *Parnassius apollo*, roche affleurante; *Erebia ligea*, *E. euryale*, massifs boisés; *Iphiclides podalirius*, *Satyrium spini*, buissons par exemple. Soulignons toutefois que composition et richesse d'un peuplement ne sont pas synonymes, des milieux homogènes de qualité pouvant abriter un grand nombre d'espèces.

#### CORRELATIONS

Afin de compléter les résultats obtenus par ces premières analyses, nous avons effectué, pour les pâturages et les estivages d'une part et pour les prairies et les pelouses sèches d'autre part, certains calculs de corrélation entre diverses variables environnementales et les nombres d'espèces et d'individus observés (tab. 3).

Tab. 3 : corrélations entre variables environnementales et nombre d'espèces et d'individus observés.  
 N : nombre d'échantillons ; R2 : coefficient de corrélation.

VARIABLES COMPAREES	N	R2	%	RESULTAT
<b>Pâturages et estivages</b>				
nb. espèces papillons / nb. espèces plantes	65	0.476	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons (peu mobiles) / nb. espèces plantes	65	0.427	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus) / nb. espèces plantes	65	0.435	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus, sp. peu mobiles) / nb. espèces plantes	65	0.335	< 1	très significatif
nb. espèces de plantes / surface étudiée	65	0.319	< 5	significatif
nb. espèces papillons / surface étudiée	65	0.247	< 5	significatif
nb. espèces papillons peu mobiles / surface étudiée	65	0.190	> 5	non significatif
ln(nb. individus) / surface étudiée	65	0.258	< 5	significatif
ln(nb. individus, sp. peu mobiles) / surface étudiée	65	0.195	> 5	non significatif
nb. espèces papillons / diversité végétation résiduelle	64	0.331	< 1	très significatif
ln(nb. individus) / diversité végétation résiduelle	64	0.336	< 1	très significatif
(nb. individus, sp. peu mobiles) / diversité vég. résiduelle	64	0.282	< 5	significatif
charge par hectare / surface étudiée	31	0.216	> 5	non significatif
charge par hectare / surface totale	31	0.159	> 5	non significatif
charge par hectare / nb. espèces papillons	31	0.413	< 5	significatif
charge par hectare / ln(nb. individus)	31	0.542	< 1	très significatif
charge par hectare / ln(nb. individus, sp. peu mobiles)	31	0.475	< 1	très significatif
<b>Prairies de fauche, abandonnées et pelouses sèches</b>				
nb. espèces papillons / nb. espèces plantes	72	0.616	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons peu mobiles / nb. espèces plantes	72	0.559	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus) / nb. espèces de plantes	72	0.539	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus, espèces peu mobiles) / nb. sp. plantes	72	0.424	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons / surface étudiée	72	0.022	> 5	non significatif
ln(nb. individus) / surface étudiée	72	0.008	> 5	non significatif

Pour les prairies de fauche, les prairies abandonnées et les pelouses sèches, le lien entre la qualité et la richesse de la flore et la diversité des peuplements lépidoptérologique est évident. Les prairies grasses et artificielles, dont la flore est très pauvre quelque soit l'altitude considérée, n'abritent qu'un très faible nombre d'espèces de papillons: à basse altitude, *Colias hyale*, *Pieris rapae* et *Polyommatus icarus* parfois associées à quelques itinérantes telles *Aglais urticae*, *Issoria lathonia*, *Lycaena phlaeas*, *Pieris brassicae*, *P. napi* qui exploitent, avant la fauche, les rares plantes nectarifères qui s'y trouvent (GONSETH, 1992b); en montagne, *Erebia medusa* et *Polyommatus icarus* associées à ces mêmes itinérantes (*Issoria lathonia* et *Lycaena phlaeas* y sont toutefois plus rares). Les prairies de l'*Arrhenaterion*, subissant 2 coupes annuelles au maximum, qui présentent une flore un peu plus diversifiée, peuvent abriter, en plaine comme en montagne, certaines espèces complémentaires: *Cyaniris semiargus*, *Lycaena tityrus*, *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus* associées, dans le meilleur des cas (pelouses tendant vers le *Mesobromion*) à *Melanargia galathea* et *Lycaena hippothoe*. Dans tous ces types de prairies, il suffit d'un fauchage retardé (août) pour assister à l'explosion des populations de deux espèces dont les chenilles se nourrissent de graminées: *Aphantopus hyperanthus* et *Maniola jurtina* (cf. tab.2, parcelle 465); ces deux espèces sont donc aussi très abondantes dans les prairies abandonnées depuis plusieurs années quelque

soit la qualité de leur flore. La majorité des espèces de papillons sont évidemment confinées dans les lambeaux de pelouses sèches, abandonnées ou fauchées, qui subsistent encore dans la région. Toutefois, un fauchage de prairies maigres ou mésotrophes effectué précocement (mai, juin), peut avoir des conséquences dramatiques sur leurs peuplements lépidoptérologiques: la plupart des espèces qui pourraient théoriquement y vivre sont en effet éliminées ou ne peuvent subsister qu'en population dont les effectifs sont très faibles (parcelles 288, 290, 319 par exemple; voir aussi GONSETH, 1992a).

Pour les pâturages et les estivages le lien existant entre la qualité et la richesse de la flore (exprimée en nombre d'espèces) et la diversité des peuplements lépidoptérologiques est aussi nette que pour les prairies et les pelouses. Un fait pondère toutefois cette constatation puisque ces mêmes variables sont aussi corrélées à la surface étudiée. Richesse floristique, diversité faunique et surface ne sont donc pas, du moins apparemment, des variables indépendantes. Si la relation existant entre diversité spécifique et surface est une notion bien connue en écologie (voir BLONDEL, 1979 notamment), il ne faut pas en tirer ici de conclusions trop hâtives. En effet, cette relation n'est valable que si les milieux comparés sont identiques (à qualité égale un milieu de grande surface est plus riche en espèce qu'un milieu de surface plus petite). Or, dans ce cas précis, l'identité entre les pâturages et les estivages étudiés n'est que conceptuelle (liée à leur mode d'exploitation) et ne recouvre en fait aucune réalité biologique: certains présentent une grande diversité structurale, d'autres sont très homogènes; certains sont exploités très intensivement, d'autres extensivement; certains sont amendés sur toute leur surface, d'autres partiellement ou pas du tout... La raison de cette relation doit donc être trouvée ailleurs. Elle est, à notre sens, liée à notre méthode d'échantillonnage: les pâturages permanents de moyenne altitude ne présentent pratiquement aucune diversité structurale (pas de haie, ni de massifs boisés ou de roche affleurante, pente faible à moyenne) et sont généralement très intensivement exploités. Comme les résultats fauniques obtenus dans ce type de milieu plafonnent rapidement, il n'est pas indispensable d'en étudier une très grande surface pour obtenir une idée objective de la composition de leurs peuplements lépidoptérologiques. Dans notre échantillonnage les surfaces de pâturages permanents retenues sont ainsi systématiquement faibles. A l'inverse, les estivages montagnards présentent généralement une forte diversité structurale (présence de massifs boisés, de buissons, de roche affleurante, alternance de zones de forte et de faible pente). Il est ainsi indispensable d'en étudier une grande surface pour obtenir une vision objective de leurs peuplements lépidoptérologiques. Dans notre échantillonnage les surfaces d'estivages retenues sont ainsi systématiquement grandes. Toutefois, la microdistribution des espèces dans de tels milieux n'étant pas homogènes (les zones de pentes faibles, engraisées naturellement ou chimiquement et fortement broutées n'abritent souvent pas plus d'espèces que les pâturages permanents), la surface réellement colonisée par les papillons est donc plus faible que celle qui a été étudiée et retenue dans ces calculs. En conclusion, la relation surface/diversité faunique et floristique qui émanent du traitement de nos résultats est sans doute surestimée, ce qui ne nous permet pas de retenir la surface comme variable explicative importante des différences existant entre les peuplements des milieux étudiés.

Pour les pâturages et les estivages, il existe une corrélation très significative entre l'indice de complexité de leur végétation résiduelle (diversité cumulée du recouvrement et de la stratification de la végétation restant sur pied en fin de saison après le passage du bétail) et la diversité de leurs peuplements lépidoptérolo-

giques. Cette variable est intéressante car elle exprime la pression réelle du bétail sur la surface étudiée. Toutefois, un indice élevé de cette variable peut exprimer deux choses très différentes: la pression du bétail est faible, l'exploitation du milieu est donc extensive (ce qui est favorable aux papillons diurnes en général); la nature du fourrage est telle (très forte proportion de dactyle par exemple), que le bétail refuse de le brouter (ce qui n'est favorable qu'à quelques espèces seulement, telles *Aphantopus hyperanthus* ou *Maniola jurtina* par exemple). En outre, comme nous avons pu le constater dans la parcelle 447, une forte charge en bétail (exprimée par un très faible indice de végétation résiduelle) peut être compatible avec le maintien d'un peuplement lépidoptérologique très intéressant si certaines conditions sont remplies: premier passage du bétail assez tardif (début juillet) et pas d'engraisement chimique.

La charge en bétail a, d'après nos résultats, une influence significative sur la richesse (exprimée en nombre d'espèces) des peuplements des milieux étudiés et une influence très significative sur le nombre d'individus présents. Le fait qu'aucune corrélation n'existe entre cette variable et les surfaces étudiée et totale des pâturages et estivages retenus exprime parfaitement la forte variabilité d'exploitation des herbages de la région et le manque de «règles» ou de «coutumes» en la matière. Soulignons que la charge en bétail, telle que nous l'avons estimée, exprime une valeur moyenne relative à la surface totale du milieu. Elle occulte donc complètement les variations ponctuelles de la pression du bétail en fonction des irrégularités du terrain par exemple (pression plus forte dans les zones de faible pente que dans les zones de forte pente), variations qui influencent beaucoup, comme nous l'avons déjà souligné, la micro distribution des papillons dans les milieux étudiés. La charge de 1.0 à 1.5 UGBN/ha qui, d'après nos calculs, est encore compatible avec une bonne diversité faunique des peuplements lépidoptérologiques des estivages et pâturages de la région (voir figs 2 et 3) ne correspond donc pas exactement à la charge effective des surfaces qui abritent réellement les papillons; en effet sur de telles surfaces la charge réelle doit être encore plus faible.

#### RECAPITULATION ET DISCUSSION

Un certain nombre de variables environnementales ou anthropogènes influencent, d'après nos résultats, la composition ou la diversité des peuplements lépidoptérologiques des herbages du Jura neuchâtelois. La hiérarchisation suivante de ces variables peut être faite.

*Altitude*: cette variable n'influence en rien la «valeur» ou la diversité des peuplements décrits; elle joue par contre un rôle important dans leur composition faunique respective.

*Type d'exploitation*: quelque soit le type de milieu concerné, les herbages abandonnés de basse ou moyenne qualité floristique abritent une faune lépidoptérologique plus diversifiée que ceux qui sont encore exploités; l'abandon soudain d'une surface se traduit rapidement par l'explosion des populations de certaines espèces.

*Fauchage*: la multiplication des fauchages ou un fauchage très précoce des herbages, quelque soit la qualité de leur flore, se traduisent par une baisse sensible de leur richesse et de leur diversité fauniques. A qualité égale, les milieux partiellement fauchés sont plus riches que les milieux intégralement fauchés.

*Pâtûre*: la pâtûre d'un herbage influence fortement le nombre d'individus présents; sous certaines conditions, cette variable ne se traduit toutefois pas par une

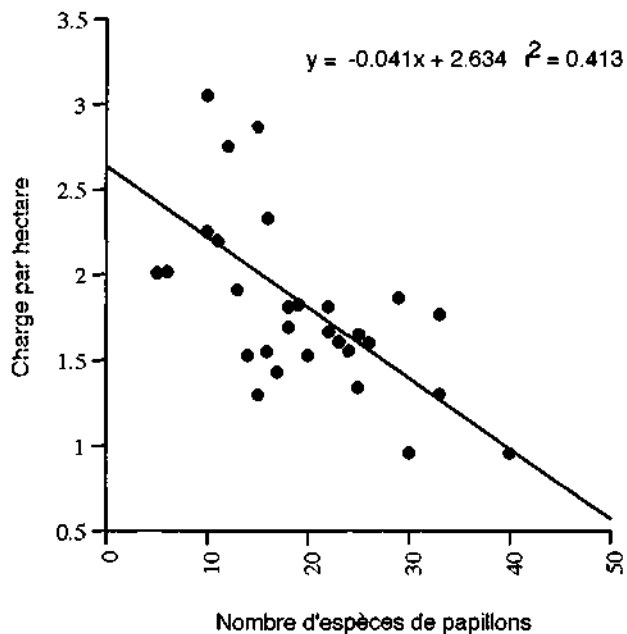


Fig. 2: Relation charge en bétail / richesse des peuplements lépidoptériques des pâturages étudiés.

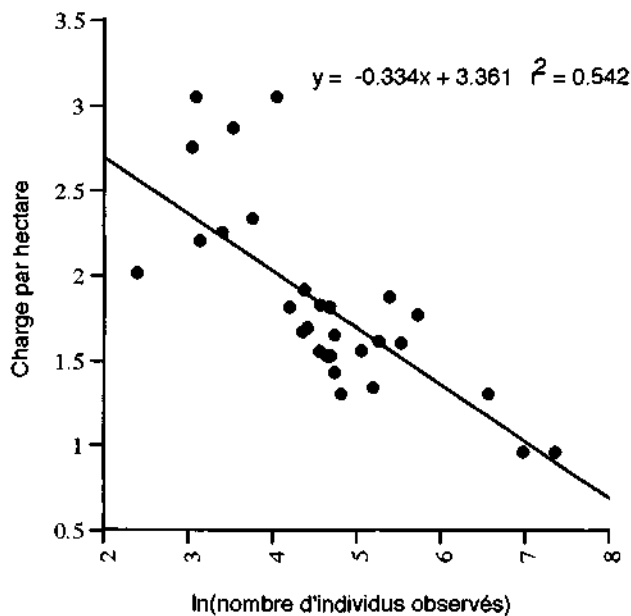


Fig. 3: Relation charge en bétail / nombre pondéré de papillons observés dans les pâturages étudiés.

baisse sensible du nombre d'espèces recensées; la charge en bétail a par contre une influence et sur la richesse faunique d'un herbage et sur le nombre d'individus qu'il abrite; la charge en bétail est une variable liée à la diversité structurale du milieu et l'indice de diversité de la végétation résiduelle exprime la variation ponctuelle de cette charge moyenne en fonction, par exemple, des irrégularités du terrain; un pâturage à faible indice de diversité de végétation résiduelle peut toutefois, s'il est pâturé tardivement et non engraisé, abriter une faune lépidoptérologique très intéressante.

*Qualité de la flore:* la qualité de la flore est généralement liée à la qualité globale des peuplements lépidoptérologiques des herbages de la région; toutefois, si un herbage de basse qualité floristique n'a aucune chance d'abriter une faune lépidoptérologique intéressante, un herbage de haute qualité floristique n'abrite pas forcément un peuplement lépidoptérologique diversifié, la présence de ce dernier dépendant de son mode d'exploitation.

*Complexité de la structure spatiale du milieu:* à qualité égale un milieu à haute complexité structurale est plus riche en espèces et en individus qu'un milieu homogène; un milieu homogène peut toutefois, sous certaines conditions, abriter un peuplement lépidoptérologique extrêmement intéressant.

*Variable géographique:* la question qui se pose est de savoir si l'existence d'une «variable géographique», exprimant un problème d'échantillonnage, n'influence pas nos observations de façon prépondérante. S'il est vrai que, pour des raisons pratiques évidentes, des milieux géographiquement proches ont été étudiés simultanément, les arguments suivants nous permettent d'affirmer que cette variable, si elle existe bel et bien, ne remet pas en causes nos principales conclusions:

- l'ensemble des calculs de corrélations qui ont été effectués ne s'attachent pas à la composition spécifique des peuplements (qui varie en effet spatialement), mais à des valeurs semi-quantitatives plus neutres (nombres d'espèces et d'individus, charge moyenne, complexité du milieu...)

- les parcelles 58, 59 et 447 appartiennent bien à la même unité géographique, mais les observations y ont été faites à deux ans d'intervalle et à des périodes de l'année sensiblement différentes. Leurs affinités fauniques n'expriment donc pas un travers d'échantillonnage mais une affinité objective imputable à d'autres variables (voir plus bas);

- l'ensemble des parcelles sises à plus de 1000 m. d'altitude dans la région de Chaumont sont rassemblées avec celles étudiées sur le littoral neuchâtelois. Ce regroupement n'est cependant pas imputable à un problème d'échantillonnage, mais plutôt à leur proximité et à leurs contacts étroits (par le biais de trouées forestières par exemple; voir GONSETH, 1993) avec les milieux les plus intéressants de la garide jurassienne (étage collinéen). Leurs peuplements lépidoptérologiques présentent ainsi certaines caractéristiques qui ne se retrouvent généralement pas dans ceux des herbages d'altitude similaire mais situés ailleurs dans le canton;

- enfin, si les règles générales d'exploitation de l'ensemble des herbages de la région sont assez homogènes, leur application peut varier localement et ceci sans doute autant pour des raisons pratiques (climatiques par exemple), qu'humaines (conformité sociale, coutumes ou expériences locales). La date et la durée de la première période de fauche des prairies varient fortement d'une région à l'autre en fonction des conditions climatiques: le cas le plus extrême que nous ayons constaté concerne l'ensemble des prairies de la vallée de la Brévine, dont le fauchage quasi simultané bouleverse fondamentalement, en quelques jours seulement, les conditions de vie des papillons de l'ensemble de la région. Une proportion importante des pâtu-

rages des Bayards appartenait, il y a quelques années encore, à une seule et même entité: le «communal des Bayards»; cette situation, assez rare dans le canton, était d'autant plus favorable aux Lépidoptères diurnes (les relevés faits dans les parcelles 58, 59, 60 et 447 l'attestent encore) que les surfaces concernées n'étaient pas amendées, ne subissaient qu'un entretien minimal (forte densité de buissons) et étaient parcourues en un seul bloc par le bétail; elle s'est toutefois radicalement modifiée peu avant la réalisation de nos observations avec le partage du communal en unités plus petites, chacune louée à un exploitant différent; l'amendement systématique de certaines surfaces (engrais chimiques; canon à lisier) et l'arrachage massif des buissons ont alors débuté (parcelles 58, 60, 61) et des différences entre la faune lépidoptérologique de ces parcelles sont déjà sensibles (appauvrissement très net de la parcelle 61 par exemple); il est ainsi à craindre que, si rien n'est entrepris rapidement, le caractère particulier des peuplements lépidoptérologiques de cette commune, primitivement dû à une pratique locale originale, ne disparaisse totalement.

Une variable assurément importante n'a pas pu être traitée de manière satisfaisante dans ce travail: la nature et/ou la quantité moyenne des engrais chimiques ou naturels épandus compatibles avec la survie de nombreux papillons diurnes (l'influence grossière de cette variable est toutefois exprimée par la qualité de la flore présente). Les remarques suivantes peuvent cependant être faites.

Tous les pâturages et les estivages dans lesquels nous sommes sûrs que des engrais azotés ont été épandus se sont révélés très pauvres en espèces et en individus, du moins dans les parties qui avaient été visiblement traitées; les engrais azotés doivent donc être absolument proscrits de milieux dans lesquels il est prévu de maintenir une faune lépidoptérologique même minimale.

Les pâturages et les estivages qui recèlent des surfaces non engraisées abritent, pour la plupart, une faune riche et diversifiée. Notons à ce sujet que les recommandations de l'Office fédéral de l'agriculture concernant l'épandage d'engrais sont claires: proscription de tout engraissement des herbages sur sol superficiel et aride ou très humide.

Certaines constatations faites sur le terrain, confirmées et complétées par les discussions que nous avons eues avec certains exploitants intéressés par nos travaux, méritent d'être soulignées. Le but initial de l'épandage d'engrais sur un pâturage est d'en augmenter la qualité fourragère en favorisant les légumineuses (dont certaines sont exploitées par les lépidoptères diurnes) et les graminées «tendres». Si l'épandage d'engrais chimiques se traduit bien, dans une première phase, par l'augmentation sensible de la proportion relative de ces plantes, il se traduit à terme (épandages répétés dans le temps et/ou excessifs), par une baisse de la proportion des légumineuses et par une augmentation très nette de la densité de graminées «dures» tel que le dactyle (*Dactylus glomerata*). Or cette plante, en conditions normales, est dédaignée par le bétail quand elle est mûre en raison de l'épaisseur et de la rigidité de sa tige (le dactyle est souvent la plante dominante des touffes de végétation résiduelle (refus) des pâturages engraisés). Ce fait a une incidence très néfaste sur le devenir de l'herbage concerné: en effet, dans la plupart des cas, plutôt que de sursoir à tout nouvel épandage d'engrais<sup>4</sup>, l'exploitant tend à parcelliser son pâturage (barrières électriques mobiles) pour obliger le bétail à consommer ce fourrage de basse qualité. La spirale ainsi engagée, en augmentant encore la pression sur le milieu, est bien entendu extrêmement défavorable aux Lépidoptères diurnes.

<sup>4</sup> Il n'est d'ailleurs pas sûr qu'à ce niveau de dégradation, l'abandon de l'épandage d'engrais se traduise rapidement par une amélioration sensible de sa flore.

## CONCLUSIONS

Les milieux ouverts exploités extensivement représentent assurément les milieux de prédilection de la majorité des espèces «prairiales» de Lépidoptères diurnes. Si l'intensification généralisée des pratiques agricoles ont touché de plein fouet ce groupe d'insectes, leurs effets sur les différentes espèces sont loin d'être homogènes. Les observations que nous avons faites dans la région (observations générales basées sur 10 ans de terrain, dont 6 très intensives), nous permettent de tirer les conclusions suivantes.

Un certain nombre d'espèces ne semblent pas avoir souffert fortement de cette évolution; il s'agit d'espèces pluri-voltines, susceptibles de coloniser l'ensemble des herbages de la région, qu'ils soient artificiels (prairies à *Trifolium* et *Lalium*) ou plus naturels (prairies grasses, pâturages gras), et/ou les cultures ouvertes; 6 espèces sont concernées: *Colias hyale*, *Papilio machaon*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Pieris rapae*, *Polyommatus icarus*.

Quelques espèces sont, dans la plupart des cas, exclues des prairies artificielles et des cultures, mais peuvent être observées dans la majorité des herbages naturels pâturés et/ou fauchés; de manière générale toutefois le nombre d'individus de leurs populations respectives diminue avec l'augmentation de la pression sur le milieu; les espèces concernées peuvent être bivoltines ou monovoltines et les plantes-hôtes de leurs chenilles sont des graminées; 8 espèces sont concernées: *Aphantopus hyperanthus*, *Coenonympha pamphilus*, *Erebia medusa* (plutôt en altitude, rare dans les pâturages), *Lasiommata maera* (la présence de roche apparente, un mur de pierre suffit, est toutefois indispensable), *Lasiommata megera* (colonise volontiers les terrains vagues, les friches), *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus*, *Thymelicus sylvestris*.

Ces deux groupes d'espèces ne sont pas menacés dans le canton.

Quelques espèces, fréquentes dans les pelouses maigres, peuvent encore être observées dans des prairies fleuries subissant un léger engraissement et au maximum 2 coupes annuelles (*Arrhenaterion*; prairies à marguerites et rhinanthès); de manière générale, ces espèces supportent assez mal la pâture et ne s'observent ainsi en nombre que dans les pâturages extensifs; 7 espèces sont concernées: *Cyaniris semiargus*, *Erynnis tages*, *Lycaena tityrus*, *Lycaena hippothoe*, *Lysandra bellargus*, *Melanargia galathea*, *Mesoacidalia aglaja*. Encore relativement communes dans la région, ces espèces sont toutefois «sur la corde raide»: une légère intensification des pratiques agricoles dans les herbages qu'elles colonisent se traduirait par une forte diminution du nombre de leurs populations.

La majorité des autres espèces prairiales observées dans le canton ont fortement souffert de l'intensification des pratiques culturales et doivent ainsi être considérées comme menacées. Ces espèces, qui ne colonisent que des herbages extensifs, peuvent être réparties en deux catégories:

- certaines d'entre elles ont des exigences écologiques compatibles avec la colonisation de milieux extrêmes (sol très superficiel, falaises rocheuses, éboulis) et/ou indépendants du domaine agricole (clairières naturelles par exemple); compte tenu de la grande diversité topographique du canton, ces espèces pourraient sans doute se maintenir en quelques populations isolées si les herbages extensivement exploités qui les abritent encore devaient encore se raréfier; une trentaine d'espèces sont concernées tels *Brintesia circe*, *Callophrys rubi*, *Erebia meolans*, *Hipparchia fagi*, *Hipparchia alcyone*, *Iphiclides podalirius*, *Lasiommata petropolitana*, *Lysandra coridon*, *Maculinea arion*, *Parnassius apollo*.

- les espèces dont les exigences écologiques ne sont compatibles qu'avec les conditions régnant dans les pelouses maigres mésophiles à sol profond sont sans nul doute les plus fortement menacées. Sans considérer celles que nous n'avons pas retrouvées dans le canton (voir GONSETH, 1991), c'est parmi ces espèces que se trouvent celles qui ont subi le plus net recul dans la région; 14 espèces sont particulièrement concernées: *Agrodiaetus damon*, *Clossiana dia*, *Fabriciana niobe*, *Glaucopsyche alexis*, *Melitaea cinxia*, *Plebejus argus*, *Pyrgus alveus*, toutes au bord de l'extinction, *Aricia agestis*, *Coenonympha glycerion*, *Lycaena virgaureae*, *Melitaea diamina* (colonise aussi certaines prairies humides), *Mellicta parthenoides*, *Plebicula thersites* et *Pyrgus malvae*.

Face à un tel constat, il est intéressant de comparer certaines recommandations faites aux agriculteurs (Cadastre de la production agricole) à leurs effets sur les peuplement de Lépidoptères diurnes.

Apports réguliers d'engrais sur les surfaces qui s'y prêtent	Cette règle, dans son application actuelle, a des effets extrêmement destructeurs : banalisation de la flore; augmentation de la fréquence des fauchages
Proscription de l'amendement des surfaces très arides et très humides	Cette recommandation, si elle était rigoureusement appliquée, serait très bénéfique pour la faune (et la flore)
Parcellisation des surfaces pâturées pour obliger le bétail à consommer le fourrage de basse qualité	Cette recommandation, qui est de plus en plus appliquée, est très néfaste pour la faune puisqu'elle augmente significativement la pression sur le milieu concerné
Arrachage systématique des buissons	Cette recommandation, appliquée à la lettre, diminue la diversité structurale du milieu et entraîne un appauvrissement de la faune; des excès peuvent en outre être constatés chaque année avec l'arrachage de surface importantes de haies et de grands bosquets et la destruction de nombreuses lisières forestières
Elimination systématique des «mauvaises plantes» ( <i>Cirsium</i> , <i>Carduus</i> , <i>Gentiana lutea</i> ..)	Cette recommandation, si elle n'a pas à elle seule d'effets importants sur les peuplements de papillons diurnes, diminue toutefois l'offre en plantes nectarifères du milieu; elle implique en outre l'emploi croissant d'herbicides dont les effets à long terme sont mal connus
Abandon des surfaces les moins productives	Ponctuellement et à court terme cette pratique a des effets bénéfiques sur la faune; elle a toutefois un effet pervers immédiat (augmentation de la pression sur les autres surfaces) et un effet négatif à long terme (avance de la forêt et diminution implicite de la surface prairiale utile aux papillons diurnes)

Notre propos n'est bien évidemment pas de condamner en bloc l'ensemble des pratiques agricoles actuelles. Nous sommes en effet conscients que la production de nourriture répondant aux besoins croissants de la population n'est pas envisageable sans impact sur les milieux naturels. Nous tenons toutefois à souligner que si la richesse globale de la faune lépidoptérologique du canton ne s'est pas beaucoup modifiée depuis le début du siècle, le nombre total des populations des espèces qu'il abrite encore s'est quant à lui fortement amoindri. Si rien n'est entrepris rapidement pour enrayer ce phénomène, ce ne sont pas moins des deux tiers de la faune de la région qui risquent de disparaître. Les solutions suivantes devraient être adoptées pour diminuer ce risque.

Mise sous protection ou négociation de contrats d'exploitation précis des dernières pelouses maigres mésophiles de la région. Ces pelouses ne doivent faire l'objet d'aucun amendement, qu'il soit naturel ou chimique, ne doivent subir qu'un fauchage annuel tardif, au plus tôt à la mi-juillet, et, si leur surface est suffisante, effectué par parcelles en rotation triennale.

Mise sous protection ou négociation de contrats d'exploitation précis des dernières pelouses sèches de la région (garide). Ces pelouses ne doivent faire l'objet d'aucun amendement; leur fauchage annuel n'est pas nécessaire (un fauchage tous les trois à cinq ans est sans doute suffisant); s'il est effectué, il doit répondre aux mêmes exigences que celui des pelouses mésophiles. Les buissons, qui représentent les éléments structuraux caractéristiques de ces milieux, ne doivent pas être abattus; un contrôle de leur avance dans les pelouses doit toutefois être effectué: arrachage d'une partie seulement des jeunes pousses. Si ces pelouses sont pâturées, une charge maximale d'1 UGB par hectare pour 100 jours de pâture ne doit pas être dépassée; plus le début de la pâture sera retardé, meilleur sera le résultat.

Pour les pâtures et les estivages l'accent des mesures prises doit être mis sur les surfaces peu productives (sol aride et superficiel ou très humide), ou/et de forte pente (> 50%) ou/et qui présentent encore aujourd'hui une faune exceptionnelle. Ces surfaces ne doivent ni être totalement abandonnées, ni être trop chargées (une charge de 1 à 1,5 UGB par hectare pour 100 jours de pâture serait idéale, mais une charge plus forte est envisageable si la pâture débute au mois de juillet); elles ne devraient subir aucun amendement et leur couvert arbustif ne devrait pas subir d'attaque massive; un contrôle de l'avance des buissons peut toutefois être recommandé; enfin, l'arrachage ou l'élimination chimique des cirses, des chardons et autres gentianes jaunes doit être proscrit. L'application rigoureuse de ses mesures pourrait déboucher sur un redécoupage des actuelles parcelles d'exploitation, tenant compte de la nature du sol et de la topographie, afin de préserver au mieux celles qui sont le plus intéressantes pour la faune mais qui sont aussi celles dont le rendement agricole est par nature le plus faible.

Les boisements compensatoires ont entraîné la disparition de nombreuses pelouses maigres mésophiles ou de pelouses sèches de la région; il est impératif de renoncer aujourd'hui à de telles pratiques dans celles qui existent encore; compte tenu de la surface actuellement couverte par la forêt dans le canton, une solution simple pourrait être trouvée si de telles surfaces compensatoires étaient réellement attribuées au cadastre forestier, sans toutefois être systématiquement reboisées; leur entretien adéquat, ménageant la restructuration des lisières et assurant une zone tampon avec les cultures adjacentes favoriserait la faune prairiale au même titre que la faune forestière (source de nourriture, refuge potentiel, lieu de parade ...).

L'ensemble de ces propositions doit être considéré dans le contexte de l'article 31 b (compensations écologiques) de la nouvelle ordonnance fédérale sur l'agri-

culture, dont les buts avoués sont le maintien ou la restauration de la diversité naturelle des milieux agricoles. En résumé, tout agriculteur qui appliquerait avec succès les recommandations qui viennent d'être développées pourrait bénéficier d'un soutien financier de la Confédération. Or, de tels subsides compenseraient assurément la «perte de rendement» des surfaces concernées puisque, si l'on se tient au choix que nous proposons, la plupart d'entre elles sont par essence assez peu productives.

Nous ajouterons pour terminer, et cela n'est pas le moindre des paradoxes, qu'une première étape vers une protection efficace de la faune lépidoptérologique de la région serait franchie, si de telles recommandations étaient dès aujourd'hui rigoureusement appliquées dans l'ensemble des réserves naturelles et des biotopes protégés de la région.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le Prof. W. MATHEY, le Dr. W. GEIGER et J.-P. HAENNI qui ont relu et proposé certaines corrections judicieuses à ce manuscrit.

#### RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune de Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 68 pâturages ou estivages et 72 pelouses sèches ou prairies de fauche du Jura neuchâtelois. Les analyses effectuées démontrent que les variables environnementales les plus importantes qui influencent la composition, la richesse et la diversité des peuplements lépidoptérologiques des milieux étudiés sont leur richesse floristique, leur altitude, leur diversité structurale et leur type d'exploitation.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J., 1979. *Biogéographie et Ecologie*. Masson, Paris, 173 pp.
- FAVRE, E. 1899. *Macrolépidoptères du Valais et des régions limitrophes*. Schaffhouse, 318 pp.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y., 1992 a. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 65 : 413-430.
- GONSETH, Y., 1992 b. Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepid.* 15 : 106-122.
- GONSETH, Y., 1993. Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 66: 283-302.
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: P. DUELLI (ed.): *Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz*.
- HILL, M.O., (1979). *TWINSpan - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- LSPN, 1987. *Les Papillons de jour et leurs biotopes*. Bâle, 512 pp.
- RODGEMONT, F. DE, 1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Neuchâtel, 366 pp.

(reçu le 29 septembre 1993; accepté le 2 novembre 1993)

# LA FAUNE DES LÉPIDOPTÈRES DIURNES (RHOPALOCERA) DES MILIEUX HUMIDES DU CANTON DE NEUCHÂTEL II TOURBIÈRES, PRÈS À LITIÈRE, MÉGAPHORBIÉES<sup>1</sup>

par

Y. GONSETH

AVEC 4 FIGURES ET 3 TABLEAUX

## INTRODUCTION

Les milieux humides naturels ou semi-naturels, quelque soit leur type, se sont très fortement raréfiés dans le canton de Neuchâtel depuis la fin du siècle passé. Cette régression est essentiellement imputable au drainage des terres inondées (gain de surfaces agricoles) et à l'exploitation systématique des tourbières (primitivement utilisée comme combustible, la tourbe est aujourd'hui exploitée à des fins horticoles). Les faits suivants, issus du «Cadastre alpestre suisse» (1988) et de GRÜNIG *et al.* (1986), sont révélateurs:

- 1884 octroi, par les pouvoirs publics, des premières subventions à l'amélioration du sol;
- 1889 drainage de 135 ha de marais sur la commune de Cressier;
- 1893 drainage de 126 ha de zones humides sur la commune de Cernier;
- 1939 plus de 4000 ha de zones humides ont déjà été drainés dans le canton;
- 1958 adoption de la première loi cantonale sur les améliorations foncières;
- 1940-70 drainage de 1481 ha de zones humides (chiffre partiel pour 14 communes);
- 1971-86 drainage de 591 ha de zones humides (chiffre global pour l'ensemble du canton)<sup>2</sup>;
- 1900-84 réduction de plus de 90% de la superficie des tourbières de la Vallée de la Sagne et des Ponts (1500 ha environ en 1900; 130 ha résiduels en 1984 dont 12 seulement de tourbière primaire).

Cette régression catastrophique des milieux humides a-t-elle eu des effets importants sur la faune lépidoptérologique de la région? Quels sont la distri-

<sup>1</sup> Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (FNRS N° 3.269-0.85).

<sup>2</sup> Si une partie des drainages effectués dans le canton depuis 1940 ont indéniablement touché des milieux jusque là préservés, il serait toutefois faux d'additionner les surfaces drainées depuis 1940 aux 4000 ha drainés entre 1890 et 1939. En effet, une partie des travaux effectués depuis la guerre ont été réalisés pour améliorer l'efficacité de systèmes de drainage déjà en place.

bution et le statut actuels des espèces hygrophiles dans le canton? Les milieux humides relictuels remplissent-ils une fonction particulière pour d'autres espèces de la faune jurassienne? C'est à ces différentes questions que les travaux que nous avons entrepris entre 1986 et 1990 dans plusieurs grands types de milieux humides du canton de Neuchâtel (tourbières, milieux riverains, prairies ou pâturages inondés, dolines) devaient permettre de répondre.

#### MÉTHODES

Les classes d'abondance du tableau 3 sont basées sur un comptage direct des individus observés dans les milieux étudiés. Quatre passages ont été réalisés dans chacun d'eux entre les mois de mai et de septembre et ceci toujours par beau temps. Dans les milieux de structure linéaire les individus rencontrés ont été comptés en effectuant un itinéraire rectiligne. Dans les milieux recouvrant une certaine surface, ils ont été comptés par le biais d'un itinéraire en zig zag (10 m d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque milieu à chaque passage a oscillé entre 20 et 60 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

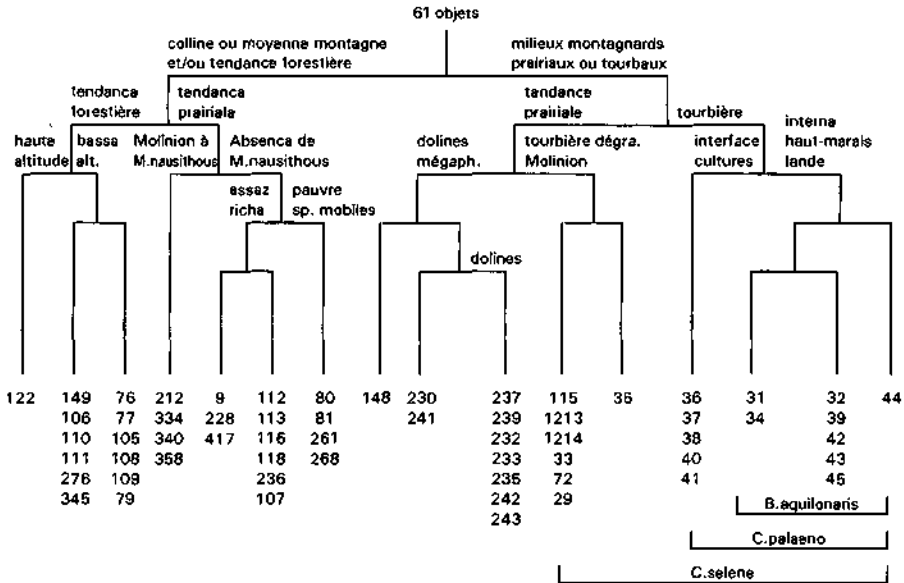
Les variables environnementales suivantes ont été prises en compte (voir tableau 2):

- type de milieu: pré à litière, mégaphorbiée, lande de dégradation...;
- localisation géographique, position topographique, exposition, pente moyenne, minimale et maximale, surface et/ou longueur des sites prospectés;
- surface effective de buissons isolés et de massifs boisés;
- en fin de saison, évaluation sur la base d'échantillons d'un m<sup>2</sup> (en nombre variant en fonction de la surface inventoriée) du recouvrement et de la stratification de la végétation; les catégories suivantes ont été retenues pour évaluer ces variables: recouvrement, 1-10%, 11-25%, 26-50%, 51-75%, 76-90%, >90%; stratification, 1-10 cm, 10-25 cm, 26-50 cm, 50 cm-1 m, >1 m;
- type d'entretien ou d'exploitation.

En fonction de la surface inventoriée, un nombre variable de relevés phytosociologiques partiels (sans graminées ni cypéracées) de 1 m<sup>2</sup>, choisis au hasard, ont été effectués à chaque passage dans la plupart des milieux. Sur la base de ces relevés, un indice floristique, oscillant entre 1 et 6, a été déterminé pour chacun d'eux. Un indice de 6 signifie que le pourcentage de plantes caractéristiques de milieux amendés ou eutrophes est < 10; un indice de 1 signifie que ce pourcentage est > à 90; les classes intermédiaires étant les suivantes: 5: 76 à 90%; 4: 51 à 75%; 3: 26 à 50%; 2: 11 à 25%. Pour les milieux de structure linéaire et pour quelques prairies humides (tourbière des Verrières par exemple), seules des listes floristiques qualitatives partielles ont été dressées.

Les relevés fauniques effectués ont été ordonnés par l'intermédiaire du

Figure 1: Tri des relevés (TWINSPAN)



programme TWINSPAN, Two way indicators species analysis (HILL 1979). Les résultats de ces analyses sont présentés dans la figure 1.

L'étude de la faune des tourbières a été principalement réalisée dans ou en bordure des différents massifs de la «Tourbière du Cachot»; deux tourbières dégradées (Couvet, Les Verrières) ont été considérées à titre comparatif. L'étude de la faune lépidoptérologique des dolines a été exclusivement réalisée dans la vallée de la Brévine, cette région étant particulièrement riche en dolines de grande taille. Les milieux riverains ont été étudiés le long de quatre cours d'eau principaux (Areuse et Seyon, gorges non comprises; Doubs; Buttes).

FAUNE LÉPIDOPTÉROLOGIQUE CARACTÉRISTIQUE DES MILIEUX HUMIDES  
COMPARAISON DES DONNÉES ANCIENNES ET ACTUELLES

La faune lépidoptérologique du Jura neuchâtelois (DE ROUGEMONT 1904, GONSETH, 1991) est dominée par des espèces mésophiles ou xéro-philés essentiellement liées aux milieux ouverts ou semi-ouverts (voir GONSETH 1992a, 1993a, 1993b, 1994). Elle recèle (recelait) toutefois aussi certains éléments hygrophiles dont les habitats préférentiels sont généralement très spécifiques (voir LSPN 1987 notamment). Le tableau 1 présente quelques informations générales sur ces espèces: la colonne 1900 donne l'indice d'abondance relative cité par de Rougemont et la colonne 1990 donne le pourcentage de carrés kilométriques (N total = 292) où l'espèce a été trouvée entre 1984 et 1990 dans le canton de Neuchâtel.

Les informations relatives aux statuts passé et actuel des espèces mentionnées dans ce tableau sont contradictoires: si certaines semblent avoir disparu (*Coenonympha tullia*, *Clossiana titania*, *Minois dryas*) ou s'être raréfiées dans la région (*Coenonympha glycerion*, *Melitaea diamina*), d'autres au contraire paraissent s'être maintenues (*Eurodryas aurinia*, *Clossiana selene*, *Maculinea nausithous*) ou avoir progressé (*Boloria aquilonaris*, *Brenthis ino*, *Colias palaeno*, *Lycaena helle*, *Lycaena hippothoe*). En fait, ces informations sont trompeuses. Nous pouvons en effet affirmer que de Rougemont n'a jamais étudié la faune des Lépidoptères diurnes des milieux humides des montagnes neuchâteloises<sup>3</sup>. Cette affirmation s'appuie sur les constatations suivantes:

- de Rougemont écrit dans l'introduction de son catalogue (pp. 5-6): «...Notre première pensée était d'établir la faune de Dombresson, puisque c'est la seule que nous connaissions personnellement d'une manière un peu approfondie. (...) D'ailleurs nos principaux collaborateurs (...) habitent le Jura bernois, Tramelan, Moutier et Bienne; tout naturellement notre attention s'est donc portée vers le nord-est...»;
- les distributions actuelles de *Colias palaeno*, *Boloria aquilonaris* et *Lycaena helle* sont telles, qu'il est impossible de supposer qu'elles étaient absentes du canton à la fin du siècle dernier. Or, de Rougemont ne cite aucune provenance neuchâteloise pour ces espèces dans son catalogue;
- les seules espèces du tableau 1 qualifiées de communes par de Rougemont sont des espèces qui, si elles colonisent bien certains milieux humides, se rencontrent aussi dans des prairies maigres plus mésophiles, assurément abondantes à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle dans la région de Dombresson.

**Tableau 1:** informations générales sur quelques papillons de milieux humides

ESPÈCE	1900	1990	Plantes-hôtes (Jura, Plateau)
<i>Boloria aquilonaris</i>	Gruère	1.0%	<i>Vaccinium oxycoccos</i>
<i>Brenthis ino</i>	rare	30.5%	<i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Sanguisorba minor</i>
<i>Coenonympha glycerion</i>	commun	13.0%	<i>Briza media</i> , <i>Brachypodium</i> sp. par ex.
<i>Coenonympha tullia</i>	assez rare	0	<i>Eriophorum</i> sp., <i>Festuca</i> sp. par ex.
<i>Clossiana selene</i>	rare	5.5%	<i>Vaccinium</i> sp., <i>Viola palustris</i> par ex.
<i>Clossiana titania</i>	très rare	0	<i>Polygonum bistorta</i>
<i>Colias palaeno</i>	Tramelan	3.8%	<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Eurodryas aurinia</i>	présent	0.7%	<i>Succisa pratensis</i> , <i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Lycaena helle</i>	Tramelan	1.7%	<i>Polygonum bistorta</i>
<i>Lycaena hippothoe</i>	assez rare	30.1%	<i>Rumex</i> sp.
<i>Maculinea alcon</i>	(confondu)	0	<i>Gentiana pneumonanthe</i>
<i>Maculinea nausithous</i>	rare	5.5%	<i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>Maculinea teleius</i>	Bienne	0	<i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>Melitaea diamina</i>	commun	4.1%	<i>Valeriana officinalis</i> , <i>P. bistorta</i> par ex.
<i>Minois dryas</i>	littoral	0	<i>Molinia coerulea</i> , <i>Bromus aractus</i>

<sup>3</sup> Le but de de Rougemont n'était pas d'étudier la distribution régionale des Lépidoptères ni de se prononcer sur leur statut, mais d'établir une liste aussi exhaustive que possible des espèces présentes. Les remarques que nous formulons n'enlèvent donc rien à la valeur de son travail.

La validité des indices d'abondance relative donnés par de Rougemont dans son catalogue varie donc beaucoup selon les types de milieux colonisés par les espèces mentionnées. Bien documentés pour les espèces des milieux secs ou mésophiles, ils nous permettent d'évaluer grossièrement l'évolution de leurs populations depuis la fin du siècle passé. Peu documentés pour les espèces des milieux humides, ils nous permettent au mieux de confirmer la présence de certaines d'entre elles dans la région à cette époque. Une évaluation de l'évolution de leurs populations ne peut être réalisée qu'en tenant compte de leur distribution actuelle et de la nature des habitats qu'elles colonisent aujourd'hui dans la région :

*Boloria aquilonaris*: plusieurs petites populations dans les vallées des Ponts et de la Brévine; reproduction au centre des hauts-marais; nutrition des imagos dans les prairies humides avoisinantes (voir GONSETH 1992b notamment);

*Coenonympha tullia*: signalée par GEIGER (1980) à la tourbière du Cachot; pas retrouvée depuis; dans le Jura français, cette espèce colonise notamment les parvocariçales acidophiles à Linaigrette en bordure de tourbière (observations personnelles);

*Clossiana selene*: dans le canton de Neuchâtel, cette espèce a presque exclusivement été observée dans les landes de dégradation et dans les prairies humides qui bordent les tourbières (28 sites sur 31 d'après nos propres observations);

*Clossiana titania*: 1 individu découvert au Chasseral (BRYNER, 1984); plusieurs populations signalées dans des tourbières jurassiennes (JOSS 1984 notamment); découverte d'une population importante sur la commune de Sonvilier (Jura bernois), en bordure de tourbière, dans une prairie à *Polygonum bistorta* peu parcourue par le bétail (observations personnelles);

*Colias palaeno*: découvert dans la plupart des lambeaux de tourbière du canton de Neuchâtel (observations personnelles); reproduction dans les landes à éricacées; les adultes se déplacent beaucoup (RUETSCHI 1985) et peuvent se rencontrer loin de leur milieu d'origine: le 23.8.1984, nous avons capturé (et relâché) un mâle à plus de 8 kilomètres du premier massif tourbeux où sa reproduction est possible (étayée par la découverte d'un couple) et à plus de 11 kilomètres de la première tourbière où sa reproduction est certaine;

*Eurodryas aurinia*: nous n'avons découvert qu'une seule population de cette espèce; elle se situe dans un Molinion non exploité de très petite surface; quelques individus isolés ont en outre été recensés ailleurs: en bordure de tourbière (Vallée des Ponts, observations personnelles) et dans un pâturage sec de la région du Locle (Haldimann, com. pers.);

*Lycaena helle*: si cette espèce peut être liée aux prairies humides qui bordent les tourbières (Jura français par exemple, observations personnelles), nous ne l'avons jamais observée aux abords des tourbières neuchâteloises; les 3 sites principaux que nous avons découverts sont des prairies humides à *Polygonum bistorta* peu ou pas exploitées, dont deux sont situées en bordure de cours d'eau et une au fond d'une dépression fermée;

*Maculinea nausithous*: trouvée dans 27 sites et 4 grands types de milieux: prairies de fauches et pâturages humides (6); talus herbacés (4); rives de

- canaux de drainage (14); près à litère non exploités (3) (GONSETH 1993a);
- Maculinea teleius*: signalée par Dubey (com. pers.) dans un bas-marais à *Sanguisorba officinalis* à quelques kilomètres de la frontière neuchâtoise;
- Minois dryas*: quelques populations découvertes récemment dans des Mollion de la rive sud du lac de Neuchâtel (MULHAUSER 1991); cette espèce est connue pour présenter un «écotype» de milieu sec dans certaines régions, notamment au sud des Alpes;
- Maculinea alcon alcon*: aucune découverte récente (et ancienne dans la région); de Rougemont l'a très certainement assimilée à *M. rebeli*<sup>4</sup>;
- Coenonympha glycerion*, *Melitaea diamina*, *Lycaena hippothoe*: ces espèces sont associées aux «prairies humides» dans la plupart des ouvrages de terrain consacrés aux Lépidoptères diurnes. Leur valence écologique est toutefois plus large puisqu'elles se retrouvent aussi dans les prairies maigres mésophiles et dans certains pâturages maigres extensifs.

Les conclusions suivantes peuvent être tirées de l'ensemble de ces renseignements:

- *Boloria aquilonaris*, *Clossiana selene* et *Colias palaeno* devaient être largement répandus dans les tourbières neuchâtoises au début du siècle; leur recul, lié à la destruction des hauts-marais, est certain;
- *Clossiana titania* et *Coenonympha tullia* étaient sans doute présents dans les marais de transition bordant les tourbières; ils ont probablement disparu aujourd'hui;
- *Coenonympha glycerion*, *Eurodryas aurinia*, *Lycaena helle* et *Melitaea diamina* se sont fortement raréfiés dans le canton;
- *Maculinea teleius* et *Minois dryas* étaient peut-être présents sur le littoral neuchâtois au début du siècle; si cette hypothèse est valable, ils ont disparu aujourd'hui;
- *Brenthis ino* et *Lycaena hippothoe* sont les espèces qui ont le mieux résisté au drainage systématique des milieux humides du canton de Neuchâtel; certains indices plaident toutefois pour une raréfaction de leurs populations;
- l'appartenance de *M. alcon alcon* à la faune cantonale n'est étayée par aucune preuve tangible (voir aussi BRYNER 1984).

#### APPROCHE FAUNIQUE GLOBALE DES MILIEUX HUMIDES ÉTUDIÉS

66 espèces, 59% de la faune régionale (GONSETH 1991), ont été répertoriées au moins une fois entre 1986 et 1990 dans les 61 milieux retenus. Parmi ces 66 espèces, 7 sont menacées à l'échelle nationale et 16 sont menacées à l'échelle régionale (d'après GONSETH, 1994). Soulignons d'emblée que la

<sup>4</sup> Rappelons que la scission du groupe *alcon* en deux taxons différents (*M. alcon* milieux humides sur *G. pneumonanthe*, *M. rebeli* milieux secs sur *G. cruciata*) ne date que de 1904 et qu'elle n'a été adoptée que bien plus tard par la majorité des Lépidoptérologues. Le statut taxinomique de ces 2 entités pratiquement indiscernables morphologiquement reste d'ailleurs controversé, certains les considérant comme de simples écotypes, d'autres comme de véritables espèces.

liste faunique présentée dans le tableau 3 n'est pas exhaustive puisque nous avons personnellement observé avant 1986 ou après 1990 quelques espèces supplémentaires dans ou aux abords immédiats des milieux retenus. Les plus intéressantes sont *Eurodryas aurinia* (menacée à l'échelle nationale) et *Nymphalis antiopa* (menacée à l'échelle régionale).

Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 12 qui forment ensemble le peuplement standard des milieux étudiés (par ordre de fréquence décroissant): *Aglais urticae* et *Pieris rapae*, les plus fréquentes (FR >60%) et leurs compagnes les plus régulières (FR >30%), *Inachis io*, *Brenthis ino*, *Coenonympha pamphilus*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperanthus*, *Erebia medusa*, *Pieris napi*, *Ochlodes venatus*, *Mesoacidalia aglaja*, *Lycaena hippothoe*.

Les espèces susmentionnées, *Brenthis ino* exceptée, ne sont pas caractéristiques des milieux humides. Leur présence régulière, dans ceux qui ont été étudiés, est révélatrice de certains traits qu'ils ont en commun :

- ils sont bordés de cultures ou d'herbages intensifs (*Pieris rapae*);
- leur végétation est caractérisée par une forte proportion de Graminées (*Satyriinae* et *Ochlodes venatus*), est généralement luxuriante (*Aphantopus hyperanthus*) et présente souvent de gros massifs de filipendule (*Brenthis ino*);
- ils ne sont pas dénués de plantes nectarifères puisque quelques espèces nectarivores très mobiles y sont fortement représentées (*Aglais urticae*, *Inachis io*, *Pieris rapae*) et que la présence de *Brenthis ino* y est régulière (voir GONSETH 1992b).

#### TRI DES RELEVÉS (TWINSPAN)

La figure 1 présente le résultat de cette analyse. Les principales informations qui en ressortent sont les suivantes :

- l'ensemble des peuplements des sites étudiés dans ou aux abords des tourbières (dégradées ou «intactes»), dans les dolines et dans les prés à litière d'altitude (milieux montagnards) s'opposent au premier niveau de division à la plupart des milieux riverains (bordures de cours d'eaux), des mégaphorbiées ou des prés à litière d'altitude plus basse (colline ou moyenne montagne) qui présentent en outre une tendance forestière plus ou moins marquée.

Partie droite de l'arbre dichotomique :

- au second niveau de division les peuplements des différents milieux étudiés dans les massifs de la tourbière du Cachot (quelque soit leur type) s'opposent à l'ensemble des autres milieux d'altitude, tourbières dégradées comprises;
- les différents sites de la tourbière du Cachot se répartissent au troisième niveau de division en fonction de leur position relative par rapport au haut-marais proprement dit: les milieux en contact direct avec ce dernier (internes) s'opposent aux milieux qui en sont séparés (externes) et/ou qui sont en rapport direct avec les milieux agricoles intensifs qui entourent la tourbière;
- les peuplements des autres milieux humides d'altitude se séparent au troisième niveau de division en deux groupes distincts: l'un rassemblant les

prés à litières et les tourbières dégradées (peuplements assez diversifiés et riches en espèces sédentaires), l'autre les dolines, les mégaphorbiées et les prairies humides les moins diversifiées (peuplements où les espèces très mobiles dominent, du moins pour la majorité d'entre eux).

Partie gauche de l'arbre dichotomique :

- les sites dont les peuplements présentent une forte tendance forestière (milieux riverains essentiellement) s'opposent au second niveau de division à ceux présentant des peuplements à nette tendance prairiale;
- ces derniers se scindent en trois groupes distincts sur la base des différences suivantes : présence ou absence de *Maculinea nausithous*; peuplements assez diversifiés riches en espèces sédentaires ou peuplements pauvres où les espèces mobiles dominent nettement.

De manière générale l'arbre dichotomique établi, assez complexe, est caractérisé par l'apparition de plusieurs petits groupes de sites et par celle de plusieurs sites isolés. Cette constatation souligne non seulement l'hétérogénéité des milieux inventoriés mais aussi, et c'est important, le fort morcellement de l'aire de distribution régionale des différentes espèces caractéristiques des milieux humides.

Une approche plus détaillée des différents milieux étudiés offre une image plus précise de leur importance respective pour la faune lépidoptérologique régionale.

### Tourbières

45 espèces ont été observées dans les différents massifs de la tourbière du Cachot, en bordure de celle de Rond-Buisson et dans les «tourbières» dégradées des Verrières et de Couvet. Ce nombre élevé d'espèces et la composition même des peuplements découverts traduisent, paradoxalement, un profond bouleversement de leurs qualités originelles :

- les conditions écologiques extrêmes qui règnent au centre d'une tourbière intacte sont impropres à la croissance de la plupart des plantes-hôtes ou des plantes nectarifères exploitées par les Lépidoptères diurnes. Seules *Boloria aquilonaris* et *Colias palaeno*, et dans une moindre mesure *Celastrina argiolus* et *Clossiana selene*, peuvent y trouver les ressources indispensables à leur survie. Le peuplement de Lépidoptères diurnes d'un haut-marais est donc, en conditions normales, très peu diversifié. Si l'on excepte l'extraction industrielle de la tourbe, dont l'effet est particulièrement dévastateur, toute exploitation «artisanale» d'une tourbière entraîne des modifications des conditions générales du milieu favorables à la pénétration d'espèces nouvelles qui, si elles en augmentent la diversité floristique et faunistique, dénaturent les qualités premières de son peuplement. Suite à son assèchement et à l'extraction progressive de la tourbe, les surfaces de sphaignes vives s'amenuisent au profit de la pinède, de landes de dégradation à éricacées, de lambeaux de forêt secondaires de bouleaux (*Betula pendula*), de magnocariçaies inondées, de parvocariçaies secondaires à Linaigrette (*Eriophorum sp.*) et, dans les cas extrêmes, de zones de friches, de prairies mésophiles (remblais, talus d'exploitation) ou de mégaphorbiées riches en plantes nectarifères (Dipsacacées, Composées...) ou en plantes-hôtes de nombreuses espèces

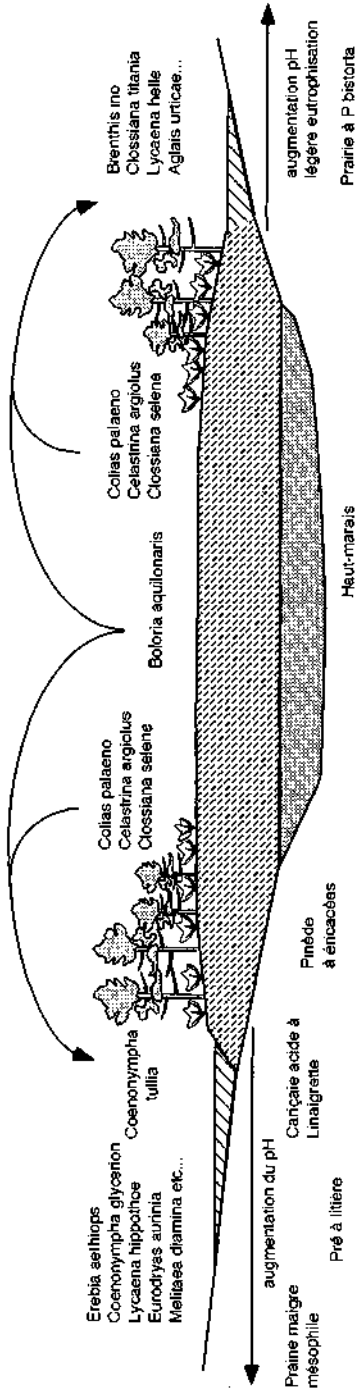


FIGURE 2.1 : Répartition des espèces de Papillons dans une tourbière intacte

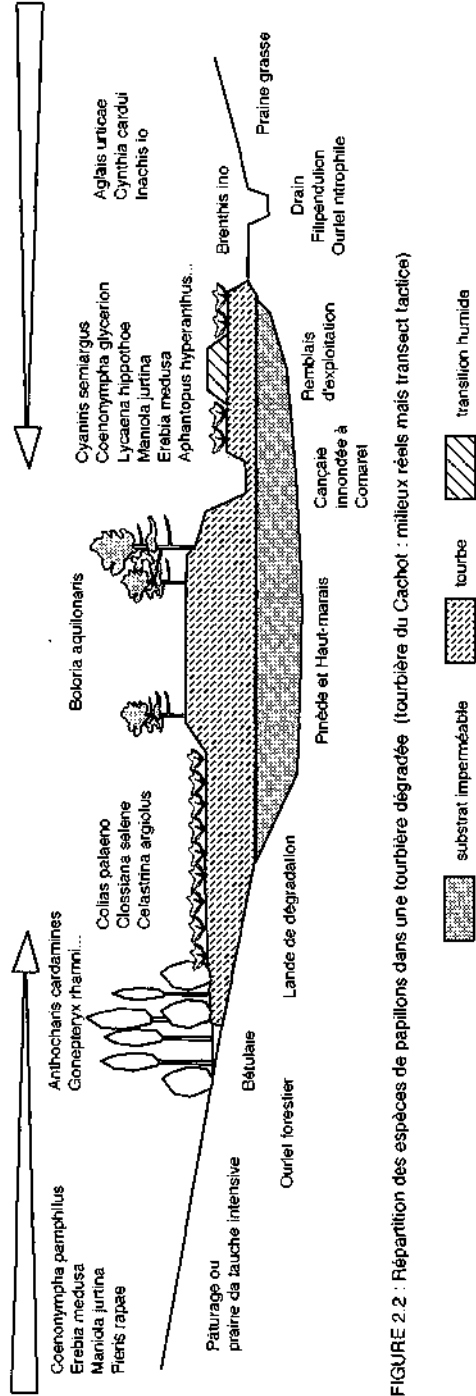


FIGURE 2.2 : Répartition des espèces de papillons dans une tourbière dégradée (tourbière du Cachot : milieux réels mais transect tactica)

de papillons (Légumineuses, Graminées diverses...). A l'intérieur même des différents massifs tourbeux du Cachot cette situation se concrétise par la présence, à quelques mètres de distance, d'espèces aux exigences écologiques aussi diverses que *B.aquilonaris* (petite population), *C.palaeno* (probablement favorisée par les grandes surfaces de lande), *C.selene*, *Gonepteryx rhamni*, *Coenonympha glycerion*, *Lycaena hippothoe*, *Brenthis ino* ou *Cyaniris semiargus* aux côtés de nombreuses espèces très mobiles telles *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io*, *Pieris rapae*, *P.napi* (fig. 2.2). Ces observations complètent les résultats de GEIGER (1981) qui avait déjà relevé la répartition en mosaïque des Macrolépidoptères de la tourbière du Cachot. Dans les tourbières fortement dégradées (Verrières, Couvet), si les surfaces résiduelles de sphaignes vives ou de vacciniaie ne permettent plus à *B.aquilonaris* ou à *C.palaeno* de se maintenir, leur caractère originel est encore marqué par la présence de *C.selene*;

- en bordure d'une tourbière **intacte**, l'interface haut-marais humide acide/milieux prairiaux secs et alcalins est marquée par la présence de groupements végétaux de transition dont la composition floristique varie en fonction d'un gradient d'humidité et de pH et d'une variation des conditions édaphiques (GOBAT 1984 notamment). Certains de ces groupements sont favorables à des espèces de Lépidoptères diurnes particulièrement intéressantes: *Coenonympha tullia* (parvocariçaie à Linaigrette, Jura français), *Eurodryas aurinia* (Molinion, Jura français), *Lycaena helle* et *Clossiana titania* (prairies humides à *Polygonum bistorta*, respectivement Jura français et Jura bernois) (voir fig. 2.1). Or, malgré la forte diversité faunique des milieux tourbeux, aucune population stable de l'une ou l'autre de ces espèces n'y a été observée.

Ces constatations soulignent le niveau très avancé de dégradation des tourbières du canton de Neuchâtel: absence de milieux **primaires** de transition (les petites surfaces de groupements végétaux de transition présentes sont secondaires; voir MATTHEY 1971 notamment); dénaturation partielle du cœur même des hauts-marais résiduels. Elles soulignent aussi l'inversion de tendance de la dynamique de colonisation ou d'exploitation des milieux par les Lépidoptères diurnes: centrifuge à l'origine, elle est aujourd'hui essentiellement centripète (voir fig. 2.1, 2.2). Cette inversion est non seulement dues aux modifications drastiques des conditions régnant dans les tourbières proprement dites, mais aussi à celles qui ont touché les milieux prairiaux adjacents: les différents massifs tourbeux étudiés sont principalement bordés de prairies grasses (Polygono-Trisetion) dont le type d'exploitation (1 à 2 coupes annuelles, pâture de la végétation résiduelle en fin de saison) est défavorable à la plupart des papillons diurnes. Soulignons que les parcelles 36 et 41 sont caractéristiques de la nature actuelle de la transition tourbière/milieux agricoles voisins. Il s'agit de bandes de végétation mésophile (ourlet forestier notamment) dont la largeur moyenne ne dépasse pas 4 mètres. Si ces milieux ne sont sans doute pas des sites de reproduction pour l'ensemble des espèces qui y ont été recensées, ils jouent toutefois un rôle important de site nutritionnel de remplacement pour de nombreuses espèces de la région (voir ci-dessous). Pas moins de 18 espèces y ont en effet été observées, parfois en grand nombre d'individus (*Colias palaeno*, *Clossiana*

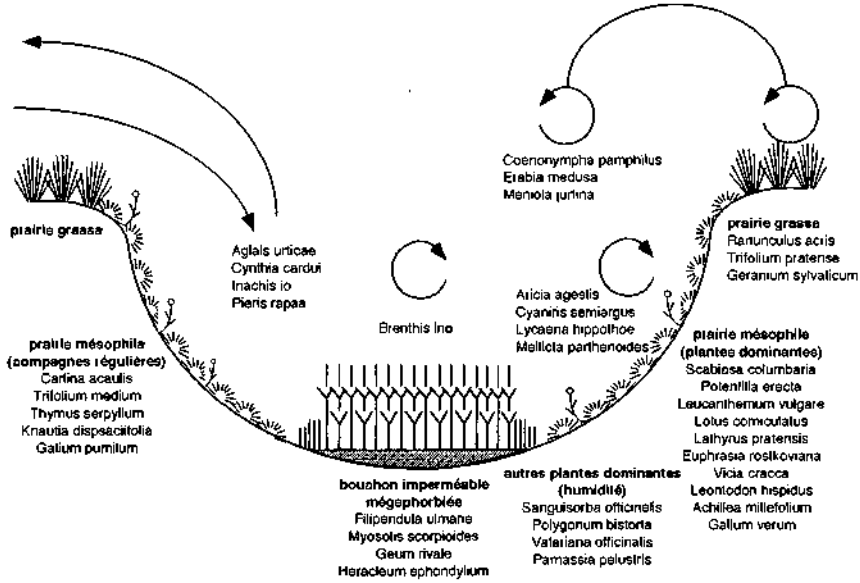


FIGURE 3 : Faune et flore des dolines

*selene* par exemple). Par analogie avec les résultats que nous avons obtenus le long d'autres lisières forestières (GONSETH 1992c), il est possible de supposer que de telles zones de transition, si elles avaient une largeur moyenne supérieure (env. 7 mètres) assureraient à de nombreuses espèces la possibilité d'y boucler l'intégralité de leur cycle de développement.

### Dolines

18 espèces ont été recensées dans les 10 dolines ou dépressions fermées étudiées. Les peuplements observés sont assez pauvres (moyenne 6.4 espèces) et caractérisés par la présence d'espèces banales très mobiles (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io*, *Pieris rapae*, *Pieris napi*) et/ou peu exigeantes (*Aphantopus hyperanthus*, *Coenonympha pamphilus*, *Erebia medusa*, *Maniola jurtina*) et par celle, plus intéressante, de *Brenthis ino* (7 sur 10). Quelques dolines abritent en outre certaines espèces sédentaires aujourd'hui exclues de la plupart des prairies ou pâturages de la région: *Aricia agestis* (1), *Cyaniris semiargus* (1), *Lycaena hippothoe* (2) et *Mellicta parthenoides* (2). Malgré une richesse floristique assez similaire (moyenne 45, min. 30, max. 58 espèces), leur «richesse» faunique est très variable (min. 1, max. 12 espèces). Ce fait est moins imputable à la nature de la végétation qui les colonise (dont les composantes sont assez similaires, voir fig. 3) qu'aux différences de leur type d'exploitation respectif: les unes sont entièrement fauchées, les autres ne le sont que partiellement ou sont même inexploitées.

Il est important de rappeler ici les caractéristiques générales de la production agricole de la vallée de la Brévine. Les conditions climatiques qui y règnent étant assez rudes, l'agriculture est essentiellement axée sur la production laitière ou l'élevage et la totalité de la surface agricole utile est ainsi vouée à la production de fourrage: le fond de la vallée, qui abrite les dolines, est intégralement couvert de prairies alors que ses flancs sont couverts de pâturages permanents ou d'estivages. L'utilisation d'engrais naturels et chimiques étant généralisée, la végétation de l'ensemble des prairies de la région croît de manière régulière et atteint un stade de maturité favorable à une première coupe quasi simultanément (début à mi-juin). Dès qu'une période de beau temps apparaît, la totalité des prairies de la vallée est transformée en gazon ras en quelques jours seulement. Pour les Lépidoptères diurnes ces pratiques ont un double effet: 1) modification de la flore prairiale traduite par la disparition de la plupart des plantes-hôtes des chenilles et des plantes nectarifères des imagos; 2) disparition rapide de toute ressource alimentaire en pleine période de vol de la plupart des espèces. Dans un tel contexte, les dolines (et les massifs tourbeux) qui jalonnent encore cette vallée représentent aujourd'hui des refuges, permanents ou transitoires, pour de nombreuses espèces de papillons.

#### Rives de cours d'eau

34 espèces ont été observées dans les milieux riverains étudiés. La richesse et la composition des peuplements lépidoptérologiques de chacun d'eux varie non seulement en fonction de la structure même de la rive mais aussi en fonction de la nature des milieux qui la bordent (fig. 4). Les rives du Seyon et de l'Areuse sont principalement bordées de cultures intensives<sup>5</sup>, alors que celles du Buttes et du Doubs sont bordées de hêtraies mixtes ou d'érablaies de pente dont le manteau arbustif (*Salix sp.*, *Populus tremula*, *Frangula alnus* notamment), s'il est discontinu, est souvent bien structuré. Ces différences ont une incidence importante sur leurs peuplements lépidoptérologiques respectifs.

##### *Seyon et Areuse:*

Une grande partie du cours du Seyon est bordé de rives dont la structure rappelle celle de la figure 4.1: talus riverain colonisé par un *Filipendulion* très eutrophe (présence soutenue d'*Urtica dioica*) parsemé de buissons de saules et entouré de prairies grasses ou de prairies artificielles. Son peuplement lépidoptérologique, très pauvre (8 espèces), est dominé par la présence d'espèces très mobiles qui s'y reproduisent (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*) ou ne font qu'y transiter (*Colias hyale*, *Pieris rapae*). Les autres espèces observées, peu exigeantes, sont caractéristiques des prairies grasses natu-

<sup>5</sup> Les gorges du Seyon et de l'Areuse n'ont pas été étudiées dans le cadre de ce travail. En effet, le long de ces deux rivières, notre unique but était l'évaluation des potentialités de rives «naturelles» noyées dans un contexte agricole intensif. Ces gorges ont toutefois un grand intérêt pour la faune de la région: *Apatura iris* a été observé à l'entrée des gorges du Seyon (Lavorel com. pers.) et cette espèce est notamment associée à *Brenthis ino*, *Fabriciana adippe*, *Nymphalis polychloros*, *Nymphalis antiopa* et *Satyrion w-album* dans les gorges de l'Areuse (observations personnelles).

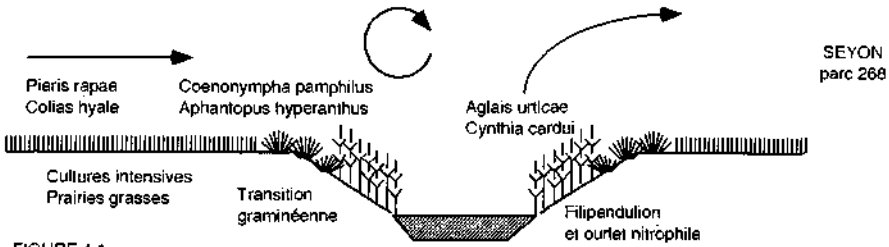


FIGURE 4.1

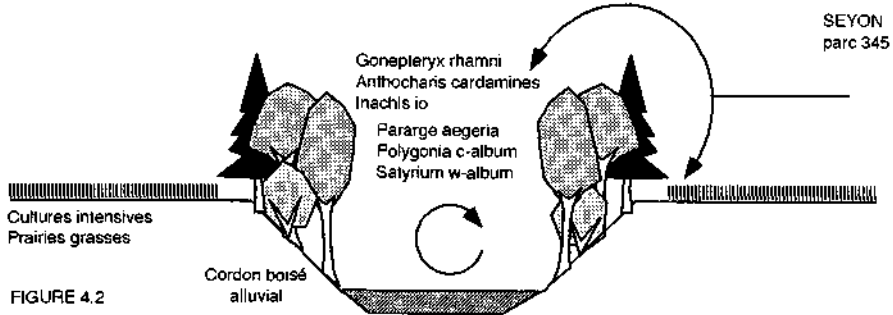


FIGURE 4.2

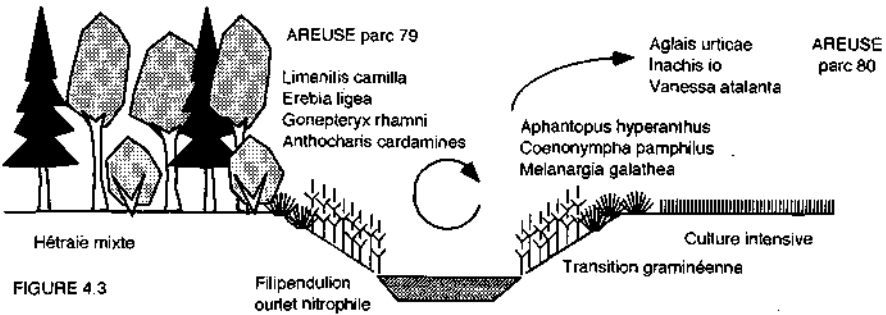


FIGURE 4.3

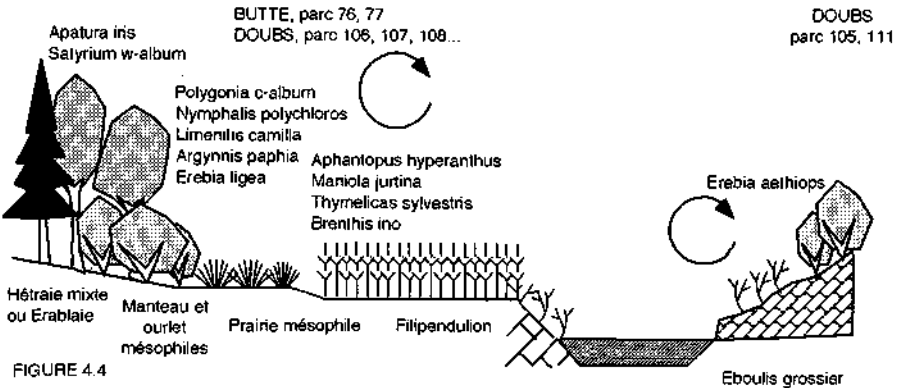


FIGURE 4.4

FIGURE 4 : types de rives de cours d'eau

relles (*Coenonympha pamphilus*, *Maniola jurtina*) ou d'une végétation graminéenne luxuriante (*Aphantopus hyperanthus*).

Avant le village de Valangin, les talus riverains du Seyon s'élargissent et sont colonisés par un cordon boisé dont la densité et l'étendue augmentent vers l'aval (fig. 4.2). Les espèces des milieux ouverts sont ainsi progressivement remplacées par des espèces largement répandues dans les massifs boisés, le long des lisières ou au bord des chemins forestiers de la région. La faune de ce cordon «alluvial» (11 espèces) est toutefois marquée par l'absence des espèces forestières les plus intéressantes, sa surface et sa diversité structurale étant probablement trop faibles (voir GONSETH, 1993).

Le peuplement lépidoptérologique des rives du cours naturel de l'Areuse (fig. 4.3) est plus riche que celui du Seyon (17 espèces en moyenne). Deux raisons principales expliquent ce fait: 1) l'Areuse longe la lisière d'une hêtraie mixte sur une partie de son cours (parc 79); 2) en maints endroits son talus riverain est assez large pour ménager une bande de prairie mésophile entre le Filipendulion et les prairies grasses avoisinantes (parc. 80). Aux différentes espèces observées le long du Seyon, qu'elles soient prairiales ou forestières, s'ajoutent ainsi quelques espèces caractéristiques des massifs forestiers de grande surface et de bonne diversité structurale (*Limenitis camilla*, *Erebia ligea* par exemple) ou des prairies extensives (*Melanargia galathea*).

*Brenthis ino* est absente des rives du Seyon et extrêmement rare le long de celles de l'Areuse (1 individu observé) bien que *Filipendula ulmaria*, plante-hôte de ses chenilles, y soit particulièrement abondante. Comme nous l'avons déjà souligné (GONSETH 1992a), ce fait est sans doute imputable à leur pauvreté en plantes nectarifères. D'autre part, le manteau arbustif des massifs boisés qui colonisent ou bordent les talus riverains du Seyon et de l'Areuse est trop lacunaire pour abriter les espèces les plus intéressantes des lisières forestières mésophiles.

#### *Buttes et Doubs:*

Le Doubs et le Buttes sont bordés, du moins sur une partie de leur cours, de rives dont la structure rappelle celle de la figure 4.4. Le talus riverain, rocheux, est colonisé par une flore clairsemée et par quelques buissons; une zone de mégaphorbiées (Doubs: Filipendulion; Buttes: Petasition) de largeur variable, parfois pourvues de lambeaux de prairies mésophiles riches en plantes nectarifères (buttes, remblais), sépare la rivière et la forêt dont le manteau arbustif est assez bien structuré et assez riche (présence de *Salix capreae*, *Populus tremula* par ex.) pour que les espèces de papillons caractéristiques des lisières mésophiles apparaissent (*Apatura iris* ou *Nymphalis polychloros* notamment). Au bord du Doubs, quelques surfaces d'éboulis calcaires grossiers à végétation clairsemée diversifient encore la structure générale de la rive. Le peuplement lépidoptérologique de ces éboulis est essentiellement caractérisé par la présence de fortes populations d'*Erebia aethiops*, espèce qui se retrouve aussi dans certaines pelouses sèches de la région.

D'après nos résultats, le Doubs et le Buttes sont donc bordés de rives dont la nature et la diversité sont très favorables à la faune lépidoptérologique de la région. Soulignons qu'en ce qui concerne le Doubs en tout cas, les obser-

vations rassemblées dans le tableau 3 ne sont qu'un pâle reflet de la réalité, car :

- seule la rive neuchâteloise a été retenue dans cette étude; or cette rive est moins favorable aux lépidoptères diurnes que la rive française qui lui fait face compte tenu notamment de son plus faible ensoleillement (pied de versant N). Fait aggravant, une grande partie des surfaces de mégaphorbiées étudiées sur la rive neuchâteloise ont été plantées de peupliers (plantations régulières assez denses) ce qui diminue encore leur ensoleillement;
- certains types de milieux qui bordent les rives françaises du Doubs sont absents de la rive neuchâteloise: prairies naturelles à *Polygonum bistorta*, restes de vieux vergers et vires rocheuses notamment.

En fait ce ne sont pas moins de 45 espèces (!), dont *Apatura ilia*, *Coenonympha arcania* et *Lopinga achine* (Haldimann com. pers), *Apatura iris*, *Araschnia levana*, *Carterocephalus palaemon*, *Hamearis lucina*, *Lycaena helle* et *Nymphalis antiopa* (observations personnelles), qui ont été recensées depuis 1980 sur l'ensemble des rives neuchâteloises et françaises du Doubs entre «les Graviers» et Biaufond. Ainsi, fait remarquable, toutes les espèces caractéristiques des milieux de transition méso-hygrophiles de la région y sont présentes, y compris les plus menacées (*Limenitis populi* a été observé dans une clairière forestière dominant le Doubs! voir GONSETH 1993b).

### Prairies humides

A l'inverse des rives du Doubs et du Buttes qui forment chacune une macrostructure paysagère diversifiée très favorable aux papillons diurnes, les 17 prairies humides restantes ne représentent, pour la plupart, que des éléments structuraux isolés au sein du paysage agricole intensif. Toutefois, malgré leur faible surface (moy. 0.7 ha, min. 0.2, max. 1.5) et ce contexte défavorable, elles abritent ensemble pas moins de 47 espèces de papillons dont 14 sont menacées aux échelles nationale ou régionale. Les remarques suivantes peuvent être faites concernant leur peuplement lépidoptérologique global:

- présence soutenue (15 espèces sur 47, 32%) et fréquence assez élevée (moy. 34%, min. 6%, max. 76%) d'espèces dont les chenilles exploitent des graminées; les milieux considérés leur sont donc particulièrement favorables<sup>6</sup>;
- présence à une fréquence assez élevée (moy. 42%, min. 17%, max. 76%) des espèces nectarivores très mobiles (*Aglais urticae*, *Inachis io*, *Vanessa atalanta*, *Cynthia cardui*, *Pieris rapae*, *P.napi*, *P.brassicae*, *C.hyale*); la plupart des milieux concernés sont donc attractifs et jouent le rôle, important dans un contexte agricole intensif, de «sites nutritionnels» de remplacement pour de nombreuses espèces de la région.

Ces constatations générales mises à part, force est de constater que les peuplements lépidoptérologiques de ces 17 prairies humides varient fortement: de nombreuses espèces ne sont présentes que très ponctuellement et leur distribution paraît, au premier abord du moins, assez aléatoire. En ce

<sup>6</sup> Les papillons dont les chenilles exploitent des graminées ne représentent que le 22% de la faune globale du canton de Neuchâtel.

qui concerne les espèces caractéristiques des milieux humides une certaine logique semble toutefois se dégager :

Les sites abritant *Lycaena helle* (parc. 9, 417) abritent aussi *Melitaea diamina*, *Lycaena hippothoe* et *Brenthis ino* et ceux abritant *Melitaea diamina* (parc 9, 417, 118, 115) abritent aussi *Lycaena hippothoe* et *Brenthis ino*; à l'inverse, les sites abritant *Brenthis ino* et *Lycaena hippothoe* comme ceux abritant *Melitaea diamina* et *Coenonympha glycerion* ne se recoupent que partiellement et les sites abritant l'ensemble de ces espèces ne recourent pratiquement pas ceux qui abritent *Maculinea nausithous*. En outre, toutes ces espèces, *M. nausithous* exceptée, colonisent des milieux non ou extensivement exploités. Ces constatations, émanant des résultats obtenus dans les 17 sites concernés, sont confirmées par la prise en compte de l'ensemble des données neuchâteloises à notre disposition.

Sur la base des relevés phytosociologiques effectués dans chaque milieu, il a été possible, par le biais des indices écologiques de LANDOLT (1977), de comparer la teneur en substances nutritives et l'humidité moyenne de ces sites. Ils se répartissent selon un gradient allant de 2.5 (parc. 212, Molinion) à 3.6 (pseudoroselières et mégaphorbiées) pour l'humidité et de 2.5 (parc 228, Molinion) à 4.0 (parc 276, pseudoroselière) pour la teneur en substances nutritives. Les constatations suivantes émanent de la répartition des espèces susmentionnées dans les sites concernés :

- *Coenonympha glycerion* et *Maculinea nausithous* colonisent des sites d'humidité variable mais pauvres en substances nutritives;
- *Lycaena helle* colonise des sites humides riches en substances nutritives;
- *Melitaea diamina* colonise des sites humides dont la teneur en substances nutritives est très variable;
- *Lycaena hippothoe* et *Brenthis ino* colonisent des sites dont l'humidité et la teneur en substances nutritives sont très variables.

Bien que ces constatations soient basées sur les résultats obtenus dans un petit nombre de stations, nous soulignerons qu'elles sont en accord avec l'écologie générale de leurs plantes-hôtes respectives (voir tab. 1).

Les peuplements de ces 17 prairies humides se différencient aussi par l'apparition d'autres espèces, parfois très intéressantes :

- les prairies humides bordées de forêts voient leur peuplement s'enrichir en espèces telles qu'*Erebia ligea*, *E. euryale* ou *Argynnis paphia* par exemple. A ce titre la parcelle 228 est la plus particulière: Molinion très pur, ce site est entouré de forêts dont le manteau arbustif est bien structuré; malgré la nature de sa végétation herbacée, son peuplement lépidoptérologique n'est pas caractérisé par la présence d'espèces de milieux humides (seule *Brenthis ino* y a été observée), mais par celle d'une riche faune de lisière et de clairière forestière dont les plus intéressantes sont *Limenitis populi* et *Aporia crataegi*;
- les Molinion les plus secs sont caractérisés par la présence d'espèces généralement associées aux pelouses mésophiles voire xérophiles (*Melanargia galathea*, *Erynnis tages*, *Cyaniris semiargus* par exemple). L'apparition très ponctuelle des plus xérophiles d'entre elles ne répond à aucune logique apparente: *Lysandra coridon* a été observé dans la parcelle 358 alors que *Callophrys rubi* et *Spialia sertorius* l'ont été dans la parcelle 212. Enfin, *Hamearis lucina* qui, ailleurs dans le canton, a essentiellement été

observée dans des pelouses abandonnées relativement sèches, est présente dans deux Mégaphorbiées très humides (parcelles 9 et 417).

L'ensemble de ces résultats souligne que le groupe de 17 sites traités dans ce chapitre est extrêmement hétérogène. Les différences fauniques et floristiques mises en évidence, sans transition nette, sont assurément le fruit d'un gradient de variables endogènes (humidité) et/ou exogènes (eutrophisation) associées à l'action de diverses variables purement stationnelles (types de milieux voisins, types d'exploitation passée ou présente). Ces interactions extrêmement complexes font que, dans le Jura neuchâtelois du moins, il est pratiquement impossible de trouver deux milieux humides dont les caractéristiques sont identiques et ceci même si leur physionomie générale est comparable. Les résultats fauniques et floristiques obtenus dans les divers Molinion étudiés en sont la preuve tangible. Compte tenu de la rareté et de l'isolement actuels des milieux humides de la région, cette constatation est préoccupante car elle suppose que les diverses espèces hydrophiles encore présentes n'ont que très peu de chances de trouver de nouveaux sites répondant à leurs exigences et que, sans mesure draconienne de protection des milieux humides relictuels, la plupart de ces espèces sont ainsi vouées à une disparition rapide. *Eurodryas aurinia*, *Lycaena helle* et *Melitaea diamina* sont sans doute les plus menacées.

#### RÉCAPITULATION ET PROPOSITIONS CONCRÈTES

Nous n'avons pas la prétention d'avoir étudié la totalité des milieux humides du Jura neuchâtelois. Toutefois, compte tenu de la méthode adoptée (étude préalable de toutes les photos aériennes disponibles), il est certain que les principaux d'entre eux ont été visités au moins une fois. Sur cette base il est possible d'affirmer que les espèces de papillons diurnes caractéristiques des milieux humides font partie des espèces les plus menacées de la région.

L'importance des milieux humides pour la faune lépidoptérologique neuchâteloise dépasse fortement la préservation des seules espèces sténoèces. Il ressort en effet de nos résultats que la plupart d'entre eux représentent des refuges secondaires, transitoires ou permanents, pour une faune qui, si elle est parfois banale, est généralement bannie du paysage agricole intensif. Les plus petits d'entre eux (dolines par exemple) ont donc un intérêt certain.

Le problème de la préservation de la faune lépidoptérologique des milieux humides doit être abordé à plusieurs niveaux :

- les vallées du Doubs et du Buttes, auxquelles peuvent être associées au moins les gorges de l'Areuse, sont extrêmement importantes pour une large partie de la faune régionale. Leur diversité faunique actuelle est non seulement due à la présence ponctuelle de milieux de qualité favorables à certaines espèces sténoèces, mais aussi à la macrostructure paysagère (écocomplexe, voir BLANDIN & LAMOTTE 1988) que leur juxtaposition représente. *Apatura iris*, *A.ilia*, *Nymphalis polychloros*, *N.antiopa* et *Limenitis poluli* par exemple ne sont pas tributaires de la seule présence de leurs plantes-hôtes, mais aussi de la diversité structurale globale des milieux où elles croissent. D'un point de vue strictement pratique, la

préservation de la qualité de ces macrostructures n'est pas très contraignante: maintien des caractéristiques actuelles des éléments qui les forment (l'éclaircissement des milieux riverains replantés serait toutefois très favorable) et, en cas d'exploitation des forêts avoisinantes, préservation du manteau arbustif caducifolié (et notamment des essences les plus favorables: *Salix capreae*, *Populus tremula*) qui borde les prairies humides existantes;

- la préservation des derniers massifs tourbeux de la région est indispensable. Bien que concernant une surface plus limitée que celle des milieux riverains susmentionnés, elle relève de la même logique mais pose des problèmes fondamentaux plus complexes. Dans leur état actuel, l'intérêt lépidoptérologique des tourbières neuchâteloises repose notamment sur la juxtaposition de nombreux éléments structuraux différents, primaires, secondaires voire même totalement étrangers au haut-marais originel, mais qui sont tous devenus extrêmement rares dans la région. D'un strict point de vue théorique, une politique de préservation des tourbières devrait privilégier un retour vers leur état initial, soit vers la restauration d'un haut-marais à sphaignes bordé de forêts «primaires» de pins de montagne. En admettant qu'une telle évolution soit possible, elle entraînerait une baisse de la diversité faunique du milieu au profit d'une plus grande «naturalité». D'un strict point de vue pratique, une telle politique devrait plutôt tendre vers une amélioration de la situation actuelle privilégiant la maintenance de nombreux milieux différents eux-mêmes garants de la préservation d'un grand nombre d'espèces menacées de la région. Le risque fondamental d'une telle politique serait toutefois la perte éventuelle des espèces tyrphophiles strictes (*Boloria aquilonaris*, *Colias palaeno*) au profit d'une faune méso-hygrophile moins caractéristique. Le seul moyen de trancher objectivement serait d'obtenir, par le biais de méthodes ciblées (monitoring), des données précises sur l'état actuel et l'évolution des populations de ces espèces tyrphophiles; si une nette tendance de déclin devait se dégager, des mesures drastiques de régénération du haut-marais devraient être prises; si une certaine stabilité se dégageait une politique globale visant au maintien de la diversité structurale actuelle devrait être adoptée. Dans tous les cas de figure, l'aménagement de zones tampons entre tourbière et milieux agricoles voisins s'impose. Pour les lépidoptères diurnes, comme nous l'avons déjà souligné, une largeur moyenne d'environ 7 mètres serait sans doute suffisante. Cette zone tampon ne devrait recevoir aucun engrais et être fauchée une fois par an au maximum;
- la plupart des autres milieux humides étudiés représentent des éléments structuraux isolés. La préservation de leurs qualités actuelles doit donc être envisagée par la prise de mesures ponctuelles adaptées aux caractéristiques de chacun d'eux. Les faits suivants peuvent être soulignés:
- les tourbières dégradées des Verrières et de Couvet représentent des sites extrêmement intéressants pour la faune lépidoptérologique régionale (fortes populations de *Melitaea diamina* par exemple); aujourd'hui inexploitées elles ne sont donc pas directement menacées; la négociation d'un statut particulier pour ces surfaces serait toutefois la meilleure garantie de leur préservation à long terme; un tel statut ne serait pas très contraignant

puisque aucune intervention régulière ne s'impose pour y parvenir, du moins pour les Lépidoptères diurnes;

- les pseudoroselières (comme les roselières proprement dites) sont, par essence, peu favorables aux Lépidoptères diurnes. Aucune mesure ne doit donc être envisagée pour tenter de modifier cet état de fait;
- dans leur état actuel, le seul intérêt des rives non arborées du Seyon est leur qualité de site de reproduction pour quelques espèces ubiquistes ou banales. Leur structure permettrait toutefois une amélioration sensible de leur qualité globale pour les Lépidoptères diurnes. Sur une grande partie de leur cours, elles sont en effet séparées de la route cantonale par une bande herbeuse abandonnée par l'agriculture dont la largeur peut excéder 15 mètres. Aujourd'hui cette bande herbeuse est fauchée précocement et de manière répétitive et est ainsi colonisée par une prairie graminéenne eutrophe particulièrement pauvre. Un entretien plus adéquat de cette surface (1 seul fauchage annuel effectué en août, proscription de tout amendement) pourrait se traduire à terme par son enrichissement floristique (une prairie maigre méso-hygrophile serait l'état idéal) et par là-même par un enrichissement progressif de sa faune lépidoptérologique;
- la seule amélioration envisageable des qualités actuelles des rives arborées du Seyon serait la modification progressive de leurs strates arbustives et arborescentes par le remplacement des trop nombreux résineux présents par des feuillus: *Ulmus sp.*, *Salix capreae*, *Populus tremula* notamment;
- les rives naturelles de l'Areuse sont colonisées par une faune assez diversifiée. Toutefois, la plupart des espèces observées sont représentées par un très petit nombre d'individus. Si l'aménagement d'une zone tampon continue et inexploitée entre la rivière et les cultures avoisinantes ne s'impose pas (le talus riverain est souvent assez large), le renoncement à tout épandage d'engrais aux abords du haut de ce talus serait extrêmement favorable puisqu'il éviterait l'eutrophisation progressive directe de sa végétation;
- les dernières prairies à *Polygonum bistorta* qui abritent *Lycaena helle* doivent être impérativement préservées. L'une d'entre elles est inexploitée, l'autre est régulièrement parcourue par du bétail (reposer). Si *Lycaena helle*, avec toutes les espèces qui l'accompagnent, a résisté jusqu'à aujourd'hui à ce type d'exploitation, cela est exclusivement dû au faible impact global que le bétail a sur cette surface. Mais toute modification de son type d'exploitation (par un changement de propriétaire par exemple) risque de se traduire par une dénaturation profonde de ses qualités actuelles. La négociation d'un plan précis d'exploitation de ce site est le seul moyen envisageable pour en assurer le maintien à long terme si sa mise sous protection intégrale n'est pas envisagée;
- les dolines de la vallée de la Brévine n'abritent pas une faune très diversifiée; elles ne sont toutefois pas dénuées d'intérêt puisqu'elles assurent le maintien de sites de reproduction stables pour *Brenthis ino*; la seule menace qui plane sur celles qui sont inexploitées est leur remblaiement progressif par des matériaux divers; si une telle pratique est abandonnée aucune intervention particulière ne doit être envisagée, du moins à moyen terme, pour en garantir les qualités actuelles; celles qui sont

- exploitées sont encore caractérisées par une flore riche et diversifiée ce qui sous-entend qu'aucun épandage d'engrais n'y est réalisé; par contre, leur fauchage est effectué en même temps que celui des prairies grasses qui les entourent ce qui est très défavorable à la faune lépidoptérologique; un fauchage retardé (fin juillet, début août) serait une mesure envisageable pour tenter d'améliorer la qualité de leurs peuplements;
- les Molinion étudiés abritent dans l'ensemble une faune riche et diversifiée dont plusieurs éléments sont menacés (*Maculinea nausithous*, *Melitaea diamina*, *Coenonympha glycerion*, *Lycæna hippothoe*); leur protection doit donc être envisagée. Si leurs peuplements respectifs varient beaucoup en fonction de variables stationnelles, leur maintien à long terme ne peut être assuré que si certaines précautions générales sont prises: renoncement à tout drainage; fauchage périodique tardif des prairies (pas plus d'un par an; un fauchage bi à triennal est suffisant); proscription de tout apport d'engrais; renoncement à toute exploitation par du bétail ou, du moins, gestion particulière de la surface parcourue afin d'éviter tout stationnement et tout pacage réguliers et de longue durée (risques de piétinement excessif, engraissement naturel).

#### CONCLUSIONS

Mis à part quelques sites particulièrement préservés, la plupart des milieux humides du Jura neuchâtelois sont très hétérogènes et fortement isolés. Considérés dans leur ensemble, ils peuvent être assimilés aux éléments éparpillés d'une macrostructure paysagère éclatée. Ce morcellement, associé à la disparition de quelques éléments primaires importants, a déjà entraîné la disparition ou l'extrême raréfaction de plusieurs espèces de papillons diurnes: *Clossiana titania*, *Coenonympha tullia*, *Minois dryas*, *Maculinea teleius* et *Eurodryas aurinia*. Toutefois, nous pensons avoir démontré que, dans leur état actuel, ils revêtent encore un intérêt majeur pour la faune lépidoptérologique régionale que cela soit comme milieux relictuels de nombreuses espèces sténoèces fortement menacées ou comme refuges pour une faune plus banale mais fortement agressée par les pratiques agricoles actuelles. Dans ce contexte, la prise de mesures rapides devant assurer leur protection doit être considérée comme une priorité.

---

#### Légendes du tableau 2:

PARC: numéro de la station    ALT: altitude    SRF: surface étudiée  
LNG: longueur du transect effectué (milieux riverains)  
RBUJ: recouvrement affectif des buissons  
RBTOT: recouvrement total des éléments boisés (buissons et massifs boisés)  
UTIL: type d'utilisation/d'entretien de la surface considérée  
NSP: nombre d'espèces de papillons    SED: nombre d'espèces sédentaires / peu mobiles  
ADT: nombre d'adultes (toutes les espèces)    ADS: nombre d'adultes (espèces sédentaires)  
SPF: nombre de plantes à fleurs observées  
NFL: note floristique globale (voir texte)

**Tableau 2: Caractéristiques des milieux étudiés**

PARC	LOC	ALT	SFF	LNG	RBU1	BTDT	MILIEU	UTIL	NSP	AOT	SED	AOS	SPF	NFL
122	Chaux-de-Fonds	1260	4 325		3.3	24.7	Pâturage humide	SANS	6	32	3	11	33	4
106	Doubs	620	1 600				Mégaph./Prairie més.	SANS	10	28	5	17	30	4
110	Doubs	817	2 350		0.0	60.0	Mégaphorbiée	SANS	11	24	9	18	21	1
111	Doubs	616	1 250		0.0	60.0	Eboufi humide	SANS	6	30	6	17		
149	Engolton	690	2 375		0.0	0.0	Roselière	SANS	3	12	2	6	7	2
276	St-Sulpice	745	3 750			12.0	Mégaph./Friche	SANS	12	48	6	19	17	2
345	Seyon	670		1460		90.0	Cordon boisé alluvial	SANS	11	89	6	27	26	2
76	Buttes	780	8 500			3.4	Mégaph./Prairie més.	SANS	17	37	12	27	21	2
77	Buttes	790	11 625	700		0.0	Prairie mésotrophe	SANS	18	53	13	42	35	3
78	Areuse	725	7 437	1050		17.4	Mégaphorbiée	SANS	18	75	10	41	27	2
105	Doubs	625	1 960	260	0.0	30.0	Prairie més. ouverte	SANS	13	21	9	14	35	5
108	Doubs	614	3 975		0.0	0.0	Mégaphorbiée	SANS	12	24	8	20	11	1
109	Doubs	618	4 150		0.0	80.0	Mégaphorbiée	SANS	13	34	8	18	15	1
212	Coffrane	755	2 160		0.0	6.3	Molinion	FPAR	18	126	13	119	49	5
334	Boudevilliers	800	4 400		0.0	0.0	Molinion	FAUC	7	116	5	112	17	2
340	Valangin	735	6 950		0.0	0.0	Pâturage humide	PATU	8	84	6	77	26	3
358	Lignièrès	900	12 675		1.5	1.5	Molinion	SANS	24	226	16	194	53	5
9	Côte-aux-Fées	1025	14 500		2.5	2.5	Mégaph./Merais trans.	PPAR	22	234	16	225	29	3
126	Brévine	1165	13 580		11.0	13.0	Molinion	SANS	18	145	11	125	38	5
417	Buttes	945	4 000		0.0	0.0	Mégaph./Prairie més.	SANS	19	90	14	65	38	2
107	Doubs	615	6 650		0.0	0.0	Mégaph./Prairie més.	SANS	14	90	8	62	23	3
112	Locle	1215	4 900		0.0	0.0	Pâturage hu. més.	PATU	10	18	6	15	12	3
113	Locle	1220	2 050		10.0	10.0	Molinion	SANS	7	16	5	14	23	4
116	Locle	1225	4 850		0.0	0.0	Molinion	PPAR	17	37	13	32	25	4
118	Locle	1235	9 000		4.9	4.9	Molinion/Prairie més.	PPAR	15	44	12	31	29	5
236	Brévine	1030	1 500		0.0	0.0	Doline	FPAR	9	18	6	9	51	4
80	Areuse	726	6 300	1162		30.0	Mégaphorbiée	SANS	11	29	5	9	28	2
81	Areuse	727	4 190			1.6	Prairie gresse hu.	FPAR	4	6	1	1	46	3
261	Brenets	750	5 325		0.0	0.0	Roselière	SANS	7	13	1	5	13	3
268	Seyon	715	6 020	1485			Mégaphorbiée	FAUC	8	34	2	4	18	1
240	Cachot	1060	1 480		0.0	0.0	Doline	SANS	6	11	1	1	51	4
148	Cachot	1050	800				Friche	DISP	4	4	2	2	56	4
230	Brévine	1130	15 250		2.3	22.1	Magnocar./Mégaph.	PPAR	15	50	8	48	48	4
241	Cachot	1060	1 210		0.0	0.0	Doline	FPAT	1	1	1	1	49	4
232	Brévine	1030	1 235		0.0	0.0	Doline	PPAR	5	9	2	2	35	5
233	Brévine	1040	2 986		0.0	0.0	Doline	FPPR	7	36	3	26	30	4
235	Brévine	1040	400		0.0	0.0	Doline	FPPR	2	2	0	0	33	4
237	Brévine	1030	1 330		0.0	0.0	Doline	SANS	9	13	5	7	47	4
239	Brévine	1035	1 960		0.5	0.5	Doline	FPAR	12	25	6	15	47	4
242	Cerneux-Péquignot	1054	1 236		0.0	0.0	Doline	FPPR	7	10	3	3	49	4
243	Cerneux-Péquignot	1054	1 792		0.0	0.0	Doline	FPPR	6	10	2	2	58	4
115	Locle	1230	6 775		1.1	1.1	Molinion	PPAR	11	26	9	23		
1213	Brévine	1040					Lende	SANS	13	33	7	25		
1214	Brévine	1040					Mégaph./Prairie hu.	FPAR	9	33	7	31		
29	Couvet	1097	15 675		0.6	0.6	Tourbière dégr.	SANS	23	274	19	233	53	3
33	Cachot	1050	13 200		0.0	0.0	Prairie grasse	FAUC	5	21	3	18	6	1
72	Verrèrès	920	13 000				Tourbière dégr.	SANS	18	142	12	129	38	4
35	Cachot	1055	17 175		2.5	2.5	Pâturage	PATU	30	192	23	178	57	5
36	Cachot	1050	2 375	950			Bordure tourb.	SANS	14	104	11	91	51	3
37	Cachot	1050	700				Telus d'explo.	SANS	19	66	13	53	46	4
38	Cachot	1050	2 150		2.6	2.6	Caricaie, Mégaph.	SANS	13	74	13	74	21	4
40	Cachot	1050	7 000		0.0	0.0	Caricaie, Lende	SANS	12	98	10	96	24	4
41	Cachot	1050	3 130	310	0.0	0.0	Bordure tourb.	SANS	12	93	8	82	36	3
31	Cachot	1050	6 325		2.0	3.3	Lende	SANS	14	83	9	73	36	4
34	Cachot	1050	1 991	530	0.0	0.0	Telus d'explo.	FPAR	18	183	14	146	47	4
32	Cachot	1050	5 450		4.3	4.3	Caricaie	SANS	6	30	6	30	15	4
39	Cachot	1050	800		0.0	0.0	Prairie/friche	FPAR	11	24	9	15	34	4
42	Cachot	1050	40 000		10.0	35.0	Haut-Merais	SANS	6	42	4	40	0	
43	Cachot	1050	12 975		10.0	35.0	Haut-Merais	SANS	4	21	2	16	0	
45	Cachot	1050	3 100		0.2	0.2	Friche	SANS	14	51	11	47	15	4
44	Cachot	1050	22 000		10.0	35.0	Haut-Merais	SANS	4	27	4	27	0	





### Remerciements

Je tiens à remercier le Prof. W. Matthey et le Dr W. Geiger qui m'ont suivi et conseillé durant toute la durée de mon travail et qui ont proposé certaines corrections judicieuses à ce manuscrit.

---

### Résumé

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune des Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 61 milieux humides du Jura neuchâtelois. Les analyses effectuées soulignent des différences importantes entre les peuplements lépidoptérologiques des différents types de milieux humides prospectés, le rôle non négligeable de «refuges» que jouent certains d'entre eux pour de nombreuses espèces de la région et la précarité actuelle des populations de la plupart des espèces sténocénes qui les colonisent encore.

### Summary

*The butterflies (Lepidoptera Rhopalocera) of humide biotopes in the Jura mountains of Neuchâtel II: peat-bogs, purple moorgrass meadows, meadowsweet stands.* In the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland) 61 humide biotopes have been explored. The statistical analyses emphasized great differences between the butterfly communities of the different types of biotopes studied, the prominent refuge-part played by some of them for many species of the region and the recent precariousness of the most populations of the stenotope species which still live in them.

### Zusammenfassung

*Die Tagfalterfauna (Lepidoptera Rhopalocera) feuchter Lebensräume des Kantons Neuenburg II: Torfmoore, Pfeifengrass-Streuwiesen, Hochstaudenfluren.* Die Tagfalterfauna 61 feuchter Lebensräume des neuenburger Jura wurde studiert. Die erhaltenen Resultate zeigen grosse Unterschiede zwischen den lepidopteroologischen Beständen der verschiedenen Lebensraumtypen, die wichtige Zufluchtsrolle, die einige für mehreren einheimischen Tagfalterarten spielen und die heutige Vergänglichkeit der Populationen der meisten stenöken Arten, die diese Lebensräume noch besiedeln.

### BIBLIOGRAPHIE

- BLANDIN, P. & LAMOTTE, M. — (1988). Recherche d'une entité correspondant à l'étude des paysages: la notion d'écocomplexe. *Bull. Ecol.* 19: 547-555.
- BRYNER, R. — (1984). Le Catalogue des Lépidoptères de Frédéric de Rougemont: Liste complémentaire (macrolepidoptera). *Bull. romand Entomol.* 2: 3-26.
- GEIGER, W. — (1981). Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Méthodes, Faunistique et Caractéristiques du peuplement. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 103: 11-27.
- GEIGER, W. — (1981). Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). II. Microdistribution des adultes. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 54: 117-132.

- GOBAT, J.M. — (1984). Ecologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse. Thèse, Uni. Neuchâtel, 255 pp.
- GONSETH, Y. — (1991). La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y. — (1992a). La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 65: 413-430.
- GONSETH, Y. — (1992b). Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepid.* 15: 106-122.
- GONSETH, Y. — (1992c). La faune des Lépidoptères diurnes des lisières forestières du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 65.
- GONSETH, Y. — (1993a). La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I. Les milieux à *Maculinea nausithous*. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 116, 2.
- GONSETH, Y. — (1993b). Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 67.
- GONSETH, Y. — (1994). Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. in Duelli: Liste rouge des espèces animales menacées de Suisse. OFEPP, Berne, 97 pp.
- GRUENIG, A., VETTERLI, L. & WILDI, O. — (1986). Les hauts-marais et marais de transition de Suisse. WSL Berichte 281, Birmensdorf, 58 pp.
- HILL, M.O. — (1979). TWINSPAN — A Fortran programm for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. *Cornell University Ithaca, N.Y.*, 90 pp.
- JOSS, M. — (1984). Catalogue des papillons (Macrolépidoptères) du canton du Jura et régions limitrophes. Extrait des *Actes Soc. Jura. Emul.*, 49 pp.
- LSPN — (1987). Les Papillons de jour et leurs biotopes. Bâle, 512 pp.
- MATTHEY, W. — (1971). Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Rev. suisse Zool.* 78, 2: 367-536.
- MULHAUSER, B. — (1991). Compte rendu du premier recensement des libellules et papillons diurnes de la «Grande Cariçaie» (Rive sud-est du lac de Neuchâtel). *Bull. romand. Entomol.* 9: 31-39.
- OFA — (1988). Cadastre alpestre suisse; Canton de Neuchâtel; Agriculture, économie pacagère et alpestre. *Office fédéral de l'agriculture*, Berne, 327 pp.
- ROUGEMONT, F. de — (1904). Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois. Neuchâtel, 366 pp.
- RUETSCHI, J. — (1985). Habitatnutzung von *Anthocharis cardamines* L. und *Colias palaeno europome* Esper (Lepidoptera Pieridae). Lizentiatsarbeit. *Zoologisches Institut*, Bern, 73 pp.

---

Adresse de l'auteur:

Y. Gonseth, CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel.

## Système d'Information Géographique (SIG) et études faunistiques: une première approche basée sur les Rhopalocères

YVES GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

*Geographic information system (GIS) and faunistical studies: a first approach based on the butterflies.* - The definition of an efficient protection policy of species and habitats is a crucial problem with which every public or private institution interested in nature conservation is confronted. On the basis of concrete examples issued from the study of the lepidopterological fauna of the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland), this paper suggests, after a summary of some basic notions, a pragmatic strategy, which combines the use of a GIS with an extensive field survey.

Keywords: GIS; faunistical study; nature conservation; Rhopalocera; Swiss Jura

### INTRODUCTION

Les possibilités offertes par un Système d'information géographique (SIG) pour la représentation, la mise en valeur et l'analyse de données éco-faunistiques sont nombreuses mais exigent une pratique et une maîtrise longues à acquérir. Cet article se limitera ainsi à proposer, sur la base d'exemples concrets et des enseignements qui peuvent en être tirés, une méthode possible d'approche de la réalité biologique d'une région dans une optique de protection des espèces et des habitats. Cette approche allie l'utilisation simple de certaines potentialités d'un SIG à une étude de terrain approfondie.

### QUELQUES PRINCIPES

L'utilisation des SIG est en pleine expansion et de nombreuses publications présentant leurs principes de base (STAR & ESTES, 1990) et leur application potentielle dans divers domaines (BURROUGH, 1986; MC LAREN & BRAUN, 1993) sont aujourd'hui disponibles. Nous résumerons donc ici ce qui est indispensable à la compréhension de notre propos.

La possibilité de «mise en relation» d'informations spatiales spécifiques (= «plans thématiques» ou «couches d'informations» sous forme de points [sites de forage par ex.], de lignes [réseau hydrographique, réseau routier ou ferroviaire par ex.] ou de polygones [surfaces forestières, pâturages par ex.]) et d'informations tabulaires (banque de données classiques = ensemble d'informations descriptives sous formes numérique et/ou alphanumérique) représente un des atouts de l'association d'un SIG comme ARCINFO à un gestionnaire de banque de données comme ORACLE. L'expression «mise en relation» recouvre trois concepts fondamentaux qu'il est important de différencier: représentation, analyse et modélisation.

### *Représentation*

Ce concept n'exprime que la transcription (carto)graphique d'un ou de plusieurs plans thématiques auxquels peuvent être associées ou non certaines données tabulaires. L'image obtenue est donc l'exact reflet (respectivement le reflet simplifié) de ce qui a été numérisé (données spatiales) ou saisi (données tabulaires). En d'autres termes, une telle image n'exprime pas la réalité mais uniquement une schématisation de cette réalité.

Un plan thématique peut être composé d'informations spatiales extraites de plusieurs cartes ou plans adjacents. Un SIG comme ARCINFO effectuant automatiquement les «coutures» entre les informations spatiales (polygones ou lignes) à cheval sur plusieurs de ces documents, leurs limites physiques (une carte suisse 1:25'000 de format standard couvre une surface «réelle» de 12 x 17,5 km par exemple) n'influencent nullement leur traitement ultérieur.

Les documents cartographiques utilisés pour la réalisation d'un même plan thématique doivent être tous à la même échelle. Le résultat sera d'autant plus schématique que cette dernière sera petite (une carte au 1:200'000 offre une vision plus caricaturale de la «réalité» qu'un plan au 1:5'000). L'échelle des documents cartographiques choisis pour réaliser un plan thématique est donc extrêmement importante: elle détermine non seulement l'échelle effective de ce dernier, mais aussi les possibilités et les limites de sa future utilisation (il serait par exemple aberrant, même si cela est techniquement possible, de se fonder sur un plan thématique au 1:25'000 pour tracer les limites cadastrales d'une réserve naturelle).

La réalisation d'un plan thématique ne se limite pas à la numérisation des points, lignes ou polygones qui le composent, mais implique aussi la création d'une banque de données alphanumériques permettant de les identifier. Les informations saisies dans cette banque de données forment la légende du plan thématique concerné.

L'échelle adoptée pour la réalisation d'un plan thématique et l'échelle adoptée pour sa représentation sont totalement indépendantes. La première, comme nous venons de le souligner, a une influence directe sur la qualité des informations enregistrées, alors que la seconde n'a qu'une influence sur l'image qui en est rendue. En cas de modification de l'échelle de représentation il convient toutefois de garder à l'esprit que si le choix d'une échelle plus petite se limite à gommer certains détails, celui d'une échelle plus grande accentue certains défauts (un simple agrandissement [zoom] ne se traduit jamais par un gain d'informations). Quel que soit le choix qui a été fait, l'échelle de représentation doit figurer, au même titre que la légende, sur tout document cartographique.

Les cartes 1 à 10, qui illustrent cet article, sont de simples représentations (échelle 1: 200'000) d'une superposition des informations spatiales (limites politiques 1:25'000, réseau hydrographique 1:25'000, forêts du canton 1:10'000...) et tabulaires (données de terrain sur la faune des Rhopalocères neuchâtelois) dont nous disposons. Chaque plan thématique retenu a été réalisé sur la base de plusieurs documents cartographiques adjacents.

### *Analyse*

Ce concept recouvre l'intersection de deux ou de plusieurs couches de données spatiales et/ou tabulaires dans le but d'obtenir un plan thématique nouveau qui pourra ensuite faire l'objet d'une représentation. Dans la pratique une analyse se traduit par exemple par la subdivision de tout ou partie des polygones (respective-

ment de tout ou partie des lignes) d'une plan thématique par la superposition de tout ou partie des polygones (respectivement de tout ou partie des lignes) d'un ou de plusieurs autres plans thématiques. Plus élevé est le nombre de plans thématiques différents à disposition, plus grandes sont les possibilités d'analyse. La carte 11 est le fruit d'une analyse impliquant le modèle de terrain 1:50'000 du canton de Neuchâtel (informations spatiales), le plan thématique «cadastre alpestre» (informations spatiales) et la banque de données «cadastre alpestre» (informations tabulaires) qui lui est liée.

### *Modélisation*

Ce concept recouvre une généralisation, par le biais de méthodes statistiques évoluées, des résultats obtenus par analyse. Elle offre par exemple à son concepteur la possibilité de prévoir l'évolution, dans le temps et/ou dans l'espace, du système qu'il étudie si une ou plusieurs variables qui le caractérisent sont modifiées. Aucune tentative de modélisation n'a été faite dans le cadre de ce travail.

### INFORMATIONS PRATIQUES

Deux contraintes très différentes influencent beaucoup le traitement de données par le biais d'un SIG : le temps et le format de représentation.

### *Temps*

La réalisation de plans thématiques est un travail très long. Les étapes suivantes doivent en effet impérativement être réalisées:

- isolement de la couche d'informations concernée à partir d'un document de base (carte topographique par exemple). Si des outils performants sont, ou seront dans un très proche avenir, disponibles pour accélérer cette procédure, l'ensemble des plans thématiques utilisés ici ont été soit obtenus de l'extérieur soit intégralement décalqués sur «film» (papier-calque de haute qualité);
- numérisation du plan thématique décalqué pour pouvoir l'introduire dans la machine. Cette numérisation peut être réalisée par l'intermédiaire d'une «souris» et d'une «table à numériser» (vectorisation) ou par l'intermédiaire d'un scanner (données «raster» pouvant ensuite être vectorisées automatiquement);
- correction à l'écran de toutes les imperfections du plan concerné (polygones mal fermés, arcs isolés, microtaches ...);
- création des banques de données tabulaires associées aux plans thématiques numérisés;
- identification de tous les polygones, respectivement de toutes les lignes ou points, des plans thématiques et création d'un lien (code numérique) avec les banques de données tabulaires correspondantes. Un tel code\_lien permet par exemple de savoir à quelle association forestière (information tabulaire) correspond un polygone donné (information spatiale) du plan thématique «forêt».

Ce chapitre est basé sur l'utilisation d'un nombre limité de plans thématiques:

- frontières politiques (pays, cantons, districts, communes) de la Suisse (dont nous avons extrait les informations neuchâteloises) issues de la banque de données GEOSTAT de l'OFS (échelle 1: 25'000);
- modèle de terrain du canton de Neuchâtel (échelle 1:50'000), obtenu de l'Institut de Géophysique de l'Université de Lausanne;

- réseau hydrographique complet du canton (échelle 1:25'000);
- réseau routier du canton (échelle 1:25'000);
- agglomérations du canton (échelle 1:25'000);
- forêts du canton (approche phytosociologique) (échelle 1:10'000);
- cadastre alpestre neuchâtelois (échelle 1:25'000);
- surfaces inventoriées pour les Rhopalocères (échelle 1: 5'000). Les sites inventoriés correspondant à des structures linéaires (chemin forestiers, talus routiers, lisières) n'ont pas encore été numérisés.

### *Format*

Pour des raisons pratiques évidentes nous nous sommes tenus au format A4 pour la représentation de nos informations. Ce choix s'est forcément traduit par une forte schématisation des informations de base puisque les résultats sont présentés à l'échelle du canton. Ainsi sur les cartes 3 à 10, nos sites d'observations sont identifiés par un sigle et présentés sur une grille kilométrique.

### UTILISATION DU SOL DANS LE CANTON DE NEUCHÂTEL, DEUX EXEMPLES

Les résultats présentés dans nos articles précédents indiquent que l'évolution de la faune lépidoptérique du canton de Neuchâtel est largement tributaire de celle des pratiques agricoles et sylvicoles. Les cartes 1 et 2 donnent une première idée de l'importance des surfaces concernées.

La carte 1 est un reflet simplifié de la carte phytosociologique des associations forestières du canton (plan thématique «forêt», échelle 1:10'000 numérisé à partir des plans réalisés dans les années septante par le Prof. J.-L. RICHARD). Elle ne présente que la surface forestière totale du canton. Rappelons ici que si quelques espèces de Lépidoptères diurnes sont strictement ou principalement forestiers, l'écrasante majorité des espèces sont inféodées aux milieux ouverts.

La carte 2 est un reflet simplifié du cadastre alpestre du canton (échelle 1:25'000 d'après les cadastres alpestres communaux déposés au service cantonal de l'agriculture, OFA, 1988). L'ensemble des surfaces herbagères identifiées dans le plan thématique «cadastre alpestre» (plus de 2000 polygones) ont été réparties en 2 catégories: les pâturages permanents (surfaces herbagères pâturées vouées à la production laitière) et les estivages (surfaces herbagères pâturées vouées essentiellement à l'élevage de jeune bétail). Ce mode de représentation n'a pas été choisi au hasard, puisqu'un estivage, par son mode d'exploitation et par le type de bétail qui y transite, a plus de chances d'être favorable aux papillons qu'un pâturage permanent.

### MÉTHODE APPLIQUÉE ET ILLUSTRATION DE QUELQUES RÉSULTATS

Ce qui suit résume l'essentiel de l'approche que nous avons adoptée pour étudier la faune lépidoptérique du canton de Neuchâtel (1984-1990).

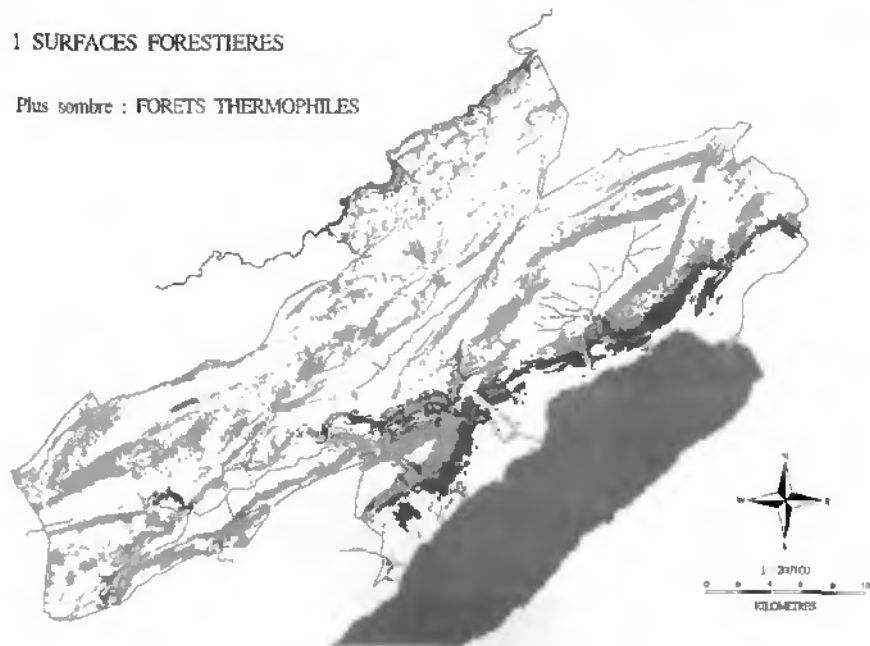
#### *1984 - 1985*

Localisation de sites potentiellement favorables aux Lépidoptères diurnes par une recherche systématique de discontinuités paysagères sur photos aériennes et sur documents cartographiques; report sur carte topographique 1:25'000 des endroits ainsi repérés et contrôle sur le terrain.

La carte 3 illustre les résultats obtenus, soit la découverte d'une soixantaine de sites intéressants (nombre d'espèces > 15) et de neuf sites de haute richesse fau-

1 SURFACES FORESTIÈRES

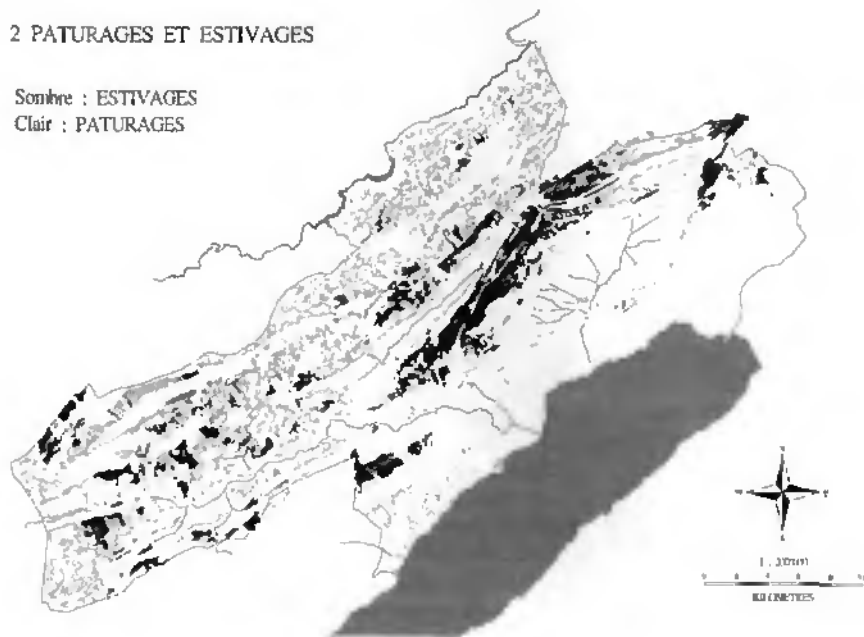
Plus sombre : FORETS THERMOPHILES



2 PATURAGES ET ESTIVAGES

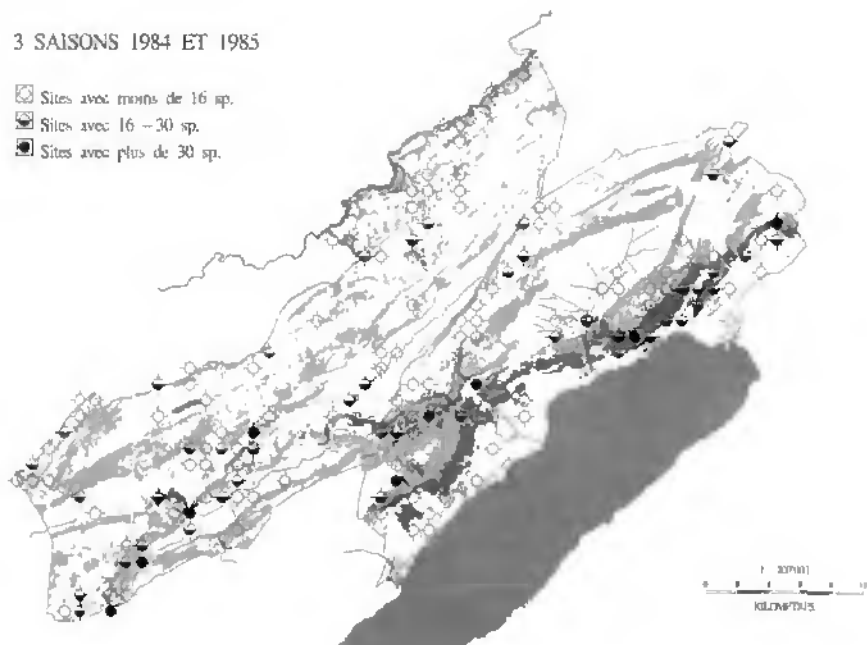
Sombre : ESTIVAGES

Clair : PATURAGES



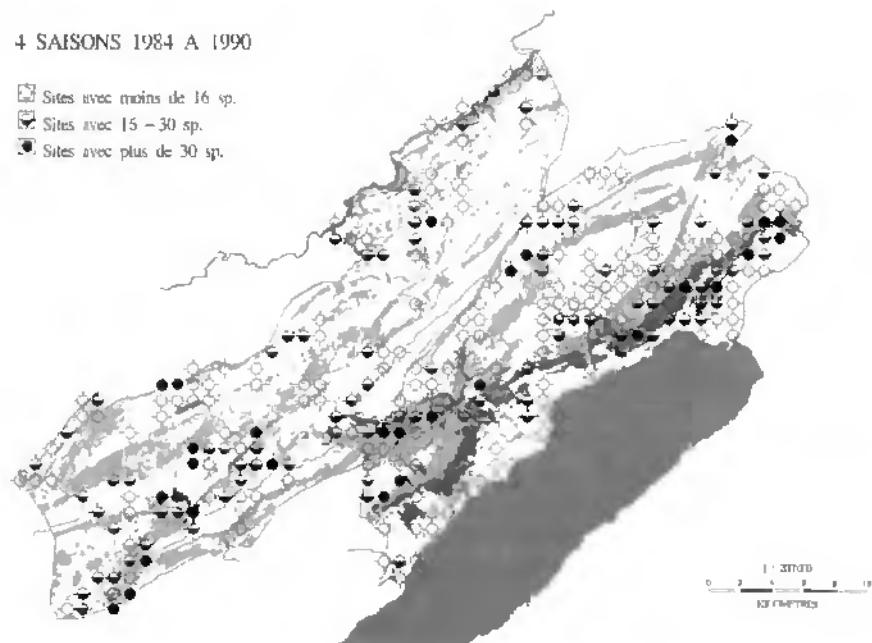
### 3 SAISONS 1984 ET 1985

- ☐ Sites avec moins de 16 sp.
- ▨ Sites avec 16 - 30 sp.
- Sites avec plus de 30 sp.



### 4 SAISONS 1984 A 1990

- ☐ Sites avec moins de 16 sp.
- ▨ Sites avec 15 - 30 sp.
- Sites avec plus de 30 sp.



nique (nombre d'espèces > 30). Rappelons que cette méthode nous a permis de découvrir en un temps record (2 saisons de terrain pour 1 seule personne) plus de 95% des espèces observées dans le canton depuis lors, espèces très rares comprises.

Une telle approche est donc particulièrement efficace pour obtenir rapidement la liste des espèces présentes dans une région de surface respectable (en l'occurrence 800 km<sup>2</sup>). Or, l'établissement d'une telle liste représente l'indispensable première étape de toute stratégie efficace de protection des espèces et de leur(s) habitat(s).

#### *1986-1990 (travail de thèse)*

Approche ciblée de la faune lépidoptérique de structures paysagères particulières (prairies et pâturages secs [GONSETH, 1994b] ou humides [GONSETH, 1993a, 1994 a], lisières [GONSETH, 1993b], clairières et chemins forestiers [GONSETH, 1993c], talus ferroviaires ou routiers [GONSETH, 1992b], bords de cours d'eau) réparties sur l'ensemble du canton. Une récapitulation des résultats obtenus (et déjà discutée [GONSETH, 1991a]) est fournie par les cartes 4 à 6.

La carte 4 souligne une augmentation sensible du réseau de sites visités et du nombre de sites intéressants découverts durant cette période. La proportion de chaque type de sites (sites pauvres à sites riches en espèces) ne s'est toutefois pas fondamentalement modifiée malgré un effort d'échantillonnage plus constant (4 passages par site entre 1986 et 1990).

La carte 5, qui ressemble assez à la carte 4, fournit toutefois une information différente: la somme totale d'espèces observées, soit la richesse faunique cumulée, dans un km<sup>2</sup>; elle intègre donc la notion de «Macrostructure paysagère» favorable aux Lépidoptères diurnes.

La carte 6 rassemble les carrés kilométriques dans lesquels une ou plusieurs espèces de Rhopalocères menacées à l'échelle nationale ont été observées; selon l'ordonnance fédérale pour la protection de la nature de 1991, de telles espèces devraient être utilisées par les autorités compétentes pour choisir des milieux dignes de protection légale.

La carte 7 présente la distribution régionale et la surface réelle de tous les sites inventoriés entre 1986 et 1990 (structures linéaires non comprises), qu'ils soient intéressants ou non. Elle a été introduite à ce niveau de notre réflexion pour souligner l'importance fondamentale que revêt le type de représentation cartographique adopté pour illustrer les résultats obtenus. En effet, les cartes 2 à 4 laissent supposer, du moins au premier abord, qu'une part importante de la surface cantonale abrite une faune lépidoptérique riche et diversifiée. Or il est clair, à la lecture de cette dernière carte, qu'il n'en est rien et que les enjeux «réels» de la protection des Lépidoptères diurnes de la région ne touchent qu'une part extrêmement faible de la surface cantonale<sup>1</sup>.

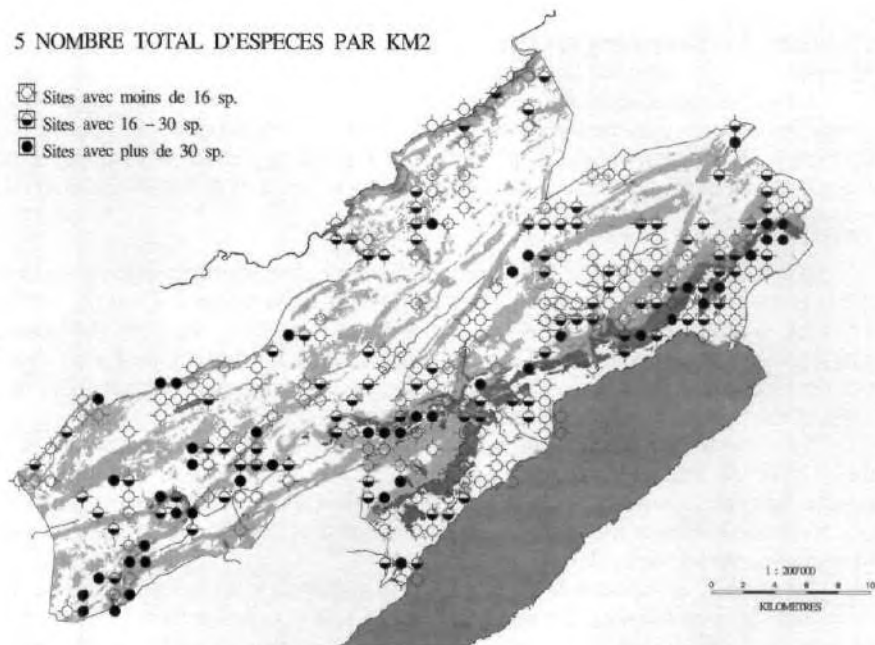
Cette seconde étape a donc notamment permis :

- d'enregistrer l'ensemble des informations rassemblées dans une BdD interactive (elles sont donc disponibles) et sur la base de leur traitement;
- de définir l'intérêt lépidoptérique respectif des divers types de milieux (primaires ou secondaires) présents dans le canton;
- de souligner, pour chacun d'eux, certaines variables influençant la nature et la structure de leurs peuplements lépidoptériques;
- de localiser plusieurs sites et «macrostructures paysagères» (accumulation de sites intéressants sur une petite surface) de haute richesse faunique;

<sup>1</sup> Notons à ce sujet que cette dernière carte relativise aussi notre propre travail

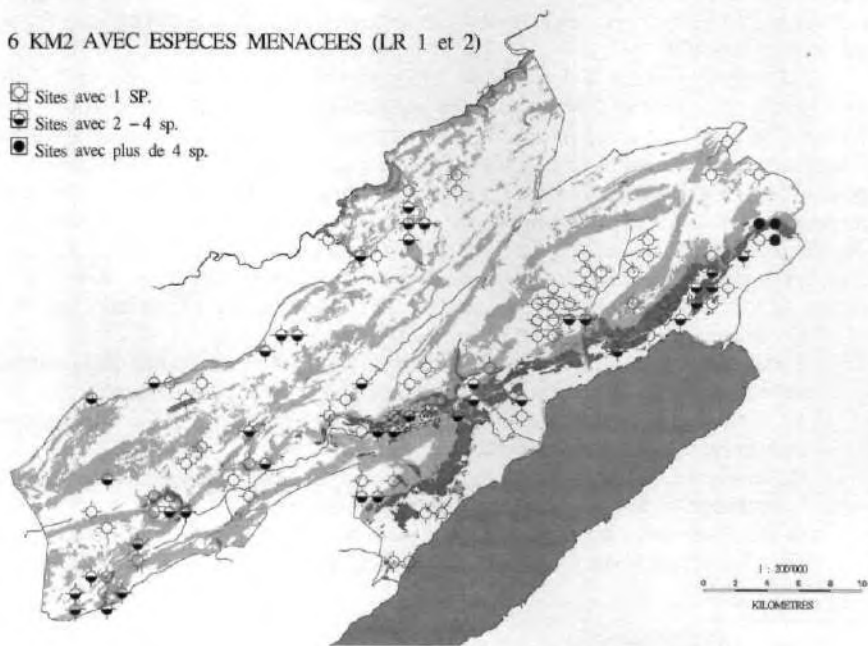
5 NOMBRE TOTAL D'ESPECES PAR KM2

- Sites avec moins de 16 sp.
- ◐ Sites avec 16 - 30 sp.
- Sites avec plus de 30 sp.

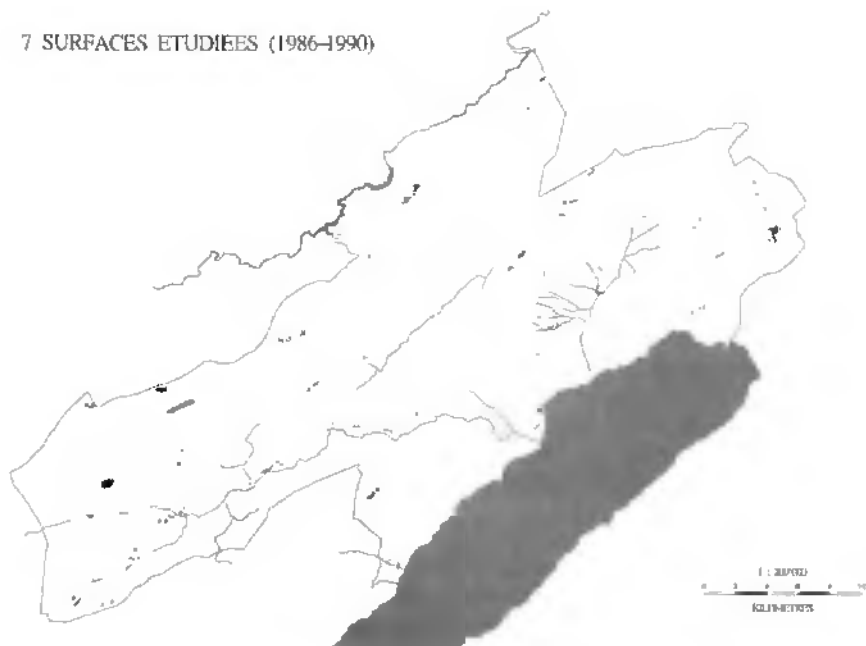


6 KM2 AVEC ESPECES MENACEES (LR 1 et 2)

- Sites avec 1 SP.
- ◐ Sites avec 2 - 4 sp.
- Sites avec plus de 4 sp.

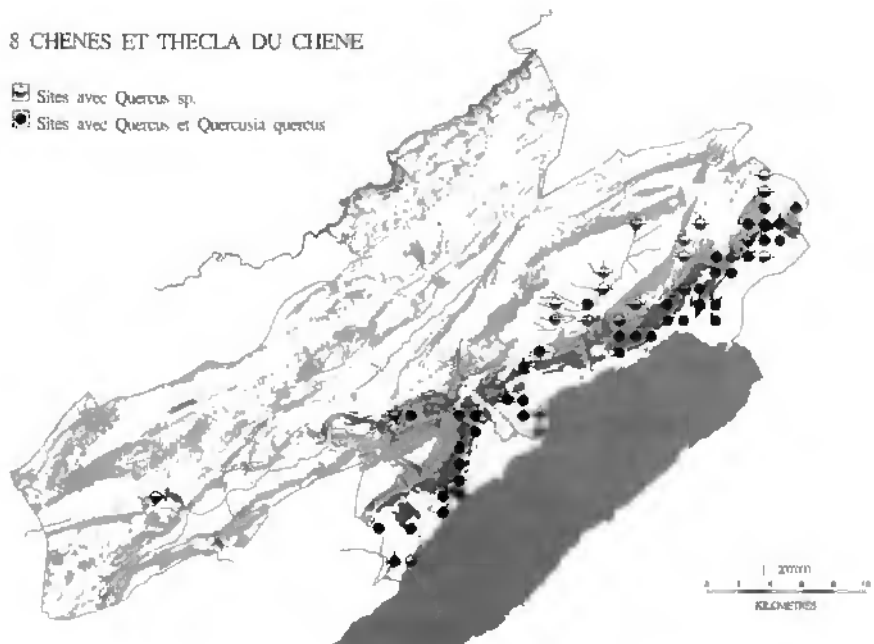


7 SURFACES ETUDIÉES (1986-1990)



8 CHENES ET THECLA DU CHIENE

- ☐ Sites avec *Quercus* sp.
- Sites avec *Quercus* et *Quercusia quercus*



- d'isoler les sites dans lesquels des mesures ciblées sur la protection d'espèces particulièrement menacées devraient être prises.

#### APPORTS POSSIBLES D'UN SIG À LA MÉTHODE ENVISAGÉE, QUELQUES EXEMPLES

Si la méthode d'échantillonnage choisie pour la réalisation de ce travail est adaptée à l'observation de la plupart des espèces de Lépidoptères diurnes, certaines ont une autécologie si particulière qu'elles peuvent toutefois y échapper. C'est le cas par exemple pour *Quercusia quercus* et *Maculinea nausithous*. La monophagie de leurs chenilles (se nourrissant respectivement sur *Quercus* sp. et sur *Sanguisorba officinalis*) représente leur seul trait commun, la première, non nectarivore (GONSETH, 1992a), étant liée à la canopée des massifs forestiers, la seconde, nectarivore, étant liée à la strate herbacée des milieux humides méso- à oligotrophes. Ces deux espèces ont ainsi fait l'objet d'un recensement spécifique (recherche systématique des sites qu'elles colonisent).

Les informations rassemblées par ce biais, auxquelles ont été adjointes celles concernant *Parnassius apollo*, sont illustrées par les cartes 8 à 10. Elles ont été introduites à ce niveau de notre réflexion car elles ont un lien avec l'utilisation d'un SIG comme outil supplémentaire d'approche de la réalité biologique d'une région.

La carte 8 présente les résultats obtenus pour *Quercusia quercus*. Les points noirs expriment la découverte du papillon et de sa plante-hôte dans les sites visités alors que les demi-lunes noires expriment la seule découverte du chêne. En sachant que le papillon peut facilement échapper à l'observateur (nous avons parfois attendu plus de 45 minutes au pied d'un chêne avant de le voir voler), cette carte exprime très bien la bonne corrélation existant entre sa présence et celle de sa plante-hôte dans le canton de Neuchâtel (présence prouvée du papillon dans plus de 70% des 96 sites visités abritant du chêne). Ainsi, il y a de fortes chances que sa distribution régionale corresponde à celle des formations forestières qui abritent du chêne. Si un document tel que l'inventaire des forêts neuchateloises a été numérisé, la recherche par ordinateur de la localisation de ces formations pourrait représenter un moyen plus rapide de définir la distribution régionale de l'espèce que la recherche systématique du papillon.

Une telle méthode d'investigation (déduction par ordinateur de la distribution d'une espèce par le biais de celle de sa plante-hôte) est-elle généralisable?

La carte 9 illustre les informations recueillies pour *Maculinea nausithous* et *Sanguisorba officinalis*. Si la méthode appliquée est la même, les résultats obtenus sont diamétralement opposés: il n'existe pas de corrélation évidente entre la distribution régionale du papillon et celle de sa plante-hôte (présence du papillon dans moins de 30% des 58 sites où *S. officinalis* a été découverte). Cette constatation est d'ailleurs valable pour la majorité des espèces observées dans le canton.

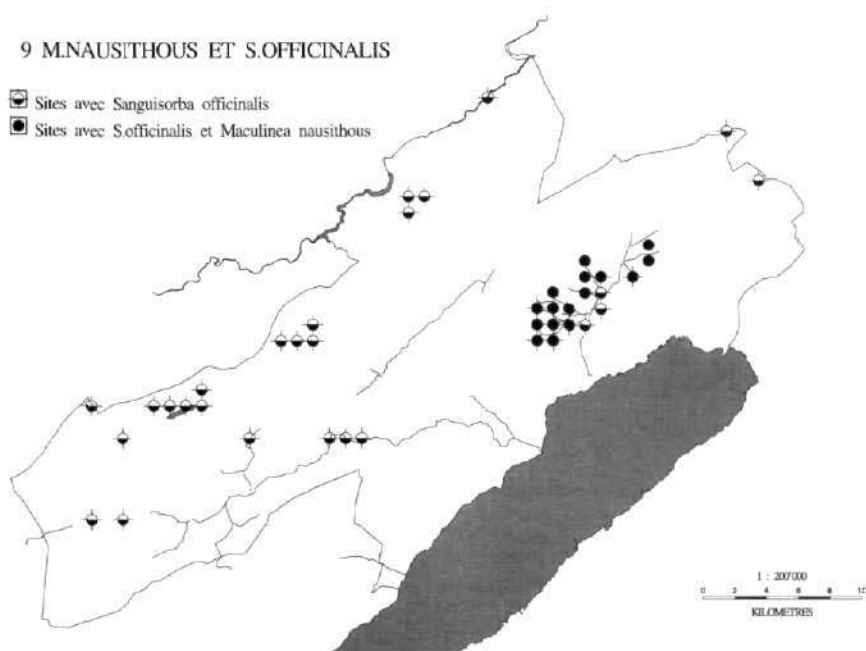
Le recours à d'autres plans thématiques préalablement numérisés peut-il faciliter la détermination de la distribution régionale d'une espèce ?

Une autre possibilité est offerte par la recherche d'une éventuelle relation entre la présence d'une espèce et celle de structures paysagères identifiables sur les documents disponibles et préalablement numérisées. En ce qui concerne l'apollo, espèce caractéristique des milieux pionniers, il était donc intéressant de tester si sa distribution dans le canton correspondait à celle des falaises rocheuses et des éboulis de grande surface exposés au sud (il ne colonise jamais de tels milieux exposés au nord).

La carte 10 illustre les résultats obtenus. Les points noirs expriment la découverte du papillon dans des falaises ou éboulis identifiables sur cartes topographiques

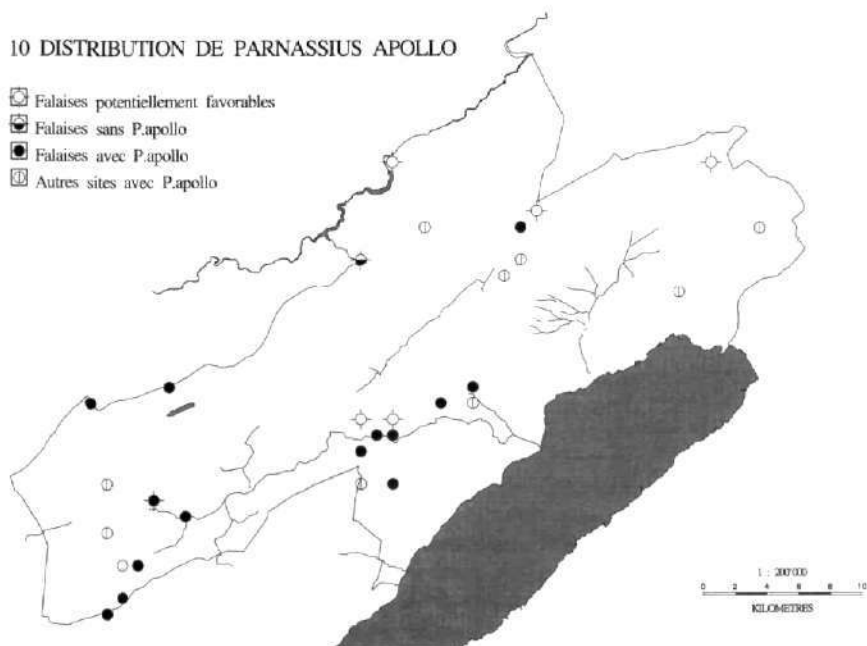
9 M.NAUSITHOUS ET S.OFFICINALIS

- ☐ Sites avec *Sanguisorba officinalis*
- Sites avec *S.officinalis* et *Maculinea nausithous*



10 DISTRIBUTION DE PARNASSIUS APOLLO

- ☐ Falaises potentiellement favorables
- ☐ Falaises sans *P.apollo*
- Falaises avec *P.apollo*
- ① Autres sites avec *P.apollo*



11 HERBAGES DE PENTE OU  
DE CHARGE FAVORABLES  
(en noir)



1:25'000; la demi-lune noire localise l'unique site identifiable visité où l'apollon était absent; les points blancs localisent les falaises rocheuses exposées au sud qui n'ont pas été visitées; les points blancs barrés localisent les sites à apollon découverts dans le canton qui n'étaient pas identifiables dans les documents sus-mentionnés. Ainsi, si la distribution régionale de cette espèce peut être déduite de celle de structures paysagères identifiables sur des documents cartographiques relativement grossiers (présence de l'espèce dans 14 des 15 falaises rocheuses visitées), l'image obtenue grâce au plan thématique «falaises rocheuses exposées au sud» n'est qu'un reflet partiel de sa distribution «réelle». Elle exprime en fait la distribution minimale que l'espèce pourrait avoir dans la région si l'ensemble des sites moins extrêmes qui l'abritent encore devaient être irrémédiablement dégradés.

En définitive, si le recours à des plans thématiques simples pour évaluer la distribution d'une espèce dans une région donnée est possible dans certains cas, ce qui précède démontre que seule leur multiplication (la présence d'une espèce dans un site n'est généralement pas tributaire d'une seule variable, mais d'un faisceau de variables) est susceptible d'apporter un résultat probant pour l'ensemble des espèces qu'elle abrite. En d'autres termes, si le développement d'un système d'évaluation automatique de la distribution des espèces d'une région donnée est une voie de recherche envisageable, elle ne peut à notre sens que compléter un sérieux inventaire de terrain.

Or, c'est notamment dans le choix même des sites à visiter dans le cadre d'un tel inventaire que le recours à un SIG peut être extrêmement efficace. La carte 11 est la représentation cartographique de l'analyse de deux plans thématiques particuliers («modèle de terrain» et «cadastre alpestre» du canton de Neuchâtel), elle-même basée sur les faits suivants:

- les pâturages et estivages dont la charge en bétail dépassent 1.5 UGBN/ha n'ont que peu de chances d'être favorables aux Lépidoptères diurnes;
- les machines agricoles classiques (et notamment les épanduses d'engrais) ne peuvent pas être utilisées dans des herbages dont la pente dépasse 18% sans risque sérieux d'accident. L'épandage d'engrais dans de tels herbages étant plus compliqué (il doit être effectué à la main ou par le biais de véhicules 4 x 4 adaptés), de nombreux exploitants sont susceptibles d'y renoncer. Dans un tel cas, ces surfaces ont de fortes chances d'être plus intéressantes pour les Lépidoptères diurnes.

Les surfaces sombres présentes sur cette carte correspondent à des pâturages ou à des estivages (respectivement, à des parties de) dont la charge en bétail est inférieure à 1.6 UGBN/ha ou dont la pente est supérieure à 20%. Au moment où j'ai effectué le choix de mes sites d'échantillonnage, le recours aux résultats d'une telle analyse aurait été fort utile!

#### CONCLUSION

L'utilisation d'un SIG, associé à un logiciel de gestion de banque de données, en permettant l'analyse croisée d'informations spatiales et tabulaires, représentent un outil très efficace d'approche d'un territoire donné dans une optique de protection des espèces et des habitats. Ils permettent par exemple:

- d'isoler rapidement des surfaces répondant à des critères précis et susceptibles de faire l'objet d'études faunistiques et/ou floristiques approfondies. Les résultats offerts par de telles analyses seront d'autant plus fins (et le calibrage de l'échantillonnage d'autant plus précis), que la qualité des informations à disposition sera élevée;
- de représenter cartographiquement non seulement les informations floristiques ou faunistiques glanées lors d'inventaires de terrain mais aussi tous les résultats issus d'analyses faites sur ces informations;
- d'analyser et/ou de représenter la distribution d'espèces (respectivement de groupes d'espèces) en fonction d'une (1 plan thématique) ou de plusieurs variables (cumul de plusieurs plans thématiques) différentes et d'obtenir ainsi certaines informations auto- ou synécologiques originales.

Dans ce contexte, les informations fournies dans cet article ne doivent pas être considérées comme l'aboutissement, mais au contraire comme l'ébauche d'une réflexion et d'un travail qui méritent d'être et seront approfondis.

#### PERSPECTIVES

Si la réalisation de l'ensemble de notre travail nous a permis de cerner les limites d'une approche solitaire de la réalité biologique d'une région dans un but de protection des espèces et des habitats, elle nous a aussi permis d'entrevoir une stratégie susceptible de l'optimiser. La fig. 1 présente le schéma général d'une telle stratégie.

Le contexte de départ envisagé est celui dans lequel nous nous trouvons en 1984 (soit devant une «terra incognita») à la nuance près qu'il intègre l'utilisation d'un SIG pour optimiser le travail de terrain à réaliser.

Une telle approche n'est bien évidemment plus envisageable par un individu isolé. Elle implique un travail d'équipe. Dans son principe, elle peut toutefois s'appliquer à des échelles de travail très différentes (réserves naturelles de moyenne à grande surface, commune, district, canton, pays entier) à la nuance près que plus

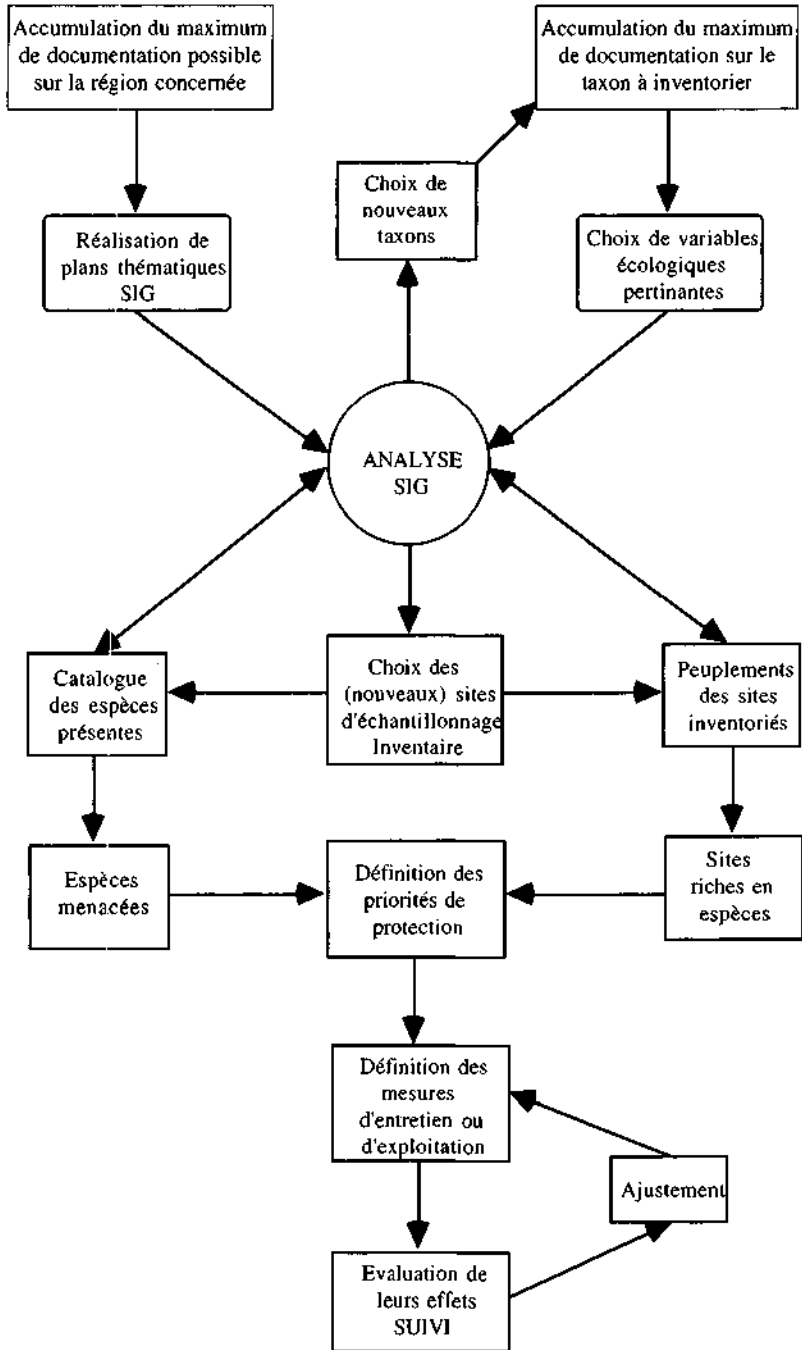


Fig. 1. Approche proposée de la réalité biologique d'une région dans une optique de protection des espèces et des habitats

le territoire concerné est grand et varié, plus le travail préparatoire est important.

Elle comporte trois étapes principales impliquant toutes un traitement et une analyse des informations qu'elles ont permis de rassembler: préparation du travail de terrain, réalisation du travail de terrain, mise en place d'une stratégie de protection des espèces et des habitats.

#### *Préparation du travail de terrain*

Le but de cette première phase est d'obtenir un échantillon aussi fin que possible de sites à visiter durant l'inventaire planifié. Plus le nombre de plans thématiques à disposition sera élevé et/ou de qualité plus le travail d'inventaire sera efficace. L'échelle adoptée pour les plans thématiques retenus dépendra bien entendu de la surface à inventorier et de la finesse des résultats escomptés. Les plans thématiques suivants peuvent être conseillés:

- limites effectives de la région considérée qu'elles soient politiques ou physiques;
- modèle numérique de terrain. Un tel modèle permet par exemple de tenir compte, dans une analyse, de la pente et de l'exposition des polygones des autres plans thématiques;
- réseau hydrographique;
- voies de communication et surfaces urbanisées;
- plans d'eau (lacs, mares, étangs...);
- types de sols;
- types d'utilisation du sol (cultures ouvertes, vignes, pâturages, estivages...);
- tout inventaire préalablement réalisé dans la région (pelouses sèches, bas- et haut-marais, objets naturels, types de milieux, réserves naturelles, forêts...).

Les variables choisies pour l'analyse croisée de ces différents plans devront être adaptées à l'écologie générale du taxon retenu. Pour les lépidoptères diurnes, d'après nos propres résultats, les variables suivantes sont intéressantes: pente, exposition, types d'utilisation du sol, types de milieux.

#### *Réalisation de l'inventaire :*

De nombreuses méthodes d'inventaire ont été proposées pour les différents taxons susceptibles d'être étudiés. Pour les Lépidoptères diurnes la méthode du transect, telle que nous l'avons utilisée, peut être recommandée; nous préconisons toutefois une légère augmentation du nombre de passages annuels par site (5 au lieu de 4).

#### *Mise en place d'une stratégie de protection des espèces et des habitats*

Les résultats fondamentaux d'un inventaire sont une liste d'espèces présentes dans la région considérée et une liste de sites colonisés par le(s) taxon(s) traité(s). Sur cette base, une définition pragmatique de priorités de protection peut être réalisée en tenant compte de deux variables: les espèces menacées observées et les sites riches en espèces et/ou très représentatifs (haute «naturalité») pour le(s) taxon(s) considéré(s)<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> L'échelle de travail implicitement retenue ici est l'échelle stationnelle (quelques dizaines de m<sup>2</sup> à quelques hectares). Les taxons traités en parallèle doivent donc avoir des exigences spatiales similaires, ce qui n'est pas le cas pour la plupart des Lépidoptères diurnes (traceurs stationnels) et de nombreux oiseaux (traceurs paysagers) par exemple.

Le choix des priorités de protection ayant été réalisé, il est indispensable de définir, si besoin est, les mesures d'entretien et/ou d'exploitation des sites retenus qui assurent le maintien de leur intérêt initial et de mettre sur pied un système de contrôle à long terme des effets de ces mesures (pour une approche synthétique des nombreux problèmes qu'un tel choix suppose voir DIERSSEN, 1994). C'est à ce niveau que le concept de «suivi» prend toute sa valeur. En effet, la mise en place d'un «suivi», permettant d'estimer l'évolution des populations des espèces présentes dans les sites étudiés, est le seul moyen envisageable pour contrecarrer à temps les causes de dégradation du milieu (mesures d'entretien inadaptées par ex.) que leur raréfaction ou que leur expansion indiquent. Il implique toutefois:

- l'obtention de données (semi)quantitatives;
- un nombre élevé de passages annuels par site retenu (1 relevé tous les 15 jours au minimum pour les Lépidoptères diurnes) afin d'assurer une bonne évaluation de l'évolution annuelle des populations de chaque espèce suivie;
- une durée assez longue permettant de séparer les fluctuations naturelles des fluctuations anthropogènes des populations des espèces considérées. Comme des fluctuations naturelles de population de 5 à 10 ans ne sont pas rares chez les Invertébrés, les résultats d'un suivi ne sont utilisables qu'après plusieurs années (cf. POLLARD, 1978); ou
- un choix judicieux d'espèces cibles (traceurs biologiques) dont les fluctuations naturelles des populations ont une courte périodicité par exemple (pour une approche synthétique des difficultés qu'un tel choix engendre voir REICH, 1994).

Le fort investissement en temps et en moyens financiers que de tels suivis imposent excluent leur généralisation à l'ensemble d'un territoire donné ou leur application dans des sites choisis au hasard. C'est pourquoi nous proposons de ne les réaliser que dans des sites «prioritaires».

En ce qui concerne le canton de Neuchâtel, nous sommes persuadé que l'application rapide de ces mesures permettrait d'assurer le maintien d'une partie importante des populations de Lépidoptères diurnes que nous avons observées.

## RÉSUMÉ

La définition d'une politique efficace de protection des espèces et des habitats est un problème crucial auquel est confronté toute institution publique ou privée intéressée à la conservation de la nature. Sur la base d'exemples concrets tirés de l'étude de la faune lépidoptérique du Jura neuchâtelois (Suisse), cet article propose, après un résumé de quelques notions fondamentales, une stratégie pragmatique d'approche de ce problème qui allie l'utilisation d'un SIG à un sérieux inventaire de terrain.

## BIBLIOGRAPHIE

- BURROUGH, P. A., 1986. *Principles of geographical information systems for land resource assessment*. Monographs on Soil and Resources Survey 12, Oxford, 193 pp.
- DIERSSEN, K., 1994. Was ist Erfolg im Naturschutz? In: *Effizienzkontrollen im Naturschutz*. Bonn-Bad Godesberg, p. 9-23.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y., 1992a. Relations observées entre Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Rhopalocera) adultes et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepidopterologica* 15: 10-122.
- GONSETH, Y., 1992b. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 65: 413-430.
- GONSETH, Y., 1993a. Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I. Les milieux à *Maculinea nausithous* (BERGSTR.), Lep. Lycaenidae. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 116: 25-39.

- GONSETH, Y., 1993b. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des lisières forestières du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 66: 159-171.
- GONSETH, Y., 1993c. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 66: 283-302.
- GONSETH, Y., 1994a. Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel II. Tourbières, prés à litières, mégaphorbiées. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 117: 33-57.
- GONSETH, Y., 1994b. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 67: 17-36.
- MCLAREN, S. B. & BRAUN, J. K., 1993. *GIS applications in mammalogy*. Special publication of the Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma 41 pp.
- OFA, 1988. *Cadastre alpestre suisse; Canton de Neuchâtel; Agriculture, économie pacagère et alpestre*. Office fédéral de l'agriculture, Berne, 327 pp.
- POLLARD, D., 1978 : A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Conservation* 12: 115-134.
- REICH, M., 1994. Dauerbeobachtung, Leitbilder und Zielarten - Instrumente für Effizienzkontrollen des Naturschutzes ? In: *Effizienzkontrollen im Naturschutz*. Bonn-Bad Godesberg, p. 103-111.
- STAR, J. & ESTES, 1990. *Geographic information systems: an introduction*. New Jersey, 303 pp.

(reçu le 21 juillet 1995; accepté le 11 septembre 1995)