



Étude des communautés de papillons Rhopalocères dans des marais du centre-ouest de la France

Clémence ALLEMAN, Julie VOLLETTE & Jean-Marc THIRION

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Prairie humide caractéristique des marais de Charente-maritime et Cuivré des marais (*Lycaena dispar* (Haworth, 1802)). Crédits photos: OBIOS.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press* also publishes:
Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*,
Comptes Rendus Palevol.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

Étude des communautés de papillons Rhopalocères dans des marais du centre-ouest de la France

Clémence ALLEMAN

Université de Reims-Champagne-Ardenne,
5 rue de la Héronnière, F-08240 Boulton-aux-Bois (France)
et Objectifs Biodiversités (OBIOs),
22 rue du docteur Gilbert, F-17250 Pont-l'Abbé-d'Arnoult (France)
clemence.alleman@gmail.com

**Julie VOLLETTE
Jean-Marc THIRION**

Objectifs Biodiversités (OBIOs),
22 rue du docteur Gilbert, F-17250 Pont-l'Abbé-d'Arnoult (France)
association.obios@gmail.com

Soumis le 13 février 2023 | Accepté le 5 octobre 2023 | Publié le 19 juin 2024

Alleman C., Vollette J. & Thirion J.-M. 2024. — Étude des communautés de papillons Rhopalocères dans des marais du centre-ouest de la France. *Naturae* 2024 (10): 211-222. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a10>

RÉSUMÉ

Les insectes comptent parmi les taxons qui diminuent le plus fortement depuis ces dernières décennies. Les papillons Rhopalocères font partie des espèces les plus impactées par les activités humaines. Ce sont des espèces relativement faciles à étudier pour montrer des évolutions dans les communautés d'insectes. Un inventaire standardisé a été engagé en 2011 puis reconduit en 2021 sur le site Natura 2000 du « Marais de Brouage (et marais nord d'Oléron) » en Charente-Maritime. L'objectif était de caractériser l'évolution des communautés de papillons Rhopalocères sur une période de dix ans, en milieu prairial humide à gestion agricole. Les analyses sur le cortège d'espèces ont permis de constater des changements dans la composition et la structure des communautés de papillons entre les deux années. Une homogénéisation des communautés au profit d'espèces généralistes, notamment celles qui utilisent des ressources de milieux naturels arbustifs, a pu être mise en avant. Des augmentations et diminutions d'occurrences entre les deux années ont également pu être mises en avant pour neuf des 59 espèces étudiées. Les changements climatiques, notamment une méditerranéisation du climat de la région, pourraient être en partie responsables des modifications observées au sein des communautés et des différences d'occurrences de certaines espèces entre les deux années. Les changements de pratiques agricoles sur les sites pourraient également y avoir joué un rôle important. Pour proposer des actions de conservation efficaces, un suivi plus régulier et des études plus approfondies, avec des données plus précises, seraient nécessaires.

MOTS CLÉS

Inventaire standardisé,
milieu prairial agricole.

ABSTRACT

Butterflies communities' study in swamps of center-west France.

Insects are among the taxa that have declined the most in recent decades, with more than 40% of species classified as endangered. Butterflies are notably species strongly impacted by human activities. They are good bioindicators that are relatively easy to study when we want to highlight changes in insect communities. Standardized monitoring was carried out in 2011 then renewed in 2021 on the

KEY WORDS
Standardized inventory,
agricultural grassland.

Natura 2000 site of the “Marais de Brouage (et marais nord d’Oléron)” in Charente-Maritime. The aim of this study was to characterize the evolution of butterfly communities over a ten-year period, in a moist grassland environment under agricultural management. Analyses on the set of species have revealed changes in the composition and structure of butterfly communities. A homogenization of communities has been highlighted, in aid of generalist species that use wasteland resources. Occurrences’ increase/decrease between the two years were highlighted for nine of the 59 studied species. Climate change including mediterraneanization of the region’s climate could be partly responsible for the changes observed within the communities and for the differences in some species’ occurrence. Changes in agricultural management on sites may also have played an important part in these modifications. Nevertheless, studies with more precise data and further analyzes seem to be needed before proposing effective conservation actions.

INTRODUCTION

Les invertébrés jouent un rôle fondamental dans les systèmes écologiques comme éléments essentiels des réseaux trophiques (Kellert 1993). D’une manière générale, ils jouent des rôles majeurs dans des processus biologiques tels que la décomposition, la pollinisation ou encore la libération de nutriments (Prather *et al.* 2013). Parmi les invertébrés, les insectes sont les organismes les plus nombreux, représentant à eux seuls plus de 80 % de la biodiversité animale (Samways 1993). Il est aujourd’hui admis qu’ils font partie des espèces les plus impactées par les activités anthropiques (Jew *et al.* 2015) et le changement climatique (Dell *et al.* 2005). À l’heure actuelle, plus de 40 % des espèces d’insectes sont menacées d’extinction (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019).

De nombreuses études documentent le déclin des Lépidoptères, plus particulièrement celui des papillons Rhopalocères. En Catalogne, 70 % des populations de Lépidoptères étudiées entre 1994 et 2014 étaient en régression (Melero *et al.* 2016). Au Pays-Bas, une étude couvrant une période de 127 ans a montré un déclin de 84 % de l’occurrence des Lépidoptères étudiés (Van Strien *et al.* 2019). Au Royaume-Uni, la distribution et/ou l’abondance de 80 % des espèces de papillons est en régression depuis les années soixante-dix (Fox *et al.* 2023). Ainsi en Europe, plus de 30 % des espèces de papillons de jour entre 1980 et 2000 sont considérées en déclin (Van Swaay *et al.* 2010a). En France, 85 % des départements ont perdu au moins une espèce patrimoniale de papillon de jour entre les périodes 1900-2000 et 2000-2019 (Houard & Jaulin 2019). Dans les secteurs de plaine, la Petite Tortue *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758), autrefois si commune, a subi un net déclin (Albouy 2008, 2009). Depuis 2015, les effectifs de cette espèce remontent (Agnoux *et al.* 2021), mais pas au niveau de ceux observés dans les années soixante-dix – quatre-vingts (Lévêque, comm. pers.).

Ce déclin des Rhopalocères est à rechercher dans leur cycle biologique complexe et le lien important avec leur habitat. Les imagos se nourrissent du nectar des fleurs, s’abritent dans la végétation, pondent sur une ou plusieurs plantes hôtes qui participeront au développement des chenilles (Lafranchis *et al.* 2015). Ainsi, la surface et la diversité des habitats influencent la richesse des espèces de Rhopalocères (Steffan-Dewenter & Tschamntke 2000; Öckinger & Smith 2006). Ils sont donc particulièrement

vulnérables aux modifications de leur environnement et sont considérés comme des bioindicateurs de la qualité des milieux (Thomas 2005; Miller *et al.* 2011; Gerlach *et al.* 2013).

Ainsi, ils représentent des sujets d’étude de choix pour comprendre les évolutions de certains grands ensembles écologiques (Faure 2007; Gattolliat *et al.* 2015; Boggs *et al.* 2019). La majorité des papillons Rhopalocères ont aussi l’avantage d’être relativement faciles à identifier sans avoir à prélever d’individus, contrairement à d’autres groupes d’invertébrés (Lafranchis 2014).

Pour mieux visualiser, comprendre et quantifier ce déclin, des suivis ont déjà été mis en place à grande échelle depuis plusieurs décennies, par exemple le « European butterfly monitoring scheme » au niveau européen (Van Swaay *et al.* 2010b) ou encore le « suivi temporel des rhopalocères de France » (STERF) à l’échelle de la France (Manil *et al.* 2015). De tels suivis peuvent également être déployés de manière plus localisée, aux échelles régionale et sectorielle (Doré *et al.* 2010; Barkmann *et al.* 2023).

C’est pour cette raison que nous avons mené un suivi des papillons Rhopalocères à l’échelle de plusieurs marais littoraux de Charente-Maritime, inclus dans une zone Natura 2000. Les objectifs de ce suivi étaient d’étudier la structure et la composition du cortège d’espèces sur deux années séparées de dix ans, de voir quelles en étaient les évolutions et si ces dernières pouvaient être mises en relation avec l’évolution de l’habitat et/ou du climat. Plusieurs secteurs de la zone ont donc fait l’objet d’un suivi en 2011 et 2021, avec la même méthode d’échantillonnage. Nous nous attendions dans un premier temps, d’après la littérature, à observer une diminution de la richesse spécifique en papillons entre les deux années d’étude. Des modifications de la composition du cortège d’espèces étaient également attendues, à savoir une diminution d’occurrence d’une ou plusieurs espèces spécialistes et une augmentation d’occurrence des espèces les plus méridionales. Enfin, des effets des pratiques de gestion agricole sur la composition et la richesse des communautés de Rhopalocères étaient suspectés. Les données récoltées ont effectivement permis de mettre en avant des modifications dans la structure et la composition des communautés de papillons entre les deux périodes. Des hypothèses documentées sont formulées sur les causes des changements observés. Des pistes d’amélioration sont proposées pour approfondir l’étude afin de mieux caractériser et comprendre ces changements.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

ZONE D'ÉTUDE

Les sites suivis (Fig. 1) sont situés dans la zone Natura 2000 des « Marais de Brouage et marais nord d'Oléron » FR145255, sur le littoral de la Charente-Maritime. Le marais de Brouage est une vaste zone humide de Saintonge d'environ 11 500 hectares et les marais d'Oléron, situés au nord et sur la côte est de l'île, couvrent une surface de 3500 hectares. La zone étudiée avoisine 15 000 hectares. Elle comprend en majorité des prairies humides à l'intérieur des marais, des pelouses sèches sur les coteaux (presqu'îles et anciennes îles) ainsi que des lentilles sableuses de l'ancien littoral. Ces milieux particuliers reflètent un gradient hydrique avec des dépressions prairiales hygrophiles (basses), des prairies mésohygrophiles plus ou moins subsaumâtres, des prairies mésophiles sur bosses de marais et en bordure des chemins d'accès ainsi que des pelouses silicicoles sèches sur les coteaux et les anciens cordons dunaires. Les sites suivis sont situés sur des parcelles gérées en majorité par des propriétaires privés qui appliquent différents types de gestion : le pâturage, généralement extensif, la fauche, ou bien un mélange des deux (gestion dite mixte). Dans le marais de Brouage et plus globalement en France, l'élevage bovin traverse une crise entraînant une déprise des terres de marais qui nécessite de plus en plus l'intervention des conservatoires pour assurer une maîtrise foncière ou d'usage. Ainsi, de plus en plus d'exploitations changent leur pratique d'élevage vers de la polyculture, et les derniers éleveurs restant partent petit à petit à la retraite souvent sans reprise d'exploitation (De Cacqueray *et al.* 2018). La multiplicité des acteurs de la gestion entraîne une hétérogénéité des habitats favorable à toute une biodiversité.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les papillons Rhopalocères sont des insectes de l'ordre des Lépidoptères. Cinq familles sont représentées dans cette étude : Hespéridés, Papilionidés, Piéridés, Lycénidés et Nymphalidés. Elles sont composées d'espèces de milieux divers : prairies ouvertes plus ou moins humides, zones légèrement arbustives (haies ou bosquets) et milieux plus fermés (boisements). Pour réaliser leur cycle biologique, les papillons Rhopalocères sont dépendants d'une ou plusieurs plantes-hôtes, sur lesquelles ils pondent et dont les chenilles se nourrissent (Lafranchis *et al.* 2015). Le nombre de plantes-hôtes varie en fonction des espèces, on distingue les monophages (une seule espèce de plante-hôte), les oligophages (plusieurs espèces de plantes-hôtes mais d'une seule famille) et les polyphages (plusieurs familles de plantes-hôtes) (Lafranchis *et al.* 2015). De ce fait, les espèces monophages sont souvent considérées comme étant les plus vulnérables (Delmas *et al.* 2000). Certaines espèces, dites myrmécophiles, sont également tributaires de la présence de fourmis auxquelles elles sont plus ou moins fortement associées pour mener à bien leur développement (Lafranchis *et al.* 2015 ; Moussus *et al.* 2019). En fonction de ces paramètres, certaines espèces qui utilisent des ressources variées et qualifiées de généra-

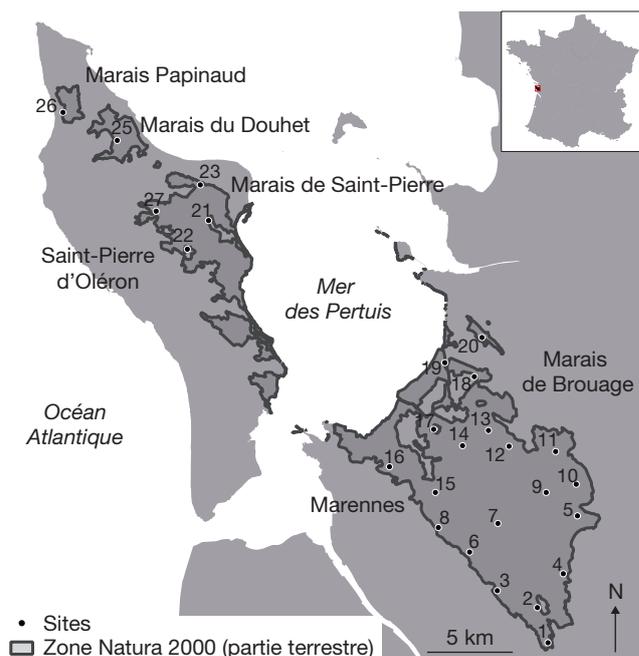


FIG. 1. — Localisation de la zone d'étude et des sites suivis. Les points numérotés correspondent à la position des différents sites d'études sur la zone.

listes peuvent occuper différents types de milieux tandis que d'autres, dites spécialistes, sont dépendantes de ressources présentes seulement dans certains milieux particuliers.

MÉTHODE DE SUIVI

La méthode utilisée consiste à parcourir lentement des transects répartis sur la zone d'étude, comme cela est régulièrement pratiqué pour suivre les communautés de papillons (Nowicki *et al.* 2008 ; Van Swaay *et al.* 2008). Cent vingt-huit transects de 50 mètres ont été définis en 2011, regroupés dans 26 grands secteurs dont 20 dans le marais de Brouage et six dans les marais d'Oléron (Fig. 1). Ces grands secteurs ont été définis en fonction du type de gestion (pâturage, fauchage, mixte ou absente) et de l'accessibilité. En 2011 comme en 2021, trois passages ont été réalisés dans chaque transect entre début mai et fin juillet, par les mêmes observateurs.

Les prospections ont été effectuées lors de conditions météorologiques favorables pour les papillons (temps suffisamment ensoleillé, température supérieure à 19 °C, avec peu de vent). Les espèces détectées dans un rayon de cinq mètres de part et d'autre du transect ont été identifiées à vue, sur photographie ou capture au filet. Le nombre d'individus de chaque espèce rencontrée a été noté pour chaque site, ainsi que les variables environnementales et le nombre de familles et d'espèces floristiques présentes. Ces deux dernières variables ont été relevées en deux points correspondant à des quadrats d'un mètre carré au début et à la fin de chaque transect. Enfin, pour avoir une idée plus globale du cortège de papillons présents sur la zone d'étude, les espèces rencontrées en dehors des transects ont également été notées, avec la même pression de terrain pour les deux années de suivi.

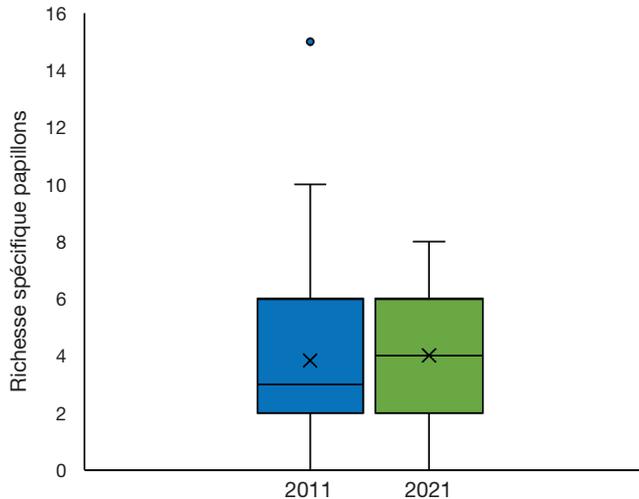


FIG. 2. — Distribution statistique des richesses spécifiques des transects en 2011 et 2021. Les croix correspondent aux moyennes, les lignes centrales aux médianes, les lignes inférieures et supérieures respectivement au premier et troisième quartiles, et les moustaches au minimum (en bas) et au maximum (en haut), sans les valeurs extrêmes représentées par le point.

TRAITEMENT ET ANALYSES DES DONNÉES

Les données récoltées ont été consignées dans un tableau matriciel, utilisé par la suite pour obtenir une matrice de présence-absence (0-1) des espèces en fonction des transects.

Pour chaque transect, la richesse spécifique a été établie par la somme des espèces notées au cours des trois passages. Un test de Wilcoxon pour échantillons appariés a été réalisé sur la richesse spécifique en papillons par transect afin de voir s'il existe une différence de richesse entre 2011 et 2021. Les variables explicatives de la richesse spécifique en papillons Rhopalocères ont été recherchées. Ainsi, des modèles additifs généralisés (GAM) avec une loi de Poisson ont été utilisés pour mettre en avant des tendances avec la richesse floristique. L'utilisation de GAM permet de prendre en compte la non-normalité de la variable dépendante et d'ajuster les modèles pour qu'ils s'adaptent mieux aux données. En complément, des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées afin de mesurer un lien avec le type de gestion.

Puis dans un second temps, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été menée dans le but d'observer de potentielles modifications dans la structure des communautés. Un indice thermique de communauté (CTI, *Community Temperature Index*) a également été calculé, grâce à l'indice thermique spécifique (STI, *Species Temperature Index*) de chaque espèce. Les STI sont tirés de la base de données CLIMBER (Schweiger *et al.* 2014). Pour chaque transect, le CTI est défini comme la somme des indices thermiques spécifiques de chaque espèce présente, multipliée par son abondance et pondérée par les abondances respectives des espèces (Devictor *et al.* 2012). Pour chaque année, le CTI a été calculé pour tous les transects et la comparaison de leur distribution statistique a été réalisée à l'aide d'un test t pour échantillons appariés.

Enfin, une approche analytique a été utilisée pour vérifier si des changements ont eu lieu au sein même des communautés. Des modèles linéaires à effet mixte (GLMM) avec une loi binomiale ont été construits afin de voir s'il existait, pour

chaque espèce, une évolution entre 2011 et 2021. Un effet aléatoire site a été introduit afin de prendre en compte le fait que chaque transect est parcouru deux années (Demay *et al.* 2020). Cela permet de déterminer s'il y a des espèces pour lesquelles les occurrences sur les sites ont changé entre les deux années étudiées. L'occurrence d'une espèce est définie comme le nombre de transects où l'espèce a été observée sur le nombre de transects total suivi. Ces occurrences, ainsi que leurs intervalles de confiance, ont ensuite été calculés à l'aide des prédictions de modèles linéaires généralisés (GLM) avec une loi binomiale, toujours pour chaque espèce.

L'ensemble de ces analyses a été réalisé avec le logiciel R, version 4.0.3, avec les packages «*ade4*», «*factoextra*» et «*AICmodavg*».

RÉSULTATS

Au cours des deux années, 59 espèces de papillons Rhopalocères ont été rencontrées en tout sur la zone d'étude (Annexe 1). En 2011, 57 espèces avaient été inventoriées, contre 41 en 2021. Dans les transects, 33 des espèces ont été rencontrées en 2011 contre 28 espèces en 2021.

STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS

La structure des communautés de papillons Rhopalocères des marais de Brouage et du nord de l'île d'Oléron montre une richesse spécifique moyenne qui ne diffère pas significativement entre 2011 et 2021 (test de Wilcoxon apparié; $p = 0,29$) (Fig. 2).

En effet, les moyennes de la richesse spécifique par transect sont de 3,84 espèces en 2011 et de 4,01 espèces en 2021, assez proche des médianes avec respectivement trois espèces en 2011 et quatre en 2021. Seuls les paramètres de dispersion présentent quelques différences avec une variance plus importante en 2011 de 6,21 contre 3,88 en 2021.

RELATION RICHESSE SPÉCIFIQUE

ET VARIABLES LIÉES À L'HABITAT

L'analyse par des modèles additifs généralisés indique une relation significative entre la richesse spécifique en papillons Rhopalocères et la richesse floristique ($p < 0,001$). La richesse spécifique en papillons Rhopalocères augmente significativement quand le nombre d'espèces ou de familles floristiques augmente dans le transect (Fig. 3).

En 2021, la richesse spécifique en papillons semble atteindre un «*plafond*» malgré l'augmentation de la richesse en familles floristiques.

L'analyse par ANOVA n'a pas permis de mettre en avant de tendance entre la richesse spécifique en papillons et le type de gestion ($p > 0,1$).

COMPOSITION DES COMMUNAUTÉS

L'analyse factorielle des correspondances permet de comprendre les modifications dans la composition des communautés en fonction de la répartition des sites les uns par rapport aux autres en fonction des espèces (Fig. 4).

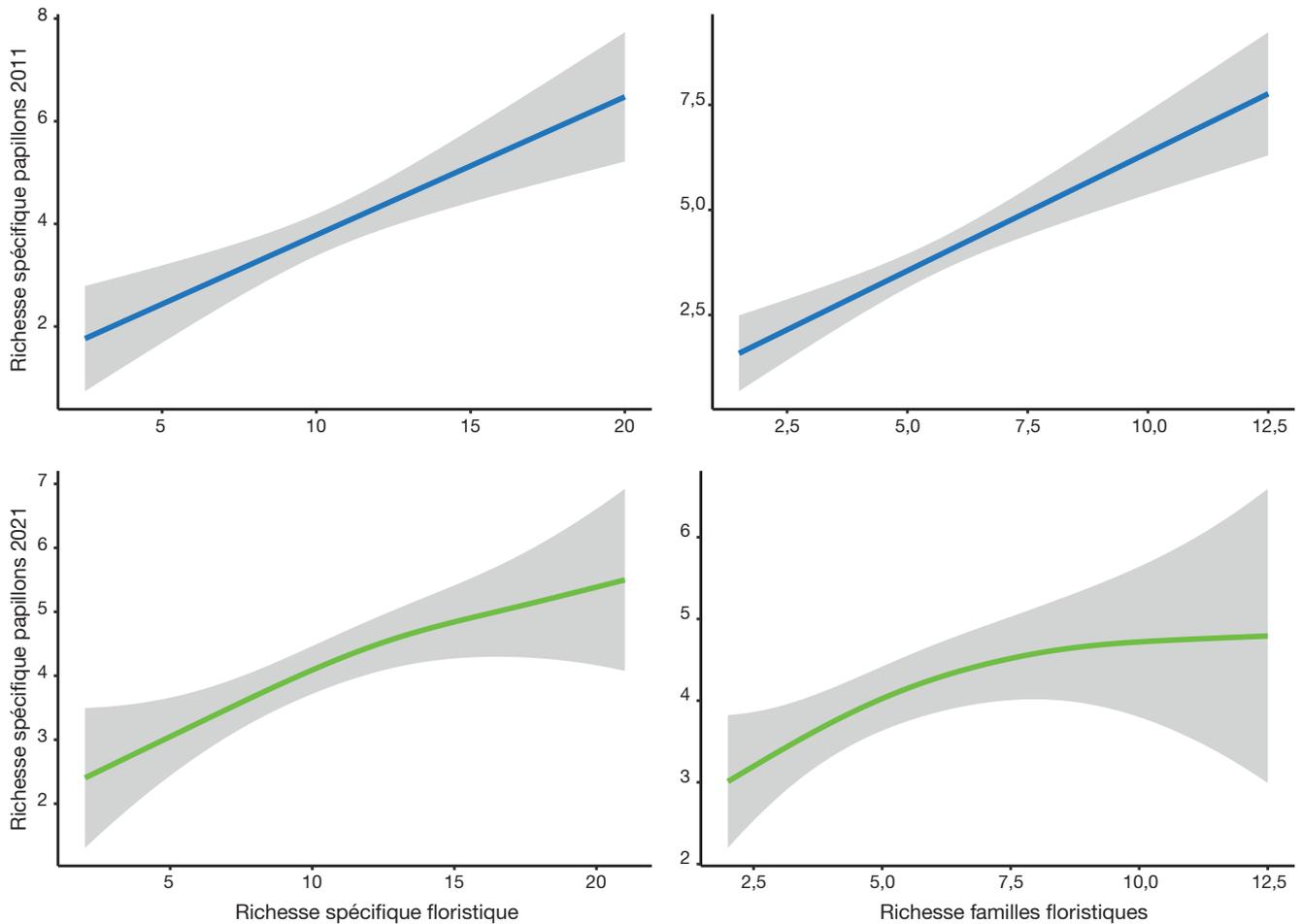


FIG. 3. — Modélisation de la richesse spécifique en papillons par modèles additifs généralisés (GAM) en fonction des richesses floristiques pour 2011 et 2021. Les parties grisées correspondent aux intervalles de confiance à 95%.

En comparant les nuages de points formés pour chaque année, il est très clair que celui de l'année 2021 est beaucoup moins éclaté que celui de l'année 2011. Un décalage des centres de gravité sur les deux axes du plan factoriel est également observé. Le décalage sur le premier axe factoriel est lié à la présence de la Piéride de la Moutarde *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758), de la Mélitée du Plantain *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758), du Demi-argus *Cyaniris semiargus* (Rottemburg, 1775) et de l'Hespérie de la Mauve *Pyrgus malvae* (Linnaeus, 1758) (Annexe 2). Le décalage sur le deuxième axe factoriel est principalement dû à la présence des espèces suivantes : Cuivré des marais *Lycaena dispar* (Haworth, 1802), Point-de-Hongrie *Erynnis tages* (Linnaeus, 1758), Robert-le-diable *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758) et Silène *Brintesia circe* (Fabricius, 1775).

Le calcul des indices thermiques de communauté pour l'ensemble des sites sur les deux années et le test t réalisé permettent de mettre en avant une différence significative ($t = -2.653$; $p > 0,01$) entre les CTI moyens (Fig. 5) de 2011 (8,91) et 2021 (9,52).

APPROCHE ANALYTIQUE : OCCURRENCES ET TENDANCES DES ESPÈCES

Le calcul des occurrences et de leurs évolutions pour chaque espèce de papillons a permis de mettre en avant neuf espèces

pour lesquelles les occurrences sur les sites sont significativement différentes entre 2011 et 2021 (Tableau 1).

Il y a donc cinq espèces pour lesquelles l'occurrence est plus importante en 2021 : Piéride de la Rave *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758), Procris *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758), Collier-de-corail *Aricia agestis* (Denis & Schiffermüller, 1775), Tircis *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) et Myrtil *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758). Pour quatre espèces, l'occurrence est moins importante : Hespérie du Dactyle *Thymelicus lineolus* (Ochsenheimer, 1808), Gazé *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758), Piéride du Navet *Pieris napi* (Linnaeus, 1758) et Demi-deuil *Melanargia galathea* (Linnaeus, 1758) (Figs 6 ; 7).

DISCUSSION

Cette étude montre l'importance des prairies des marais littoraux qui accueille plus de la moitié des espèces du centre-ouest de la France. Bien qu'aucune différence de richesse spécifique sur la globalité des transects n'ait pu être mise en avant entre les deux années, 18 espèces qui étaient présentes en 2011 n'ont pas été retrouvées sur la totalité de la zone en 2021 (contre seulement deux espèces rencontrées en 2021 qui ne l'avaient

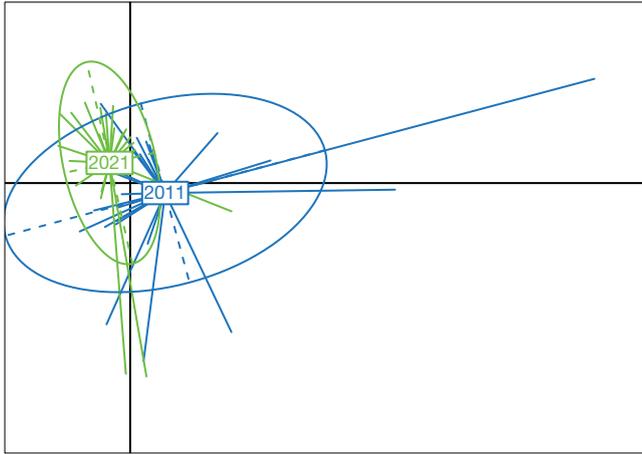


FIG. 4. — Répartition des transects sur les plans factoriels de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) pour les années 2011 et 2021. Pour chaque année, une variable de regroupement des individus est représentée par une ellipse.

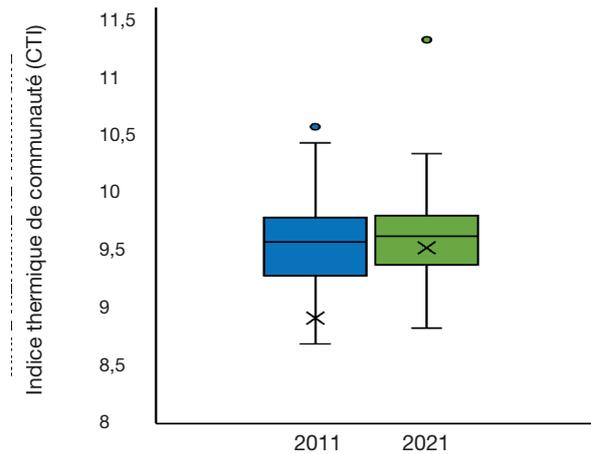


FIG. 5. — Distribution statistique des indices thermiques de communauté (CTI) en 2011 et 2021. Les croix correspondent aux moyennes, les lignes centrales aux médianes, les lignes inférieures et supérieures respectivement au premier et troisième quartiles, et les moustaches au minimum (en bas) et au maximum (en haut), sans les valeurs extrêmes représentées par les points.

TABLEAU 1. — Occurrences estimées avec intervalles de confiance à 95% de certaines espèces ayant une tendance significative entre 2011 et 2021.

Espèce	Occurrence 2011	IC 95% 2011	Occurrence 2021	IC 95% 2021	Tendance
Hespérie de Dactyle <i>Thymelicus lineolus</i> (Ochsenheimer, 1808)	0,344	[0,262-0,426]	0,148	[0,085-0,211]	diminution
Gazé <i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	0,289	[0,211-0,367]	0,093	[0,042-0,144]	diminution
Piérïde du Navet <i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	0,070	[0,025-0,115]	0,016	[0-0,038]	diminution
Piérïde de la Rave <i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	0	[0-0]	0,297	[0,217-0,377]	augmentation
Collier-de-coraïl <i>Aricia agestis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	0,047	[0,01-0,084]	0,117	[0,06-0,174]	augmentation
Procris <i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	0,492	[0,406-0,578]	0,750	[0,676-0,824]	augmentation
Myrtil <i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	0,688	[0,608-0,768]	0,859	[0,798-0,92]	augmentation
Demi-deuil <i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	0,609	[0,525-0,693]	0,352	[0,27-0,434]	diminution
Tircis <i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	0,039	[0,006-0,072]	0,078	[0,031-0,125]	augmentation

pas été en 2011, voir Annexe 1). Cela pourrait s'expliquer par une météo parfois peu favorable en 2021 avec un temps relativement humide (données du site [infoclimat.fr/](https://www.infoclimat.fr/), dernière consultation le 30 juin 2023 : entre les mois de mars et juin, il est tombé environ 86 mm de plus en 2021 qu'en 2011). Mais cela pourrait être également le signe que des changements ont eu lieu au sein des communautés de papillons sur la zone d'étude. De plus, en regardant les relations entre les richesses floristiques (spécifique et famille) et la richesse spécifique en papillons, qui montrent comme attendu des corrélations positives (Burgio *et al.* 2015), il est possible de mettre en avant que la richesse spécifique en papillons atteint un « plafond » en 2021 malgré l'augmentation de la richesse en famille floristique, ce qui pourrait traduire un appauvrissement de la composition des communautés.

L'analyse avec l'AFC permet de mettre en avant une homogénéisation des communautés de papillons entre 2011 et 2021, avec l'éclatement différent des points pour les deux années, et également une différence dans l'utilisation du milieu par le décalage des centres de gravité. Celui de l'année 2021 semble plus proche des espèces de milieux assez généraux (Machaon *Papilio machaon* (Linnaeus, 1758), Citron *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758), Vulcain *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus,

1758), etc.) tandis que celui de l'année 2011 tend vers des espèces de milieux plus spécifiques (Cuivré des marais, Silène, Robert-le-Diable, etc.). L'homogénéisation des communautés de papillons entre les deux années serait donc à la faveur des espèces dites généralistes, tandis que la présence de certaines espèces plus spécialistes diminue. C'est ce qui s'observe par exemple pour certaines des espèces pour lesquelles un changement des occurrences entre les deux années a pu être mis en avant : diminution des occurrences de l'Hespérie du Dactyle et de la Piérïde du Navet qui sont des espèces plutôt spécialistes (Lafranchis *et al.* 2015 ; Moussus *et al.* 2019), et augmentation des occurrences du Myrtil, du Procris et de la Piérïde de la Rave qui sont des espèces plus généralistes (Lafranchis *et al.* 2015 ; Moussus *et al.* 2019). Cette homogénéisation pourrait être liée aux changements climatiques. Il a en effet été démontré que des épisodes de sécheresse plus réguliers ont tendance à favoriser les espèces de papillons peu spécialisées (Warren *et al.* 2021).

La différence constatée des indices thermiques de communauté (CTI) entre les deux années pourrait appuyer cette hypothèse. Le CTI est en effet significativement plus important en 2021. Cette tendance locale est similaire à celle constatée à l'échelle de l'Europe (Devictor *et al.* 2012 ; Mingarro *et al.*

2021). En 2021, deux des espèces dont les occurrences ont augmenté (Piéride de la Rave et Collier de corail) ont un indice thermique élevé, et trois des espèces dont les occurrences ont diminué (Hespérie du Dactyle, Gazé et Piéride du Navet) ont des indices thermiques plus faibles. Cela concorde avec la répartition de ces espèces, la Piéride de la rave et le Collier-de-corail étant des espèces très présentes en milieu méditerranéen tandis que l'Hespérie du Dactyle, le Gazé et la Piéride du Navet y sont moins abondantes (Lafranchis 2000). Les changements climatiques, et plus particulièrement une méditerranéisation progressive du climat de la région avec des périodes chaudes et sèches assez importantes, pourraient donc être à l'origine des différences d'occurrences observées chez ces espèces. De nombreuses études ont déjà mis en avant un effet des changements climatiques sur des espèces de papillons, certaines profitant d'un réchauffement pour étendre leur aire de répartition (Fox *et al.* 2013; Warren 2019), d'autres perdant de l'espace en raison de leurs exigences environnementales (Warren *et al.* 2001). De plus, il a été montré en Grande-Bretagne qu'un réchauffement pouvait favoriser les espèces multivoltines (Macgregor *et al.* 2019), ce qui est le cas des deux espèces citées plus haut, qui font deux à trois générations par an (Lafranchis 2014; Moussus *et al.* 2019).

Pour les trois autres espèces dont les occurrences ont augmenté (Myrtil, Procris et Tircis), cela pourrait être expliqué par l'augmentation de la présence de ronciers favorables au butinage et pour se protéger du vent et des prédateurs (Lafranchis 2014; Moussus *et al.* 2019). Avec une tendance à l'augmentation de la déprise agricole, ces milieux sont en effet apparus de façon régulière à divers endroits, comme il est possible de le vérifier avec les images satellites. Ces ronciers sont d'ailleurs notamment présents à proximité des sites où l'abondance des trois espèces a augmenté. La modification des pratiques de gestion agricole est responsable de l'apparition de ces milieux arbustifs. En effet, d'après les relevés qui ont été effectués, presque 20 % des sites étudiés sont passés en absence de gestion entre 2011 et 2021, ce qui expliquerait une certaine fermeture des milieux et donc l'apparition de ronciers.

Plus généralement, une modification de la gestion agricole sur les sites pourrait également expliquer en partie les changements observés dans la structure et la composition des communautés de papillons. En regardant les relevés de cette variable sur les sites dont la gestion a changé entre les deux années, il semblerait qu'environ 40 % d'entre eux qui étaient en pâturage en 2011 soient désormais en fauchage, et donc potentiellement amendés. Or il a été montré qu'un amendement important des parcelles mène à une diminution de la diversité floristique (Tilman 1982) qui pourrait elle-même mener à une diminution de la diversité en papillons, les deux étant fortement corrélées (Fig. 3; Burgio *et al.* 2015). Cependant, pour vérifier si les modifications de gestion agricole ont un impact important sur les communautés de papillons, une étude plus approfondie serait à réaliser. En effet, au cours du suivi et dans les analyses qui ont suivi, il est apparu que la variable du type de gestion ne représentait pas toujours bien les pratiques réelles sur les différents sites d'étude (aucune tendance n'a d'ailleurs pu

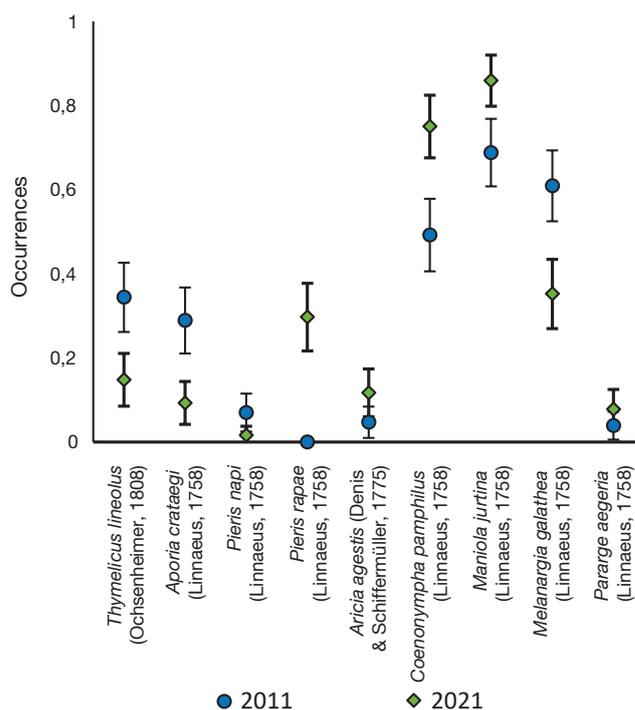


Fig. 6. — Occurrences, et leurs intervalles de confiance à 95 %, des neuf espèces présentant une différence significative entre 2011 et 2021.

être mise en évidence entre le type de gestion et la richesse spécifique en papillons). Tout d'abord, le pâturage et la fauche ne sont pas toujours effectués avec la même intensité : un pâturage très intensif avec un piétinement constant au cours de la saison sera probablement moins favorable aux papillons qu'un pâturage extensif. De la même façon pour la fauche, un fauchage fréquent ne favorisera pas la présence de papillons. Un degré d'intensivité/extensivité serait donc à prendre en compte lors des relevés du type de gestion. Le même type de problème se pose concernant l'absence de gestion (abandon des pratiques) : celle-ci menant généralement à la fermeture du milieu, ce ne sont pas les mêmes espèces floristiques qui seront favorisées en fonction du degré de fermeture, et donc pas forcément les mêmes espèces de papillons. Un paramètre supplémentaire propre au degré de fermeture serait donc également à prendre en compte. Ces relevés plus précis nécessiteraient d'avoir un historique de la gestion sur plusieurs années plutôt que de regarder les pratiques apparentes sur les sites au moment du relevé, qui ne reflètent pas forcément leur gestion réelle. Si ces informations sont trop complexes à obtenir (beaucoup de parcelles avec des propriétaires différents, pas forcément d'historique suffisamment ancien, etc.), un bon moyen de réduire les biais serait de se baser sur des relevés floristiques effectués sur les sites. En effet, en fonction du type de gestion, ce ne seront pas toujours les mêmes familles/espèces floristiques qui seront favorisées, ce qui permettrait d'estimer le type de gestion dominant sur chaque site, qui pourrait être exprimé éventuellement avec un « score » plutôt qu'un type de gestion pour être moins réducteur.



FIG. 7. — **A**, Communauté de graminées sur une bosse de marais salant ; **B**, Demi-deuil *Melanargia galathea* (Linnaeus, 1758), Hespérie de la Houque *Thymelicus sylvestris* (Poda, 1761) et Hespérie du Dactyle *Thymelicus lineolus* (Ochsenheimer, 1808) butinant sur une fleur de Cirse vulgaire *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. ; **C**, Gazé *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) butinant une fleur de Trèfle des prés *Trifolium pratense* L. ; **D**, prairie mésophile sur bosse de marais doux ; **E**, dépression humide à grandes laïches ; **F**, Cuivré des marais *Lycaena dispar* (Haworth, 1802) butinant une fleur d’Œnanthe à feuilles de silaüs *Oenanthe silaifolia* M.Bieb.

CONCLUSION

Ce travail a permis de montrer qu’il y a des différences de composition et de structure des communautés de papillons Rhopalocères entre 2011 et 2021 au sein de la zone Natura 2000

des « Marais de Brouage (et marais nord d’Oléron) », mais pas de richesse spécifique. Ces communautés ont évolué à la faveur de quelques espèces plus généralistes et aux occurrences plus importantes. Le suivi n’ayant été réalisé que sur deux années, les analyses réalisées et les résultats obtenus ne permettent pas

de conclure de façon certaine quant aux différentes causes des modifications observées. Cependant, il est probable que les changements climatiques et l'évolution des pratiques agricoles y jouent un rôle important, de façon directe (effet sur les papillons) ou indirecte (effet sur la flore, qui a une influence sur les papillons). Ces hypothèses resteront à confirmer avec les prochaines études qui seront réalisées.

Remerciements

Nous remercions Pauline Malterre et Sandra Dobigny, animatrices Natura 2000, ainsi que Éric Oulhen, technicien Espaces naturels sensibles, pour avoir soutenu ce projet. Nous remercions également Aurélien Besnard (CEFE/CNRS) pour l'aide apportée dans l'analyse des données par GLMM. Nous voudrions aussi remercier les structures ayant accompagné financièrement ce projet : la DREAL Nouvelle-Aquitaine, le département de la Charente-Maritime et Natura 2000. Nous remercions également Fanny Gosselin pour la participation au suivi en 2011. Nous remercions aussi les propriétaires et les éleveurs qui nous ont permis d'accéder à leurs parcelles pour mener à bien le suivi. Enfin, nous remercions Antoine Lévêque, Pascal Dupont et Frédéric Archaux, rapporteurs de ce manuscrit, pour leurs corrections ainsi que leurs précieux conseils.

RÉFÉRENCES

- AGNOUX S., JEANMOUGIN M., SCHMUCKI R., YGUEL B. & FONTAINE B. 2021. — *Tendances de populations des Rhopalocères de France – Estimations 2021*. Vigie Nature, Paris, 3 p.
- ALBOUY V. 2008. — La Petite-Tortue est-elle en train de disparaître du Poitou-Charentes? *Insectes* (148): 19-21.
- ALBOUY V. 2009. — Petite-Tortue, la régression se confirme. *Insectes* (152): 29-31.
- BARKMANN F., HUEMER P., TAPPEINER U., TASSER E. & RÜDISSE J. 2023. — Standardized butterfly surveys: comparing transect counts and area-time counts in insect monitoring. *Biodiversity and Conservation* 32 (3): 987-1004. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02534-2>
- BOGGS C. L., WARR W. B. & EHRLICH P. R. 2019. — *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight, Butterflies*. Chicago, University of Chicago Press, 739 p. <https://doi.org/10.7208/9780226063195>
- BURGIO G., SOMMAGGIO D., MARINI M., PUPPI G., CHIARUCCI A., LANDI S., FABBRI R., PESARINI F., GENGHINI M., FERRARI R., MUZZI E., VAN LENTEREN J. C. & MASETTI A. 2015. — The influence of vegetation and landscape structural connectivity on butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea), carabids (Coleoptera: Carabidae), syrphids (Diptera: Syrphidae), and sawflies (Hymenoptera: Symphyta) in Northern Italy Farmland. *Environmental Entomology* 44 (5): 1299-1307. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv105>
- CACQUERAY M. DE, BARTHON C., CHADENAS C., MICHEL X., ANDREU-BOUSSUT V. & LAJARTRE A. DE 2018. — Le patrimoine, un élément fédérateur pour la gouvernance des espaces protégés? L'exemple du marais de Brouage (Charente-Maritime). *Norois* (246): 7-27. <https://doi.org/10.4000/noroi.6280>
- DELL D., SPARKS T. & DENNIS R. 2005. — Climate change and the effect of increasing spring temperatures on emergence dates of the butterfly *Apatura iris* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology* 102 (2): 161-167. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.026>
- DELMAS S., DESCHAMPS P., SIBERT J.-M., CHABROL L. & ROUGERIE R. 2000. — *Guide écologique des papillons du Limousin, Lépidoptères Rhopalocères*. Société entomologique du Limousin, Limoges, 416 p.
- DEMAY J., BESNARD A., SIRAMI C., LANG M., RAVAYROL A., BIZET D., MOLLARD M. & RONDEAU A. 2020. — Caractérisation de l'évolution des communautés d'oiseaux sur les Causses Méridionaux du Massif Central. *Alauda* 88: 211-220.
- DEVICTOR V., VAN SWAAY C., BRERETON T., BROTONS L., CHAMBERLAIN D., HELIÖLÄ J., HERRANDO S., JULLIARD R., KUUSAAARI M., LINDSTRÖM Å., REIF J., ROY D. B., SCHWEIGER O., SETTELE J., STEFANESCU C., VAN STRIEN A., VAN TURNHOUT C., VERMOUZEK Z., WALLIS DE VRIES M., WYNHOFF I. & JIGUET F. 2012. — Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2 (2): 121-124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>
- DORÉ F., THIRION J.-M. & MATHÉ E. 2010. — Caractérisation des communautés de Rhopalocères de la pointe de Suzac à Saint-Georges-de-Didonne. *Annales de la Société des Sciences naturelles de la Charente-Maritime* 10: 45-50.
- FAURE É. 2007. — Suivi de milieux ouverts dans le Parc naturel régional du Luberon par des papillons de jour (Rhopalocères) bioindicateurs. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure* 8: 86-101.
- FOX R., PARSONS M., CHAPMAN J., WOIWOD I., WARREN M. & BROOKS D. 2013. — *The State of Britain's Larger Moths 2013*. Butterfly Conservation, Wareham, 33 p.
- FOX R., DENNIS E., PURDY K., MIDDLEBROOK I., ROY D., NOBLE D., BOTHAM M. & BOURN N. 2023. — *The State of the UK's Butterflies*. Butterfly Conservation, Wareham, 28 p.
- GATTOLLIAT J.-L., PASCHE A., PELLET J. & SALAMIN HOFMANN C. 2015. — L'entomofaune de la réserve naturelle des Grangettes (VD): suivi de trois groupes indicateurs. *Entomo Helvetica* 8: 13-27.
- GERLACH J., SAMWAYS M. & PRYKE J. 2013. — Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation* 17 (4): 831-850. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9565-9>
- HOUARD X. & JAULIN S. 2019. — France: le point sur le déclin de nos papillons les plus patrimoniaux / Focus on the decline of the most patrimonial French butterflies. *Insectes* 192: 13-17.
- JEW E. K. K., LOOS J., DOUGILL A. J., SALLU S. M. & BENTON T. G. 2015. — Butterfly communities in miombo woodland: biodiversity declines with increasing woodland utilisation. *Biological Conservation* 192: 436-444. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.022>
- KELLERT S. R. 1993. — Values and perceptions of invertebrates. *Conservation Biology* 7 (4): 845-855. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.740845.x>
- LAFRANCHIS T. 2014. — *Papillons de France – Guide de détermination des papillons diurnes*. Diatheo, Barcelone, 351 p.
- LAFRANCHIS T. 2000. — *Les Papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope, Mèze, 448 p.
- LAFRANCHIS T., JUTZELER D., GUILLOSSON J.-Y., KAN P. & KAN B. 2015. — *La vie des papillons – Écologie, biologie et comportement des rhopalocères de France*. Diatheo, Barcelone, 751 p.
- MACGREGOR C. J., THOMAS C. D., ROY D. B., BEAUMONT M. A., BELL J. R., BRERETON T., BRIDLE J. R., DYTHAM C., FOX R., GOTTHARD K., HOFFMANN A. A., MARTIN G., MIDDLEBROOK I., NYLIN S., PLATTS P. J., RASTEIRO R., SACCHERI I. J., VILLOUTREIX R., WHEAT C. W. & HILL J. K. 2019. — Climate-induced phenology shifts linked to range expansions in species with multiple reproductive cycles per year. *Nature Communications* 10 (1): 4455. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12479-w>
- MANIL L., LERCH A., FONTAINE B. & JULLIARD R. 2015. — *Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF)*. Bilan 2005-2014 Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 82 p.
- MELERO Y., STEFANESCU C. & PINO J. 2016. — General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated

- by species traits. *Biological Conservation* 201: 336-342. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.029>
- MILLER D. G. I., LANE J. & SENOCK R. 2011. — Butterflies as potential bioindicators of primary rainforest and oil palm plantation habitats on New Britain, Papua New Guinea. *Pacific Conservation Biology* 17 (2): 149-159. <https://doi.org/10.1071/PC110149>
- MINGARRO M., CANCELA J. P., BURÓN-UGARTE A., GARCÍA-BARROS E., MUNGUIRA M. L., ROMO H. & WILSON R. J. 2021. — Butterfly communities track climatic variation over space but not time in the Iberian Peninsula. *Insect Conservation and Diversity* 14 (5): 647-660. <https://doi.org/10.1111/icad.12498>
- MOUSSUS J.-P., LORIN T. & COOPER A. 2019. — *Guide pratique des papillons de France*. Delachaux et Niestlé, Paris, 416 p.
- NOWICKI P., SETTELE J., HENRY P.-Y. & WOYCIECHOWSKI M. 2008. — Butterfly monitoring methods: the ideal and the real world. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 54 (1): 69-88. <https://doi.org/10.1560/IJEE.54.1.69>
- ÖCKINGER E. & SMITH H. G. 2006. — Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149 (3): 526-534. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0464-6>
- PRATHER C. M., PELINI S. L., LAWS A., RIVEST E., WOLTZ M., BLOCH C. P., TORO I. D., HO C.-K., KOMINOSKI J., NEWBOLD T. A. S., PARSONS S. & JOERN A. 2013. — Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews* 88 (2): 327-348. <https://doi.org/10.1111/brv.12002>
- SAMWAYS M.J. 1993. — Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives. *Biodiversity & Conservation* 2 (3): 258-282. <https://doi.org/10.1007/BF00056672>
- SÁNCHEZ-BAYO F. & WYCKHUYNS K. A. G. 2019. — Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- SCHWEIGER O., HARPKE A., WIEMERS M. & SETTELE J. 2014. — CLIMBER: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe. *ZooKeys* 367: 65-84. <https://doi.org/10.3897/zookeys.367.6185>
- STEFFAN-DEWENTER I. & TSCHARNTKE T. 2000. — Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3 (5): 449-456. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2000.00175.x>
- THOMAS J. A. 2005. — Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360 (1454): 339-357. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1585>
- TILMAN D. 1982. — *Resource Competition and Community Structure*. (MPB-17), Vol. 17. Princeton University Press., (Monographs in Population Biology; 107), Princeton, 310 p.
- VAN STRIEN A. J., VAN SWAAY C. A. M., VAN STRIEN-VAN LIEMPT W. T. F. H., POOT M. J. M. & WALLISDEVRIES M. F. 2019. — Over a century of data reveal more than 80 % decline in butterflies in the Netherlands. *Biological Conservation* 234: 116-122. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.023>
- VAN SWAAY C. A. M., NOWICKI P., SETTELE J. & VAN STRIEN A. J. 2008. — Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation* 17 (14): 3455-3469. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9491-4>
- VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., LÓPEZ MUNGUIRA M., ŠAŠIĆ M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOFF I. 2010a. — *European Red List of butterflies*. IUCN, Publications Office of the European Union, Luxembourg, 47 p. <https://doi.org/10.2779/83897>
- VAN SWAAY C., VAN STRIEN A., HARPKE A., FONTAINE B., STEFANESCU C., ROY D., MAES D., KÜHN E., OUNAP E., REGAN E., SVITRA G., HELIÖLÄ J., SETTELE J., WARREN M., PLATTNER M., KUUSAAARI M., CORNISH N., GARCIA PEREIRA P., LEOPOLD P., FELDMANN R., JULLARD R., VEROVNIK R., POPOV S., BRERETON T., GMELIG MEYLING A. & COLLINS S. 2010b. — *The European Butterfly Indicator for Grassland species: 1990-2009*. De Vlinderstichting, Wageningen, 29 p.
- WARREN M. S. 2019. — Conserving British butterflies: progress against the odds. *Newsletter Lepidoptera Society* (61): 3-6.
- WARREN M. S., HILL J. K., THOMAS J. A., ASHER J., FOX R., HUNTLEY B., ROY D. B., TELFER M. G., JEFFCOATE S., HARDING P., JEFFCOATE G., WILLIS S. G., GREATOREX-DAVIES J. N., MOSS D. & THOMAS C. D. 2001. — Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414 (6859): 65-69. <https://doi.org/10.1038/35102054>
- WARREN M. S., MAES D., SWAAY C., GOFFART P., VAN DYCK H., BOURN N., WYNHOFF I., HOARE D. & ELLIS S. 2021. — The decline of butterflies in Europe: problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (2): e2002551117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117>

Soumis le 13 février 2023;
 accepté le 5 octobre 2023;
 publié le 19 juin 2024.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Description de la présence/absence des taxons étudiés sur la zone. Abréviations: –, espèce non rencontrée; HT, espèce rencontrée sur la zone mais en dehors des transects; x, espèce rencontrée sur au moins un transect.

Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	2011	2021	
Hesperidae	<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	Hespérie de l'Alcée	x	x	
	<i>Erynnis tages</i> (Linnaeus, 1758)	Point de Hongrie	x	–	
	<i>Ochlodes sylvanus</i> (Esper, 1777)	Sylvaine	x	x	
	<i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	Hespérie de la Mauve	x	x	
	<i>Thymelicus acteon</i> (Rottemburg, 1775)	Hespérie du Chiendent	x	x	
	<i>Thymelicus lineolus</i> (Ochsenheimer, 1808)	Hespérie du Dactyle	x	x	
	<i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda, 1761)	Hespérie de la Houque	x	x	
	Papilionidae	<i>Iphiclide podalirius</i> (Linnaeus, 1758)	Flambé	x	HT
<i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)		Machaon	x	HT	
Pieridae	<i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)	Aurore	HT	HT	
	<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	Gazé	x	x	
	<i>Colias crocea</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	Souci	x	x	
	<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	Citron	HT	x	
	<i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	Piérède de la Moutarde	x	HT	
	<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	Piérède du Chou	x	x	
	<i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	Piérède du Navet	x	x	
	<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	Piérède de la Rave	HT	x	
	<i>Euchloe crameri</i> (Butler, 1869)	Marbré de Cramer	x	x	
	Lycaenidae	<i>Aricia agestis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Collier de corail	x	x
<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)		Thécla de la Ronce	HT	–	
<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)		Azuré des Nerpruns	x	x	
<i>Cyaniris semi-argus</i> (Rottemburg, 1775)		Azuré des Anthyllides	x	–	
<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)		Azuré porte-queue	HT	–	
<i>Lycaena dispar</i> (Haworth, 1802)		Cuivré des marais	x	x	
<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)		Cuivré commun	x	x	
<i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)		Cuivré fuligineux	HT	x	
<i>Lysandra bellargus</i> (Rottemburg, 1775)		Azuré bleu céleste	–	HT	
<i>Phengaris arion</i> (Linnaeus, 1758)		Azuré du Serpolet	HT	HT	
<i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)		Azuré de la Bugrane	x	x	
<i>Quercusia quercus</i> (Linnaeus, 1758)		Thécla du Chêne	HT	–	
<i>Satyrium ilicis</i> (Esper, 1779)		Thécla de l'Yeuse	HT	–	
<i>Satyrium spini</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)		Thécla des Nerpruns	HT	–	
<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus, 1758)		Thécla du Bouleau	HT	–	
Nymphalidae		<i>Aglais io</i> (Linnaeus, 1758)	Paon du jour	x	x
		<i>Apatura iris</i> (Linnaeus, 1758)	Grand-Mars changeant	HT	–
		<i>Aphantopus hyperantus</i> (Linnaeus, 1758)	Tristan	HT	–
		<i>Araschnia levana</i> (Linnaeus, 1758)	Carte géographique	HT	–
	<i>Argynnis pandora</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Cardinal	HT	–	
	<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)	Tabac d'Espagne	HT	HT	
	<i>Boloria dia</i> (Linnaeus, 1767)	Petite Violette	HT	–	
	<i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)	Silène	x	–	
	<i>Coenonympha arcania</i> (Linnaeus, 1761)	Céphale	HT	–	
	<i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	Procris	x	x	
	<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	Damier de la Succise	HT	–	
	<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	Petit Nacré	HT	–	
	<i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)	Mégère	x	x	
	<i>Limenitis camilla</i> (Linnaeus, 1764)	Petit Sylvain	HT	HT	
	<i>Limenitis reducta</i> (Staudinger, 1901)	Sylvain azuré	HT	HT	
	<i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	Myrtil	x	x	
	<i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	Demi-deuil	x	x	
	<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	Mélitée du Plantain	x	HT	
	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1778)	Mélitée orangée	–	HT	
	<i>Melitaea phoebe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Mélitée des Centaurées	x	HT	
	<i>Nymphalis polychloros</i> (Linnaeus, 1758)	Grande Tortue	HT	–	
	<i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	Tircis	x	x	
	<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	Robert-le-diable	x	HT	
	<i>Pyrionia tithonus</i> (Linnaeus, 1771)	Amaryllis	x	x	
	<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)	Vulcain	x	x	
	<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	Belle-dame	HT	x	

ANNEXE 2. — Contribution des espèces aux deux premiers axes de l'AFC (analyse factorielle des correspondances).

	Axe 1	Axe 2
L'Hespérie de l'Alcée <i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	1,053	2,484
Le Point de Hongrie <i>Erynnis tages</i> (Linnaeus, 1758)	1,092	4,128
La Sylvaine <i>Ochlodes sylvanus</i> (Esper, 1777)	0,497	0,003
L'Hespérie de la Mauve <i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	24,477	0,121
L'Hespérie du Chiendent <i>Thymelicus acteon</i> (Rottemburg, 1775)	1,104	0,184
L'Hespérie du Dactyle <i>Thymelicus lineolus</i> (Ochsenheimer, 1808)	0,156	0,721
L'Hespérie de la Houque <i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda, 1761)	1,029	1,712
Le Flambé <i>Iphiclides podalirius</i> (Linnaeus, 1758)	0,330	3,095
Le Machaon <i>Papilio machaon</i> Linnaeus, 1758	0,092	1,167
Le Gazé <i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	2,771	0,421
Le Souci <i>Colias crocea</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	0,513	3,947
Le Citron <i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	0,031	1,106
La Piéride de la Moutarde <i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	22,943	2,021
La Piéride du Chou <i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	0,529	0,975
La Piéride du Navet <i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	0,059	13,305
La Piéride de la Rave <i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	1,103	4,038
Le Marbré de Cramer <i>Euchloe crameri</i> (Butler, 1869)	2,472	1,235
Le Collier de corail <i>Aricia agestis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	1,976	0,146
L'Azuré des Nerpruns <i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	0,112	5,747
Le Demi-argus <i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	7,471	0,008
Le Cuivré des marais <i>Lycaena dispar</i> (Haworth, 1802)	0,455	17,618
Le Cuivré commun <i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	1,424	2,794
Le Cuivré fuligineux <i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)	1,237	0,200
L'Azuré commun <i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)	0,139	0,043
Le Silène <i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)	0,059	3,711
Le Procris <i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	0,022	0,304
Le Paon du jour <i>Aglais io</i> (Linnaeus, 1758)	0,013	1,367
La Mégère <i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)	0,004	0,034
Le Myrtil <i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	0,287	0,255
Le Demi-deuil <i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	0,869	1,096
Le Mélitée du Plantain <i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	23,658	1,351
Le Mélitée des Centaurées <i>Melitaea phoebe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	0,091	0,699
Le Tircis <i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	0,164	9,633
Le Robert-le-diable <i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	0,006	9,487
L'Amaryllis <i>Pyronia tithonus</i> (Linnaeus, 1771)	0,001	0,289
Le Vulcain <i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)	0,973	3,837
La Belle-dame <i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	0,788	0,717