

MÉMOIRE PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER EN BIOLOGIE DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

**Impact des conditions
environnementales sur la sélection
des sites de ponte et des stratégies
d'oviposition utilisées chez *Boloria
eunomia***

Réalisé Par :

- DE OLIVEIRA Eglantine

Encadré Par :

- BRANS Victor
- SHTICKZELLE Nicolas

Table des matières

Remerciements	3
I. Introduction	4
<u>1.</u> Crise de biodiversité.....	4
<u>2.</u> modifications environnementales.....	5
<u>3.</u> notion de la qualité d’habitat	6
<u>4.</u> <i>Boloria eunomia</i> : espèce représentative du problème de modifications environnementales.....	7
<u>A.</u> Présentation de l’espèce étudiée.....	7
<u>B.</u> Cycle de reproduction	9
<u>C.</u> Composition de l’habitat et exigences écologiques	10
<u>5.</u> Choix des sites de pontes et stratégies de pontes utilisées	12
<u>A.</u> Sélection et préférences des sites de pontes	12
<u>B.</u> Les principales stratégies de ponte	13
<u>6.</u> Explication de la question scientifique choisie	15
II. MATERIEL ET METHODE	16
<u>1.</u> Qualité d’habitat.....	16
<u>2.</u> Suivis des femelles et stratégies de pontes.....	19
<u>3.</u> Formatage des données	20
III. ANALYSES STATISTIQUES	23
IV. RESULTATS	27
V. DISCUSSION	42
<u>I.</u> Les sites de pontes de qualité (échelle oviposition)	42
<u>II.</u> Le biotope favorable à la ponte (échelle du patch)	45
<u>III.</u> L’impact du choix de la plante hôte au cours du temps	49
<u>IV.</u> Critiques et perspectives.....	51
VI. CONCLUSION.....	54
ANNEXES	55
BIBLIOGRAPHIE	58

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier M. Schtickzelle de m'avoir permis de réaliser ce mémoire. Cette opportunité m'as permise d'apprendre et de découvrir beaucoup de choses que ce soit d'un point de vue scientifique ou d'un point de vue personnel. Ce mémoire m'a permis de découvrir l'amour que j'ai pour la science, le travail de terrain mais aussi le travail en groupe. Je souhaite, également, remercier sincèrement Victor Brans, mon doctorant et encadrant de mémoire. Grâce à lui, j'ai pu avoir un encadrement exceptionnel, un cadre de travail positif et enrichissant. De plus, grâce à sa passion pour la science et l'apprentissage, j'ai pu m'améliorer dans différents domaines (rigueur scientifique, statistiques, gestion du temps, design expérimental). Sa bienveillance et sa jovialité ont permis d'avoir un excellent travail de groupe sur le terrain, c'est pourquoi je lui suis sincèrement reconnaissante d'avoir été présent pour moi. Un immense merci à mes deux collègues de travail et mémorantes, Lisa Delvaux et Marine Nardellotto. La collaboration a été le maître-mot, tant dans notre travail sur le terrain que dans notre vie quotidienne. L'entraide constante et les liens tissés resteront des souvenirs précieux. Les rires partagés et les expériences communes ont fait de cette aventure une expérience mémorable.

Je tiens particulièrement à remercier la famille Nardellotto : Nicolas, Lilou et Isabelle, dont l'aide et la bonne humeur ont été inestimables lors des relevés de données sur le terrain. Leur implication a rendu le travail sur le terrain tellement plus agréable et moins fastidieux. Enfin, je tiens à remercier Augustin Baussay pour son humour, sa gentillesse et surtout ses talents dans l'identification des plantes (et surtout de graminées) pour nous avoir aidé dans notre travail sur le terrain.

Cette aventure scientifique restera gravée dans ma mémoire, et ces remerciements sont une humble reconnaissance envers tous ceux qui ont contribué à la réussite de ce mémoire.

I. Introduction

1. Crise de biodiversité

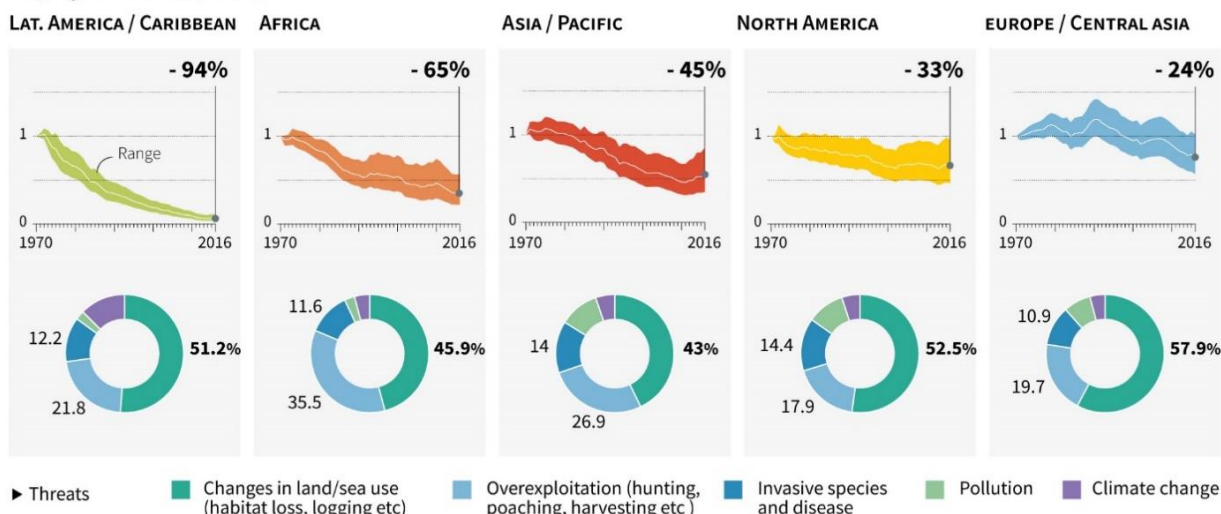
La biodiversité est un pilier fondamental de notre planète, elle fournit des services écosystémiques vitaux tels que la pollinisation, la régulation climatique, la purification de l'eau et la production de nourriture (Díaz et al., 2019; IPBES, 2019). Cependant, la perte de biodiversité est une crise mondiale majeure qui menace la santé et la durabilité des écosystèmes terrestres et aquatiques (Cardinale et al., 2012). Selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), plus d'un million d'espèces sont actuellement menacées d'extinction dans le monde et ce nombre risque de doubler dans les prochaines années (Díaz et al., IPBES, 2019).

La perte de biodiversité est causée par une variété de facteurs, dont les cinq principales causes sont la perte d'habitat, le changement climatique, la pollution, la surexploitation des ressources naturelles et l'introduction d'espèces invasives (Butchart et al., 2010; IPBES, 2019) (Figure 1). La perte d'habitat est la principale cause de la perte de biodiversité, car elle affecte directement la disponibilité des habitats nécessaires à la survie des espèces (Butchart et al., 2010; Dirzo et al., 2014).

Declining state of biodiversity

Average change in the size of monitored vertebrate species populations in the Living Planet Index, 1970-2016

► By region Index value (1970 = 1)



Source: WWF Living Planet Report 2020



Figure 1 - L'indice planétaire du monde vivant de chaque continent (Amérique latine et Caraïbes, Afrique, Asie et Pacifique, Amérique du Nord, Europe et Asie centrale) de 1970 à 2016. L'abondance moyenne de 20 811 populations représentant 4 392 espèces suivies à travers le globe a rétréci. Pour les graphiques de la ligne supérieure, le blanc de la ligne montre les valeurs de l'indice et les zones ombrées représentent la certitude statistique entourant la tendance (fourchette : -73 % à -62 %). Source - WWF/ZSL (2020) 107.

2. Modifications environnementales

Ces différents facteurs à l'origine de la crise de la biodiversité actuelle sont tels qu'ils peuvent engendrer des modifications environnementales majeures qui ont un impact considérable sur l'environnement global. En effet, elles peuvent provoquer des impacts significatifs sur la biodiversité en modifiant les caractéristiques environnementales des habitats naturels. Ces modifications environnementales sont des changements dans les conditions physiques, chimiques ou biologiques de l'environnement naturel, qui peuvent être causés par des facteurs naturels tels que les changements climatiques, les événements géologiques ou les perturbations écologiques, ou par des facteurs anthropiques tels que la pollution ou la destruction de l'habitat.

Les modifications environnementales peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur les organismes en fonction de leur nature et de leur ampleur. Les aspects négatifs peuvent comprendre la réduction de l'habitat, la fragmentation de l'habitat, la perturbation des relations écologiques, l'exposition à des contaminants toxiques, l'apparition d'espèces invasives et l'augmentation de la mortalité et la diminution de la diversité génétique (Lindenmayer, 2007; Parmesan, 2006).

Les effets positifs comprennent la création d'habitats nouveaux et différents pour les animaux qui peuvent y trouver des conditions de vie favorables, l'augmentation de la disponibilité des ressources, l'amélioration de la qualité de l'eau (cela peut inclure l'augmentation de la disponibilité d'oxygène dissous, la réduction de la pollution et l'augmentation de la diversité des espèces d'invertébrés qui vivent dans l'eau), et enfin l'augmentation de la diversité des espèces et la promotion de la résilience écologique en créant des conditions qui favorisent la survie et la récupération après des perturbations telles que les incendies de forêt ou les inondations. (Hobbs et al., 2009).

Les effets de ces modifications environnementales sur les animaux peuvent donc varier en fonction des espèces, de leur degré d'adaptabilité et de leur réponse à des changements dans leur environnement (Parmesan, 2006). En effet, certaines espèces peuvent être plus résilientes aux changements d'habitat que d'autres, selon leurs traits d'histoire de vie, leur capacité de dispersion et leurs adaptations physiologiques (Fisher et al., 2008; Brooks et al., 2002). Certaines espèces sont plus tolérantes et peuvent s'adapter aux modifications de l'habitat, tandis que d'autres sont plus sensibles et peuvent disparaître complètement si les conditions de leur habitat changent trop (MacArthur et Wilson, 1967). Les espèces qui ont des exigences écologiques strictes pour la nourriture, le logement ou la reproduction sont souvent plus vulnérables aux perturbations environnementales (Tilman, 1999).

3. Notion de la qualité d'habitat

La notion de qualité de l'habitat est essentielle pour comprendre les impacts des modifications environnementales sur la biodiversité. En effet, la qualité de l'habitat peut influencer la survie, la reproduction et le succès des individus d'une espèce donnée. La qualité d'habitat est propre et unique à chaque espèce. Elle peut se déterminer selon différents facteurs environnementaux tels que la disponibilité des ressources (nourriture, qualité de l'eau, couverture végétale...etc), la température et la composition de l'habitat, ou encore par la présence de prédateurs (Turlure et al., 2019). Chacun de ses facteurs environnementaux forment donc les exigences écologiques propres à chaque espèce qui permet de déterminer son habitat et sa qualité d'habitat.

La mesure de la qualité de l'habitat est donc importante pour comprendre les effets des modifications environnementales sur les espèces. Il existe différentes méthodes pour mesurer la qualité de l'habitat, allant des observations sur le terrain aux analyses de données géospatiales (Hirzel et Arlettaz, 2003). Parmi les méthodes les plus utilisées, on retrouve les indices de qualité de l'habitat qui permettent d'évaluer la disponibilité des ressources et des conditions nécessaires à la survie et à la reproduction des espèces. (Turlure et al. 2019)

Il existe une autre approche qui peut être utilisée en complémentarité des indices de qualité, afin de fournir une évaluation plus complète et précise de la qualité d'habitat dans un écosystème donné. Cette approche repose sur le concept de mesure par compositions, configurations et disponibilités des ressources (Turlure et al., 2019) (Figure 2).

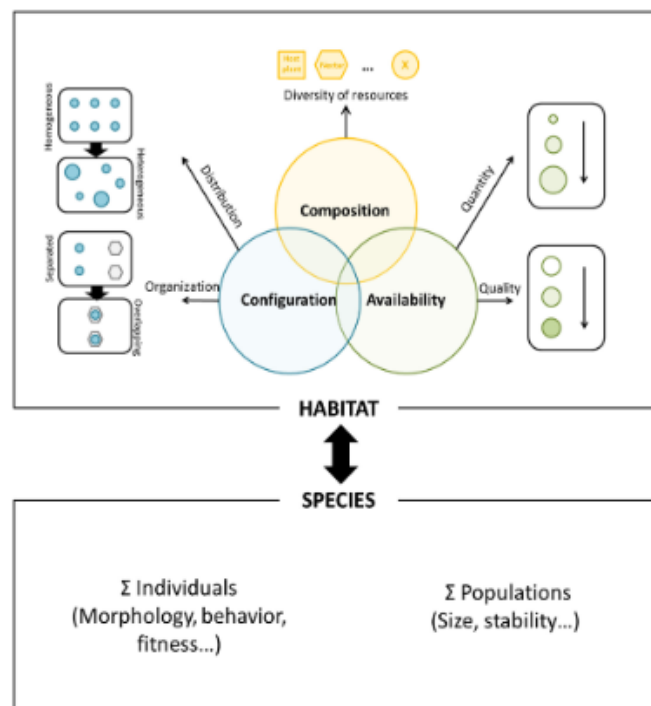


Figure 2 - Représentation schématique du concept d'habitat basé sur les ressources (Turlure, 2019).

La composition des ressources (partie supérieure de la figure) fait référence à la diversité des ressources écologiques utilisée par l'espèce focale, comme au moins la plante hôte et ressources en nectar pour une espèce de papillon. La configuration des ressources (partie gauche de la figure) fait référence à la répartition de chaque ressource écologique et l'organisation spatiale (c'est-à-dire, de ressources entièrement séparées à des ressources entièrement superposées). La disponibilité des ressources (partie droite) fait référence à la variation de la quantité de ressources et qualité. L'intersection de ces trois composantes représente l'habitat fonctionnel de l'espèce focale. La variation de chacune de ces composantes est susceptible d'affecter le comportement et la condition physique des individus, et donc leur survie et leur reproduction. Cela a ensuite un impact sur, à la fois la démographie, l'exploitation des ressources et la sélection de l'habitat (Turlure et al., 2019).

Par exemple, une augmentation de la disponibilité de nourriture peut permettre à une population animale de croître, mais cette croissance peut être limitée par la configuration de l'habitat, qui peut rendre les déplacements difficiles ou augmenter la vulnérabilité aux prédateurs (Fahrig, 2003). De même, la composition de l'habitat peut influencer la diversité des espèces animales présentes dans un écosystème, en favorisant certaines espèces et en limitant l'accès à d'autres (Fischer et Lindenmayer, 2007).

Pour mesurer les effets de la modification de l'habitat sur la biodiversité, il est important d'identifier les espèces les plus sensibles aux modifications de l'habitat et de comprendre les facteurs qui déterminent leur sensibilité. Cela peut inclure la taille de leur habitat, leur capacité à se déplacer entre différents habitats, leur niveau de spécialisation écologique et leur degré d'adaptabilité à des conditions changeantes (Fahrig, 2003).

4. *Boloria eunomia* : espèce représentative du problème de modifications environnementales

A. Présentation de l'espèce étudiée

Boloria eunomia est une espèce soumise à des pressions environnementales croissantes résultant des modifications induites par la perte d'habitat et la fragmentation. Comprendre l'impact de ces modifications environnementales sur *B. eunomia* est essentiel pour évaluer la viabilité de ces populations et élaborer des stratégies de conservation efficaces. Beaucoup d'études scientifiques ont été menées sur son habitat, c'est pourquoi il y a déjà un large choix de données disponibles.

Le Nacré de la Bistorte ou *Boloria eunomia* est un papillon diurne appartenant à la famille des Nymphalidae. Cette espèce est largement répandue en Europe, Asie et Amérique du Nord. L'origine de son nom vernaculaire lui vient de sa plante hôte : la bistorte *Bistorta officinalis*, l'unique plante où le papillon pond en Europe occidentale, dont les chenilles se nourrissent et dont les fleurs sont les seules que les papillons adultes butinent pour se nourrir du nectar.



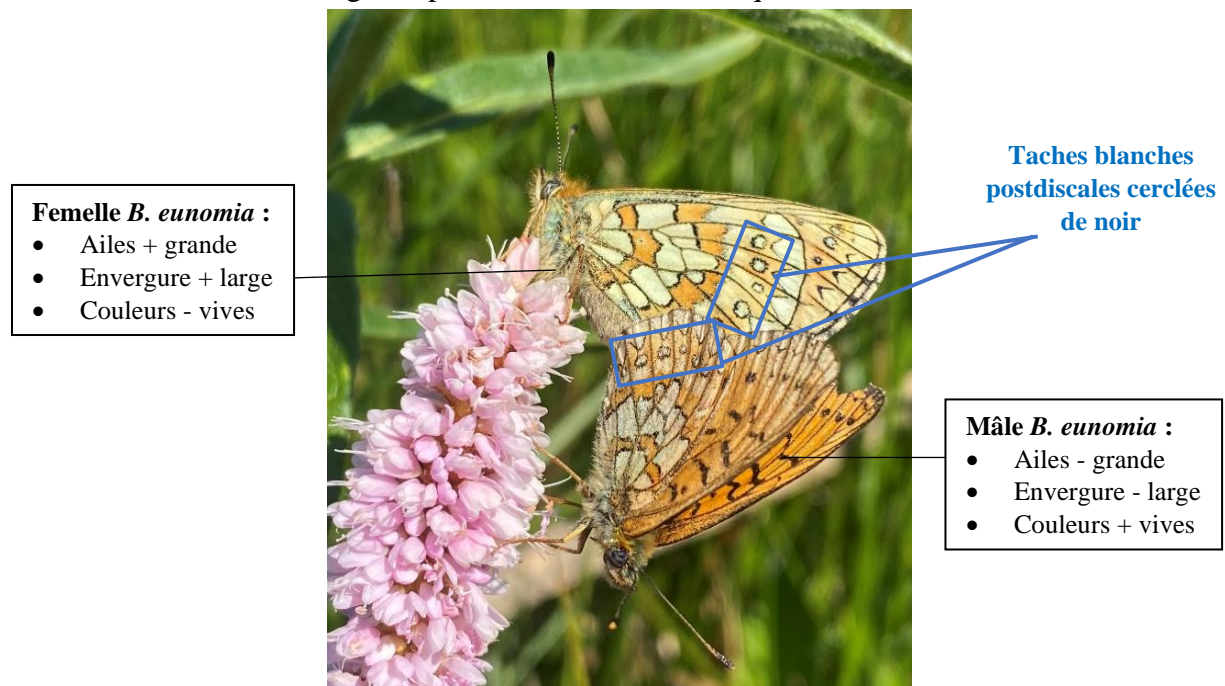
Figure 3 - *Boloria eunomia* (mâle)



Figure 4 - *Bistorta officinalis*

D'un point de vue anatomique, les adultes ont une envergure d'aile de 32 à 42 mm. Le dessus des ailes antérieures est orange avec des marques noires triangulaires, et l'aile postérieure possède une série de taches blanches postdiscales cerclées de noir. Il existe également un dimorphisme sexuel chez cette espèce.

Les femelles de cette sous-espèce ont une envergure plus large que les mâles. De plus, les ailes des femelles ont également des taches noires plus prononcées que celles des mâles. En ce qui concerne la coloration, les mâles et les femelles ont des motifs de couleurs similaires sur leurs ailes, mais la couleur orange est plus vive chez les mâles que chez les femelles.



Femelle *B. eunomia* :

- Ailes + grande
- Envergure + large
- Couleurs - vives

Taches blanches postdiscales cerclées de noir

Mâle *B. eunomia* :

- Ailes - grande
- Envergure - large
- Couleurs + vives

Figure 5 – Mâle et femelle *Boloria eunomia* en accouplement sur leur plante hôte



Figure 6 – Extrémité de l’abdomen du mâle *B. eunomia* formant un trait noir mâle

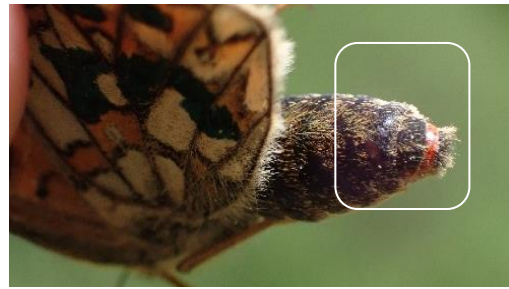


Figure 7 – Extrémité de l’abdomen de la femelle *B. eunomia* formant un cercle rouge

B. Cycle de reproduction



Figure 8 – Représentation chronologique des 5 principales phases de transformation morphologique de *B.eunomia* (crédits photos : R . Pickett, G. San Martin, M. Nicolas, W. Wagner et S. Reiche)

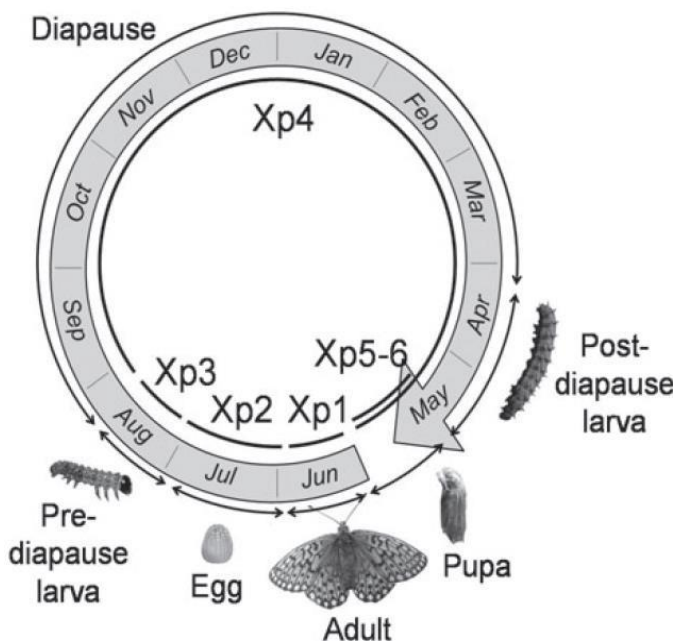


Figure 9 – Phénologie de *Boloria eunomia*

Les Xp labels désignent les expériences réalisées dans cette étude, donnant des directives sur le moment où des étapes de vie spécifiques peuvent être utilisées pour des observations et des expériences sur le terrain. (Radchuk, et al, 2013)

Le cycle de vie du Nacré de la bistorte commence en juin, lorsque les adultes pondent leurs œufs sur leur plante hôte *Bistorta officinalis*. Cette plante offre des conditions idéales pour la ponte et le développement des œufs et des larves. Les œufs éclosent quelques jours plus tard et les chenilles commencent à se nourrir des feuilles de la plante hôte. Les chenilles (en pré-diapause) passent par plusieurs mues avant d’entrer en diapause, un état de dormance pour survivre à l’hiver, sous les feuilles ou dans le sol en août. En avril, elles sortent de diapause (post-diapause) lorsque les températures se réchauffent et que les

conditions deviennent plus favorables à l’activité et puis passent encore par quelques mues avant de faire leur chrysalide en mai.

Les papillons adultes sortent ensuite en mai-juin, se reproduisent, pondent leurs œufs sur les plantes hôtes, lançant ainsi un nouveau cycle de vie pour la génération suivante du Nacré de la bistorte, et meurent une vingtaine de jours après leur émergence.

La période de diapause permet à la chenille de réduire son métabolisme et son activité pour économiser de l'énergie et résister aux conditions hivernales rigoureuses (Radchuk et al, 2013). Ce cycle de diapause du Nacré de la bistorte est donc un mécanisme important qui permet aux larves de survivre pendant les périodes hivernales difficiles, tout en assurant la pérennité de l'espèce en permettant une reproduction efficace et opportune au printemps. Néanmoins, il est important de noter que ces périodes peuvent varier en fonction des conditions climatiques et géographiques. De plus, les changements environnementaux tels que les températures plus chaudes en hiver peuvent perturber ce cycle, ce qui peut entraîner des conséquences sur la survie, la reproduction de l'espèce et la ponte des œufs (Radchuk et al, 2013).

C. Composition de l'habitat et exigences écologiques

En Belgique, *Boloria eunomia* est considéré comme une espèce emblématique des prairies humides et des tourbières, où il est présent dans des populations isolées et souvent fragmentées (Baguette, 2003). Par ailleurs, *B. eunomia* est défini comme une espèce parapluie car il est considéré comme un indicateur de santé de son habitat et de la biodiversité en général. La préservation des prairies humides et des tourbières nécessaires à la survie de *B. eunomia* peut également bénéficier à d'autres espèces de papillons et d'insectes, ainsi qu'à préserver la biodiversité de l'ensemble de l'écosystème dans lequel elle évolue, et à maintenir un équilibre écologique favorable à de nombreuses autres espèces (Schtickzelle, 2003).

Ses exigences écologiques se basent tout d'abord sur la composition de son habitat : les tourbières hautes et les prairies humides d'Ardenne belge. Elles se caractérisent par une végétation spécifique adaptée à des conditions environnementales particulières. En effet, plusieurs études ont montré que la diversité et la composition floristique de la végétation ont un impact important sur la présence de *B. eunomia* (Turlure et al., 2010). En plus de la Bistorte officinale, plante hôte de *Boloria eunomia*, il existe d'autres plantes spécifiques à son habitat. Il convient de noter que ce papillon peut être observé dans des zones avec des touradons, qui sont des monticules de végétation émergente dans les zones humides, créés par les mouvements du sol et la croissance d'herbacées telles que la sphaigne (*Sphagnum sp.*) et la linaigrette (*Eriophorum sp.*), ou autres graminées. Les chenilles de *B. eunomia* ont besoin de ces touradons pour leur thermorégulation, car ils leur fournissent un microclimat plus frais et humide que les zones environnantes (Turlure et al., 2010).

En ce qui concerne les autres plantes spécifiques aux prairies humides et aux tourbières hautes en Belgique, il est important de noter que ces écosystèmes abritent une grande diversité de plantes herbacées, adaptées à des conditions d'humidité élevée. Parmi ces plantes, on peut citer la laïche des tourbières (*Carex panicea*), la laïche à épis ronds (*Carex diandra*), le roseau des marais (*Phragmites australis*), le jonc des chaisiers (*Juncus articulatus*), la drosera à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia*), ou encore la gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*). La présence et la disponibilité de ces différentes plantes indiquent la présence de microclimats favorables à leur survie et leur développement. (Turlure et al., 2010 ; Turlure et al. 2011).



Figure 10 - Tourbière haute active située sur le plateau des Tailles [crédit : Ghiette Pascal]



Figure 11 - Zone de prairies humides située sur le plateau des Tailles [crédit : Parc Naturel des deux Ourthes]

Les tourbières hautes et les prairies humides présentent donc des communautés de végétation spécifiques et sont considérées comme des habitats sensibles et fragiles. Les prairies humides sont caractérisées par des sols marécageux avec des niveaux élevés de nappe phréatique, qui favorisent la présence de plantes hydrophiles. Les tourbières hautes sont caractérisées par des sols acides et pauvres en nutriments, qui limitent la croissance des plantes et favorisent la formation de tourbe. Ces habitats ont une faible conductivité thermique et peuvent retenir de grandes quantités d'eau, ce qui crée des conditions fraîches et humides pour les papillons. Les prairies humides sont souvent exposées au soleil, mais la proximité de la nappe phréatique permet de maintenir une humidité constante (Frankart et al., 2004). *B. eunomia* est une espèce adaptée à ces conditions climatiques froides et humides, avec des températures moyennes annuelles de 3°C à 8°C (Schtickzelle, 2003).

La gestion des tourbières hautes a également été un facteur important dans la préservation de l'habitat de l'espèce, avec des pratiques de gestion telles que le fauchage tardif et le pâturage extensif qui ont permis de maintenir des habitats ouverts et des conditions microclimatiques favorables pour l'espèce.

Néanmoins, bien que le pâturage extensif ait été considéré comme une pratique de gestion bénéfique dans certaines études, des recherches ont montré que le piétinement des animaux peut endommager l'habitat et la plante hôte de *B. eunomia*, ce qui peut finalement avoir un impact négatif sur l'espèce (Schtickzelle et al., 2007). Ainsi, bien que la gestion des tourbières hautes reste un facteur important dans la préservation de l'habitat de l'espèce, il est important de considérer les impacts spécifiques des pratiques de gestion sur l'habitat et la plante hôte de *B. eunomia* pour minimiser les impacts négatifs sur l'espèce.

Malgré les pressions environnementales, les populations de *B. eunomia* ont montré une certaine stabilité lors des dernières études effectuées. Selon une étude menée par Schtickzelle et Baguette en 2004, les populations de l'espèce dans la région n'ont pas montré de déclin significatif depuis les années 1990 jusque 2004, grâce aux efforts de conservation et à la gestion active des habitats.

5. Choix des sites de pontes et stratégies de pontes utilisées

A. Sélection et préférences des sites de pontes

Les sites de ponte jouent un rôle crucial dans le fitness des papillons *B. eunomia*, car les œufs et les chenilles sont peu mobiles. Plusieurs facteurs expliquent cette importance. Tout d'abord, les sites de ponte choisis par les femelles peuvent offrir des conditions environnementales plus ou moins bonnes pour le développement des œufs et des chenilles. Des études ont montré que la réussite de l'éclosion des œufs et la survie des chenilles sont étroitement liées aux caractéristiques du site de ponte, telles que la qualité de la végétation environnante (Turlure, 2009). Certains sites peuvent fournir une végétation spécifique qui est essentielle à l'alimentation des chenilles et à leur croissance optimale. De plus, la disponibilité de refuges contre les prédateurs et les conditions microclimatiques favorables peuvent également contribuer au succès de la survie des chenilles (Dennis et al., 2004).

En outre, les sites de ponte peuvent être choisis en fonction de la présence d'hôtes spécifiques sur lesquels les chenilles se nourrissent. Les papillons *B. eunomia* sont connus pour être spécialisés dans leur choix d'hôtes pour la ponte des œufs. Les femelles pondent généralement leurs œufs sur (ou proche) des plantes hôtes spécifiques, qui fournissent une nutrition adéquate et des composés chimiques essentiels pour le développement des chenilles. La disponibilité de ces plantes hôtes dans les sites de ponte peut donc jouer un rôle clé dans le fitness des papillons en assurant la disponibilité des ressources nécessaires à leur survie et à leur croissance.

De plus, la sélection des sites de ponte peut être influencée par des facteurs liés à la compétition intra-spécifique. Les papillons *B. eunomia* peuvent choisir des sites de ponte moins fréquentés par d'autres individus afin de réduire la compétition pour les ressources disponibles (Schtickzelle et al., 2005). Cela leur permet de maximiser leur propre chance de survie et de reproduction, augmentant ainsi leur fitness. En adoptant l'approche de définition de l'habitat basée sur les ressources, l'habitat du papillon se compose des ressources d'alimentation en nectar, des sites de localisation des partenaires, des sites de repos et des sites de ponte des adultes, un substrat et un microclimat appropriés pour les œufs, les plantes hôtes fournissant des ressources alimentaires larvaires qui se produisent dans une structure et un microclimat appropriés pour la croissance des chenilles. Le type et la composition de la végétation peuvent avoir un pouvoir explicatif supplémentaire (Turlure et al., 2019).

B. Les principales stratégies de ponte

Les papillons utilisent diverses stratégies de ponte, en fonction de leur espèce et de leur habitat. On peut distinguer 2 grands types de stratégies : les stratégies qualitatives et les stratégies quantitatives. Dans le cadre de mon mémoire, je vais me focaliser sur les stratégies de ponte quantitatives qui impliquent la recherche de sites de ponte où de nombreuses plantes hôtes et d'espèces végétales sont disponibles, afin de maximiser le nombre d'œufs pondus (Choult, 2011).

Ces stratégies de ponte quantitatives se composent de trois méthodes principales. La première stratégie est la ponte en groupe ou en agrégation. Cette stratégie est utilisée par de nombreuses espèces de papillons, comme les Piérides et les Nymphalidés. Les femelles se rassemblent sur une plante hôte en grand nombre et pondent leurs œufs en groupe. Les agrégations de ponte peuvent créer des zones de concentration de chenilles qui ont des effets bénéfiques sur la thermorégulation et la protection contre les prédateurs. Cependant, il convient de noter que la ponte groupée peut également augmenter la compétition intra-spécifique pour les ressources limitées, ainsi que la propagation des maladies et des parasites entre les individus (Chew & Robbins, 1984).

Une deuxième stratégie est la ponte en chaîne ou en série. Cette stratégie consiste à pondre un œuf sur une plante hôte, puis à pondre le suivant à proximité du précédent. Cette stratégie est utilisée par les espèces qui pondent des œufs isolés, comme les hétérocères et les géomètres. Cette stratégie peut également réduire la compétition entre les larves, car chaque œuf est déposé sur une petite portion de la plante hôte (Chew & Robbins, 1984).

La troisième stratégie est la ponte individuelle. Cette stratégie est utilisée par les espèces qui pondent un seul œuf par plante hôte. Elle permet d'augmenter la survie des larves en limitant la compétition, et peut également conduire à une forte densité de nourriture pour les larves (Chew & Robbins, 1984).



Figure 12 – Ponte individuelle :
ponte d'un seul et unique œuf
sur la plante hôte



Figure 13 – Ponte en agrégation :
ponte de plusieurs œufs regroupés
au même endroit sur la plante hôte



Figure 14 – Ponte en chaîne :
ponte d'un œuf sur différentes
zones de la même plante hôte

Chez *B. eunomia*, la stratégie de ponte prédominante pourrait être la ponte en agrégation, bien qu'il puisse également utiliser la ponte en chaîne ou individuelle dans certaines conditions (observations non publiées). Les femelles choisissent des plantes hôtes de haute qualité pour la ponte de leurs œufs et sélectionnent les sites de ponte en fonction de facteurs tels que la qualité de l'habitat, la densité des plantes hôtes et l'exposition au soleil (Turlure, 2011). Les femelles peuvent ainsi ajuster leur stratégie de ponte en fonction de ces facteurs pour maximiser leur succès reproductif et assurer la survie de leur progéniture.

6. Explication de la question scientifique choisie

L'objectif principal de cette étude est de comprendre comment les conditions environnementales affectent les choix de sites de ponte et les stratégies de ponte utilisées par les femelles *B. eunomia*. Nous cherchons à répondre aux questions suivantes :

A l'échelle de l'oviposition, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement le nombre d'œufs pondus à un endroit donné ? Est-ce que les conditions environnementales sont significativement différentes entre les pontes effectuées sur la plante hôte (*Bistorta officinalis*) et les pontes effectuées sur d'autres espèces végétales ? Concernant la ponte sur la Bistorte uniquement, est-ce que les valeurs métriques de la feuille peuvent influencer le nombre d'œufs pondus ?

A l'échelle du patch, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement l'oviposition et le nombre d'œufs pondus ? Est-ce qu'il existe des différences significatives du microclimat entre les zones « oviposées » et les zones « non-oviposées » ? Est-ce que la répartition des pontes se fait de manière aléatoire ?

Quelle est la probabilité de ponte sur une Bistorte au cours du temps ? Est-ce qu'il existe une variation du nombre d'œufs entre les pontes faites sur les bistortes et les pontes effectuées sur les autres plantes au cours du temps ? Est-ce que la densité de Bistorte et de touradons a une influence sur le nombre d'œufs pondus au cours du temps ?

De plus, cette étude permettra de mieux comprendre comment les modifications environnementales affectent les interactions entre les espèces et leur environnement, ainsi que la distribution et la dynamique des populations de papillons. En outre, cette étude peut également fournir des informations précieuses pour les programmes de conservation de ce papillon et de son habitat en identifiant les facteurs qui affectent le choix des sites de ponte et les stratégies de ponte. Enfin, les résultats peuvent également avoir des implications pour la compréhension plus générale de la biologie évolutive des papillons, en explorant comment ces insectes ont évolué pour s'adapter à leur environnement et aux changements environnementaux.

II. MATERIEL ET METHODE

Notre zone d'étude se situe sur le Plateau des Tailles en Ardenne belge, où se trouvent différentes métapopulations du papillon. Le plus grand site d'étude du plateau est appelé la Fange de Pisserotte. Il est le site principal sur lequel je vais me focaliser pour mes observations et mon étude car il contient l'une des plus grande population de *B. eunomia* existante sur le Plateau des Tailles mais aussi car les dernières études effectuées ces dernières années ont été faites sur ce site.

Pour obtenir un maximum de données, on passera environ 5 semaines à travailler sur le terrain : de mi-mai à fin-juin (période à laquelle la plante hôte se développe et le papillon adulte *B. eunomia* apparait dans son habitat). A noter que les relevés de données concernant l'espèce doivent être prises dans des conditions météorologiques appropriées : faible vitesse du vent, peu de nuages, température au minimum de 15 degrés.

Pour réaliser mes objectifs, le travail de terrain s'est divisé en 2 grandes analyses. La première s'est basée sur la récupération de données pour la mesure de la qualité de l'habitat via une analyse approfondie et détaillée de la végétation qui compose l'habitat de *B. eunomia*. Cette analyse est d'une importance capitale pour une meilleure compréhension des effets des modifications environnementales sur l'espèce. La deuxième étude s'est basée sur le relevé de données via le suivi des femelles pour l'identification des stratégies de ponte pouvant être utilisée par *B. eunomia*.

1. Qualité d'habitat

Premièrement, pour la mesure de qualité d'habitat, je vais utiliser le concept d'indice d'Ellenberg qui renseigne sur des variables climatiques et physiques à l'aide des informations des relevés de végétation faites sur le terrain.

Pour les mesures de la qualité d'habitat sur le site de Pisserotte, le but est de faire des relevés de végétations grâce à des quadrats sur des patchs (cfr. point II.1.i Délimitation de parcelles d'études) où l'on retrouve en grande quantité *B. eunomia* et ses œufs mais aussi sur des patchs où l'on ne retrouve ni les papillons ni les œufs. Le but est d'analyser et de comparer la composition et la densité de la végétation entre des sites d'oviposition et des sites de non-oviposition au sein de Pisserotte. L'espace a été sélectionné et divisé en patch de sorte à ce que la végétation soit homogène au sein de chaque patch.

i. Délimitation de parcelles d'études

Pour délimiter le site d'étude Pisserotte, on a sélectionné et formé 79 parcelles (Voir Figure 6). Ces parcelles se caractérisent par une communauté végétale fortement présente et homogène ainsi que des caractéristiques environnementales similaires (milieu ouvert, humidité du sol, présence de plantes indicatrices... etc). Chacune de ces parcelles est reconnaissable sur le terrain grâce à un bambou placé en son centre avec le numéro de parcelle associé (Image 13). A noter que ces parcelles sont de tailles différentes et que la surface en m² de chacune de celles-ci a été recueillie pour de potentielles analyses postérieures.

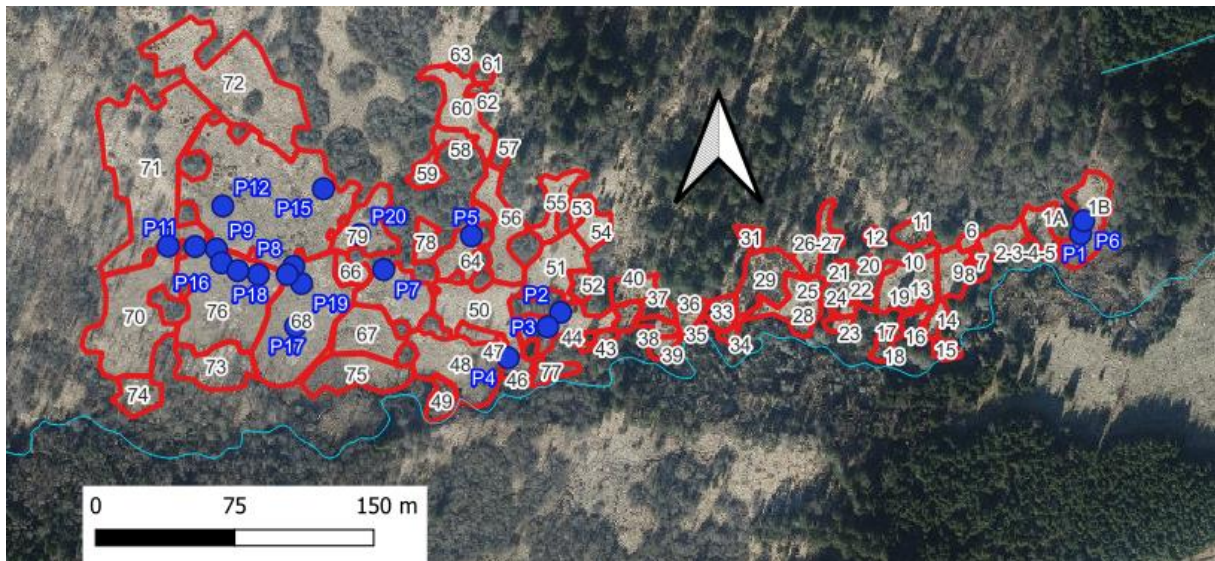


Figure 15 - Représentation cartographique du site de la Fange de Pisserotte, divisé en 79 patchs d'études (les points bleus représentent les lieux où on a pu observer des oviposition de *B. eunomia*, les lignes rouges délimitent chacun des patchs du site)

ii. Senseurs

De plus, 15 des 30 senseurs (iButtons Hygrochron DS1923) disponibles ont été placés de manière aléatoire sur 15 patchs différents du site (les senseurs restants seront utilisés pour les données du microclimat des zones d'oviposition). Cette approche a été délibérément adoptée afin de garantir une représentativité équitable des différents types de végétation présents dans la réserve. En ciblant des patchs avec une végétation homogène variée, nous visons à capturer les nuances des microclimats associées à ces communautés botaniques différentes. Ces senseurs ont la capacité de relever à intervalles réguliers (toutes les 30 minutes) la température et l'humidité. Pour éviter un biais de mesure (pouvant être dû à un fort ensoleillement par exemple), ces senseurs ont été placés sur un piquet avec un cache de protection (Image 12). A la fin du travail de terrain, les données de ces capteurs seront récupérées via l'Application OneWireViewer.

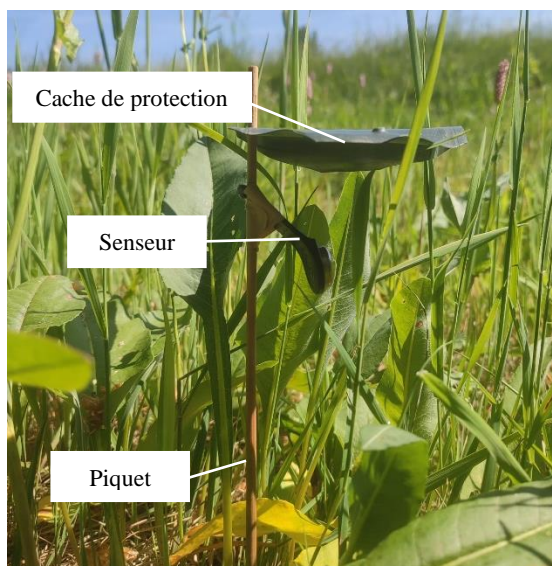


Figure 16 – Senseur déposé dans un patch d'étude



Figure 17 – Piquet qui définit le numéro et le centre d'un patch

iii. Quadrats

Afin de récupérer des données sur la composition et l'abondance de la végétation sur le site, on a effectué 3 quadrats (de 1m*1m, délimité en 25 petits carrés) pour chaque patch défini. Cela permet ainsi d'avoir plusieurs répliqués par patch (soit 79 patches*3 répliqués = 237 quadrats). Ces données permettront ensuite de calculer les indices d'Ellenberg.

Les mesures ont été faites à une position aléatoire sur le lieu de la végétation la plus représentative du patch.



Figure 18 – exemple type de quadrat de végétation effectué sur le terrain

Pour chaque quadrat, il y a eu une prise de coordonnées GPS, de la date, ainsi qu'une photo. Chaque plante au sein du quadrat doit être identifiée jusqu'à l'espèce, en précisant leur proportion dans le quadrat. Chaque quadrat étant composé de 25 carrés à l'intérieur de chaque carré, nous avons minutieusement compté et enregistré la présence des différentes espèces végétales. Cette approche a été adoptée pour fournir une estimation quantitative de la proportion de chaque plante dans les patches étudiés, assurant ainsi une représentation précise de la diversité végétale. Le nombre de bistortes en fleur et en bouton, le recouvrement en feuille de bistorte ainsi que le nombre de touradon seront également pris en compte dans ce même quadrat (étant donné qu'elles sont les plantes hôtes ou des structures importantes pour le développement du papillon). A noter que pour chaque quadrat il faudra préciser un indice sur l'ouverture du milieu et l'humidité du sol.

Pour l'ouverture du milieu, l'indice s'estime à partir d'une échelle allant de 1 à 10 (1 = milieu complètement fermé et 10 = milieu complètement ouvert – on considère un milieu fermé s'il comporte une végétation adjacente dense et haute, et un milieu ouvert s'il comporte une végétation adjacente légère et basse). Concernant l'indice d'humidité du sol, il s'estime sur une échelle allant de 1 à 5 (1 = sol sec et dur et 5 = sol humide/couvert d'eau).

2. Suivi des femelles et stratégies de pontes

i. Suivi des femelles

Nous avons également fait un suivi des femelles pour observer leur choix de sites de ponte, leur préférence de plante hôte, ainsi que les stratégies de ponte qu'elles utilisent le plus fréquemment dans cet habitat en relation avec les conditions environnementales. Cette technique de suivi consiste à suivre une femelle papillon au sein de son habitat dans des conditions météorologiques favorables à l'espèce. Ce suivi peut se faire pendant plusieurs minutes (pouvant aller de 2min à 20min selon les individus), afin de pouvoir observer en direct la ponte d'une femelle *B. eunomia* et localiser la zone d'oviposition.

Par la suite, je pourrai déterminer si certaines plantes hôtes ou certains habitats sont préférés ou évités par les femelles *Boloria eunomia*. Des analyses statistiques pourront ensuite être réalisées pour déterminer les relations entre les préférences de sites de ponte, les stratégies de ponte et les modifications environnementales.

Ainsi pour chaque zone d'oviposition trouvée, il faut :

- Déposer un bâton qui permet d'identifier la position de la zone de ponte des femelles dans le milieu, noter sa géolocalisation et prendre une photo des œufs (Voir Annexe).
- Noter la date, le jour et le nombre d'œufs pondus par une femelle.
- Noter les données métriques de la feuille sur laquelle la ponte a eu lieu (longueur de la feuille, largeur de la feuille, hauteur de la feuille par rapport au sol).
- Déterminer, à partir de toute ces informations, quelle stratégie de ponte est utilisée pour chaque ponte d'œufs (le nombre d'œufs permet de définir la stratégie de ponte utilisée).
- Noter si la ponte a eu lieu sur la plante hôte ou sur une autre plante de son habitat (préciser le nom de la plante)
- Déposer un capteur qui permettra de mesurer l'humidité et la température du microclimat de la zone d'oviposition.

ii. Senseurs

Pour les senseurs, le matériel et la méthode utilisent le même concept que pour la partie précédente sur la Qualité d'Habitat (II. 1. B. ii).

iii. Quadrats d'oviposition

Pour les quadrats d'oviposition, le matériel et la méthode utilisent le même concept que pour la partie précédente sur Qualité d'Habitat (II. 1. B. iii).

iv. Densité des femelles

Afin d'évaluer l'impact potentiel de la densité des individus femelles, mâles ou de la population totale de *Boloria eunomia* sur le processus d'oviposition du papillon, une estimation de la taille globale de la population étudiée a été entreprise. Cette évaluation s'est déroulée dans chacun des 79 patchs du site, où des filets à papillon ont été utilisés pour recueillir des données exhaustives. Ces données comprenaient des informations sur le sexe, le comportement, l'âge moyen et la zone de capture de chaque individu capturé.

Chaque individu a été associé à un numéro unique, soigneusement attribué à l'aide d'une annotation sur l'aile supérieure gauche, facilitant ainsi son identification ultérieure.

3. Formatage des données

Pour l'étude menée dans le cadre de ce mémoire, le formatage des données a été effectué de manière rigoureuse pour assurer la qualité et la fiabilité des résultats statistiques obtenus. Le processus de formatage des données était composé de plusieurs étapes clés, telles que la collecte initiale des données brutes, leur nettoyage, leur transformation et leur préparation pour l'analyse statistique. Tout d'abord, concernant la collecte initiale des données brutes, chacune des données a été répartie au sein de 4 tableaux : tableau « échelle d'oviposition », tableau « échelle du patch – détail des répliquats », tableau « échelle du patch – détails des patchs » et tableau « données oviposition 2004 ».

Le premier tableau, baptisé "échelle d'oviposition", a été spécialement conçu pour consolider les données recueillies à partir des 20 sites d'oviposition clairement identifiés sur le terrain. Il offre des informations détaillées sur le nombre total d'œufs ainsi que des données abiotiques relatives au microclimat de chaque site d'oviposition. Cela englobe la température moyenne dans la zone de ponte, l'humidité moyenne de l'air, la densité des plantes hôtes (notamment les bistortes, touradons et fleurs de bistorte), le nom de la plante où les œufs ont été déposés, la distance entre les zones de ponte et l'arbre le plus proche, la présence ou l'absence d'ombre et les valeurs des indices d'Ellenberg (température T, lumière-L, humidité-M, azote-N et pH-R).

De plus, le tableau intègre les valeurs métriques des feuilles de "ponte". Ces données ont permis de saisir les principales variations environnementales et d'établir des corrélations entre les conditions microclimatiques et les schémas observés de ponte d'œufs.

Les indices d'Ellenberg ont été calculés au moyen d'une formule de moyenne pondérée, comme illustré dans la Figure 7. Cette formule prend en considération l'abondance de chaque espèce végétale identifiée au sein de chaque patch, ainsi que la valeur spécifique de chaque indice d'Ellenberg propre à chaque espèce. De manière essentielle, la largeur de la niche écologique a été intégrée dans ce processus de calcul, assurant ainsi une représentation fidèle des conditions environnementales au sein de chaque patch.

$$X = \frac{\sum_{i=1}^n w_i x_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

X : valeur d'Ellenberg du quadrat
 xi : valeur d'Ellenberg de l'espèce végétale i
 n: nombre d'espèces végétales dans le quadrat
 wi : le poids (Abondance/Largeur de la niche écologique) de l'espèce i

Figure 19 : Formule utilisée pour le calcul des indices d'Ellenberg

Le tableau intitulé " échelle du patch – détail des répliquats " consolide de manière exhaustive les données provenant des 79 patches du site Pisserotte. Chaque patch est minutieusement décrit avec les détails et les données de chaque répliquat qui le compose. Cette approche permet d'obtenir des valeurs représentatives, offrant ainsi un aperçu significatif de l'habitat de *B. eunomia*. Le tableau fournit des informations sur une variable binaire, révélant la présence ou l'absence d'oviposition dans chaque patch, ainsi que le nombre total d'œufs. En plus de ces éléments, le tableau présente en détail les données abiotiques de l'ensemble de ces patches. Cela englobe les mêmes données abiotiques que celles du tableau précédent (tableau d'oviposition).

En ce qui concerne le troisième tableau " échelle du patch – détails des patches ", il reprend exactement les mêmes données que le tableau précédent "Échelle patch", à la différence qu'il ne contient plus le détail des répliquats de chaque patch. Des moyennes des données provenant des répliquats de chaque patch ont donc été effectuées afin d'obtenir les valeurs actuelles. De plus, ce nouveau formatage de données a permis d'intégrer les données des senseurs utilisés pour obtenir la température et l'humidité moyenne des patches, ainsi que les données sur la surface des patches, la densité de population (femelles, mâles et population totale). Enfin, une nouvelle variable réponse a pu être ajoutée de celle qui détaille la présence ou l'absence d'oviposition et le nombre total d'œufs. Cette nouvelle variable détaille le nombre moyen d'œufs pondus par oviposition.

Enfin, le dernier tableau, intitulé " données oviposition 2004 ", renferme les données issues d'une étude antérieure sur l'oviposition des papillons femelles *B. eunomia*, réalisée à Pisserotte en 2004 par Camille Turlure. Ces données présentent des similitudes avec celles du tableau "échelle d'oviposition". L'objectif de ces données est d'effectuer des analyses comparatives sur la période s'étalant de 2004 à 2023. Toutefois, il est important de noter que certaines données de 2004 n'ont pas été recueillies avec le même matériel et la même méthode que mon étude actuelle, ce qui a conduit à l'impossibilité d'exploiter l'ensemble des données. Malgré ces limitations, le tableau " données oviposition 2004 " renferme des données exploitables, notamment le nombre total d'œufs pondus, les valeurs métriques des feuilles de "ponte", le nom de la plante où les œufs ont été déposés, et enfin la densité des plantes hôtes et des plantes nécessaires au développement de l'espèce (bistortes et touradons). Cette compilation de données offre une opportunité d'observer les éventuelles évolutions ou variations dans le comportement d'oviposition des papillons femelles *B. eunomia* au fil du temps.

III. ANALYSES STATISTIQUES

Afin d'avoir un meilleur aperçu, je vais détailler chaque analyse statistique effectuée pour chacune de mes questions pouvant m'aider à répondre à ma problématique principale.

Pour répondre à ma première question qui est : A l'échelle de l'oviposition, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement l'oviposition ?

J'ai eu recours à un modèle linéaire généralisé (GLM) de type Poisson, ayant pour variable réponse le nombre d'œufs pondus et pour variable explicative les différentes conditions environnementales des zones d'oviposition suivantes : le choix de la plante de ponte, le nombre de touradons, le nombre de bistortes en fleurs, la densité moyenne de la plante hôte, la distance entre la zone de ponte et l'arbre le plus proche, la présence ou l'absence d'ombre, et enfin les différents indices d'Ellenberg étudiés.

Les GLM de type Poisson sont particulièrement adaptés lorsque la variable réponse est une variable de comptage. Ces modèles sont pertinents dans le contexte de données où l'on souhaite modéliser la fréquence d'occurrence d'un événement. A noter que la présence de multiples variables explicatives peut complexifier la sélection du modèle optimal. Pour relever ce défi, j'ai alors utilisé la fonction `dredge` du package R `MuMIn`. Cette fonction explore de manière exhaustive toutes les combinaisons possibles de ces régressions linéaires, facilitant ainsi la sélection du modèle le plus approprié.

La fonction `dredge` calcule les AICc pour chaque modèle de régression issu de chaque combinaison de variables explicatives. L'AIC, indicateur d'évaluation prenant en compte à la fois la qualité de l'ajustement du modèle et sa complexité, vise à trouver le meilleur compromis entre ces deux aspects. Pour ce faire, la fonction `dredge` permet d'obtenir les AIC pour toutes les combinaisons de modèles GLM possibles, facilitant ainsi l'identification du modèle optimal en sélectionnant celui qui présente la plus petite valeur d'AIC.

La deuxième question posée dans le cadre de mon mémoire est : A l'échelle de l'oviposition, est-ce que les conditions environnementales sont significativement différentes entre les pontes effectuées sur la plante hôte (*Bistorta officianis*) et les pontes effectuées sur d'autres espèces végétales ? Pour répondre à cette question, j'ai utilisé une boucle for permettant de générer un test t à deux échantillons pour chacune des variables explicatives. De manière plus précise, chacun de ces test t à la même variable réponse, qui est la variable binaire « Bistorta », elle fait référence au type de plante hôte sur laquelle les femelles papillons pondent : 1 = bistorte ; 0 = autre espèce végétale.

Les variables réponses correspondent aux différents facteurs abiotiques mesurés dans chaque quadrat d'oviposition : le nombre de touradons, le nombre d'œufs pondus, le nombre de bistortes en fleur, la densité de la plante hôte, humidité moyenne (mesurée via les senseurs), la température moyenne (mesurée via les senseurs), la distance de la zone de ponte avec l'arbre le plus proche et enfin les différents indices d'Ellenberg L-N-M-R et T.

L'utilisation de test-t me paraissait cohérente étant donné qu'il y a un seul facteur explicatif qui est catégoriel et il permet de comparer les données de deux groupes indépendants.

Ma troisième question est : A l'échelle de l'oviposition et concernant la ponte sur la Bistorte uniquement, est-ce que les valeurs métriques de la feuille peuvent influencer le nombre d'œufs pondus ? Pour répondre à cette question, j'ai sélectionné uniquement les données concernant les pontes faites sur la Bistorte puis j'ai effectué une ACP afin d'analyser de potentielles corrélations entre les variables explicatives. Enfin, j'ai effectué une GLM de type Poisson ayant pour variable réponse le nombre d'œufs pondus et pour variable explicative les différentes combinaisons obtenues via l'ACP (faisant référence à la longueur, la largeur et la hauteur de feuille par rapport au sol).

Pour la question 4 qui est : A l'échelle du patch, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement l'oviposition et le nombre d'œufs pondus ? Pour cette question, le principe est le même que précédemment : on utilise une GLM de type Poisson, tout d'abord pour la variable réponse qui est le nombre d'œufs pondus au total au sein d'un patch. Puis, on crée une seconde GLM pour la variable réponse : le nombre d'oviposition total au sein d'un patch. Pour chacune de ces variables réponses, les variables explicatives sont les mêmes, elles représentent les différentes conditions environnementales de chaque patch : le nombre de bistortes en fleur, la densité moyenne de bistortes, la densité de femelles *Boloria eunomia*, les différents Ellenberg L,M,N,R et T. Enfin, j'utilise la fonction ` dredge ` du package R ` MuMIn pour obtenir une sélection de modèle GLM possible.

Pour ma cinquième question qui est : A l'échelle du patch, est-ce qu'il existe des différences significatives du microclimat entre les zones « oviposées » et les zones « non-oviposées » ? Pour cette question, j'ai d'abord utilisé la fonction « subset » afin d'obtenir un jeu de données comportant des patches ayant au moins une oviposition et un jeu de données de patches n'ayant aucune oviposition. Afin de comparer ces deux jeux de données, j'ai utilisée des test-t à deux échantillons.

Dans ces test-t les variables réponses correspondent aux différentes conditions environnementales : les différents indices d'Ellenberg (N,M,L,T et R), le nombre de touradons, le nombre de bistortes en fleur et la densité de bistortes. La variable explicative est alors la présence ou non d'oviposition dans le patch. De plus, pour effectuer correctement ces différents test-t, un « var.test » a été utilisé précédemment afin d'analyser au mieux l'égalité des variances entre les deux groupes ou échantillons.

Pour ma sixième question : Est-ce que la répartition des pontes se fait de manière aléatoire? Pour répondre à cette question, le but est d'analyser la corrélation entre le nombre de sites de ponte par m² et le nombre d'individus attrapés (male, femelle ou population totale). Dans mon jeu de données, j'ai d'abord créé une colonne correspondant au nombre d'ovipositions par m². J'ai donc divisé le nombre d'ovipositions par patch par la surface totale de chaque patch en m². Puis à partir de cette colonne, j'ai utilisé une GLM de type Poisson ayant pour variable réponse le nombre d'ovipositions par m² et pour variable explicative la densité des femelles. J'ai refait 2 GLM de type Poisson en modifiant simplement la variable explicative par la densité des papillons mâles puis par la densité totale de la population de *B. eunomia*. J'ai, enfin, terminé ces analyses statistiques en utilisant la fonction « summary » afin d'avoir le détail de chacun de mes résultats de GLM.

Pour la septième question qui est : Quelle est la probabilité de ponte sur une bistorte au cours du temps ? J'ai utilisé un modèle de régression binomiale, le choix de modèle vient du fait qu'on analyse la variable réponse « Bistorta » correspondant au choix de ponte sur une bistorte ou non, qui est donc une variable binaire. Dans cette GLM binomiale la variable explicative est donc la variable « Année » (mis sous forme de facteur) qui permet de comparer les données des années 2004 et 2023. Enfin, pour obtenir le résultat de cette analyse, j'ai utilisé la fonction « summary ».

Pour ma huitième question : Est-ce qu'il existe une variation du nombre d'œufs entre les pontes faites sur les bistortes et les pontes effectuées sur les autres plantes au cours du temps? J'ai, à nouveau, effectué une GLM de type Poisson ayant pour variable réponse le nombre d'œufs total et comme variable réponse : l'interaction entre la présence ou l'absence de bistorte et le temps. J'ai utilisé la fonction « summary » pour avoir le détail de mes résultats.

Enfin, pour ma dernière question, qui est : Est-ce que la densité de la Bistorte et des touradons à une influence sur le nombre d'œufs pondus au cours du temps ?

J'ai converti en pourcentage les données concernant la densité de touradons et de bistortes de l'année 2004 et de l'année 2023. Cette conversion était nécessaire car la méthode de récupération de données de 2004 et de 2023 était différente de celle utilisée pour mon mémoire. En effet, une échelle d'abondance allant de 1 à 4 (1= très peu de plantes hôtes et 4= beaucoup de plantes hôtes) a été utilisée. J'ai donc converti en pourcentage (1 = 0-25%, 2=25-50%, 3=50-75% et 4=75-100% du recouvrement de plantes hôtes) puis j'ai pris la moyenne de ces pourcentages (1 = 12,5%, 2=37,5%, 3=62,5% et 4=87,5%) afin d'éviter d'avoir des données de maxima du recouvrement des plantes et de biaiser les résultats.

Après avoir transformé ces données, j'ai utilisé une GLM de type Poisson ayant pour variable réponse le nombre total d'œufs pondus et comme variable explicatives : l'interaction entre le pourcentage de bistortes et la variable de temps. Une seconde GLM de type Poisson a été créée afin d'analyser le même concept en modifiant simplement le pourcentage de bistortes par le pourcentage de touradons.

Pour compléter mes analyses statistiques, j'ai ajouté des graphiques aux résultats significatifs en utilisant deux approches principales : `ggplot2` pour des visualisations complexes et personnalisables, et la fonction de base `plot` pour des comparaisons plus simples et rapides.

IV. RESULTATS

QUESTION 1 : A l'échelle de l'oviposition, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement le nombre d'œufs pondus à un endroit donné ?

Tableau 1 : Résultat de l'influence de chaque variable microclimatique sur le nombre d'œufs pondus

Intercept	Bistorte	Densité plante hôte	Distance arbre	Ellen. L	Ellen. M	Ellen. N	Ellen. R	Ellen. T	Nb fleurs bistorte	Nb touradons	Ombre	AICc	delta
1.00552	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	+	80.8920	0.0000
-1.58513	NA	NA	NA	NA	NA	2.23327	-1.5591	NA	NA	NA	+	81.9790	1.0869
0.86976	0.310069	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	+	82.0766	1.1846
-1.08432	NA	NA	NA	NA	NA	0.50350	NA	NA	NA	NA	+	82.5173	1.6252

Ce tableau représente le tableau de résultats provenant d'une sélection de modèle GLM permettant de savoir quelles variables microclimatiques ont une potentielle influence significative sur le nombre d'œufs pondus par les femelles *B. eunomia*. La sélection des lignes avec un delta inférieur à 2 a été guidée par la volonté de privilégier des modèles qui sont considérés comme aussi bons que le premier modèle. Un delta inférieur à 2 suggère une proximité en terme de qualité de modèle, et donc, ces modèles sont dignes d'attention.

Il ressort de l'analyse que la plupart des variables étudiés n'ont qu'une influence non significative sur le nombre d'œufs pondus par les femelles. Cependant, parmi les variables examinés, la présence d'ombrage, la ponte sur une bistorte, l'indice d'Ellenberg N (azote) et l'indice d'Ellenberg R (acidité/pH) se distinguent comme des facteurs significatifs dans cette étude. A noter que l'indice Ellenberg R est négativement corrélé au nombre d'œufs pondus, ce qui suggère une relation inverse entre l'acidité du milieu et la nombre d'œufs pondus.

QUESTION 2 : A l'échelle de l'oviposition, est-ce que les conditions environnementales sont significativement différentes entre les pontes effectuées sur la plante hôte (*Bistorta officianis*) et les pontes effectuées sur d'autres espèces végétales ?

Tableau 2 : résultat du test.t de Welch à deux échantillons, réalisé sur toutes les conditions environnementales étudiées

	Caractéristique	P_value ▲
5	Distance_arbre	0.026313887175363
2	Nb_oeufs	0.205844664870029
8	EllenbergM	0.215271866900764
10	EllenbergT	0.275382870673338
9	EllenbergR	0.30030891660951
6	EllenbergL	0.70422783751457
1	nb_touradon	0.769098543671346
4	densite_plante_hote	0.844465851769625
3	nb_bistorte_fleurs	0.856733069226163
7	EllenbergN	0.871829220342659

Les tests-t de Welch à deux échantillons ont été réalisés sur 10 variables différentes regroupées par la variable "Bistorta" dans RStudio. Ces différents résultats permettent d'observer si chacune de ces conditions environnementales est significativement différente selon le choix de la plante pour la ponte. Les résultats indiquent que, pour chaque variable, la p-value associée au test est supérieure à 0.05, dépassant ainsi le seuil de significativité conventionnel. En conséquence, sur la base de ces analyses, aucune des variables ne présentent une différence statistiquement significative entre les groupes.

Malgré l'absence de significativité observée dans la majorité des tests-t de Welch effectués, il y a une exception notable. Pour la variable "Distance_arbre", le test révèle une p-value de 0.026313, ce qui est inférieur au seuil de significativité de 0.05. Cela suggère qu'il existe une différence statistiquement significative pour le choix de la plante de ponte pour cette variable. Cela met donc en évidence une disparité notable entre les moyennes des deux groupes « ponte sur bistorte » et « ponte sur autre plante » pour la distance avec l'arbre le plus proche.

Afin de visualiser la différence statistique observée pour la variable "Distance_arbre", j'ai généré des boîtes à moustaches pour les deux groupes distincts (Figure 20).

Dans le cas présent, la boîte à moustaches pour chaque groupe (groupe 0 : ponte sur Bistorte et groupe 1 : ponte sur autres espèces végétales) met en évidence visuellement la disparité dans la distribution des valeurs de la variable "Distance_arbre".

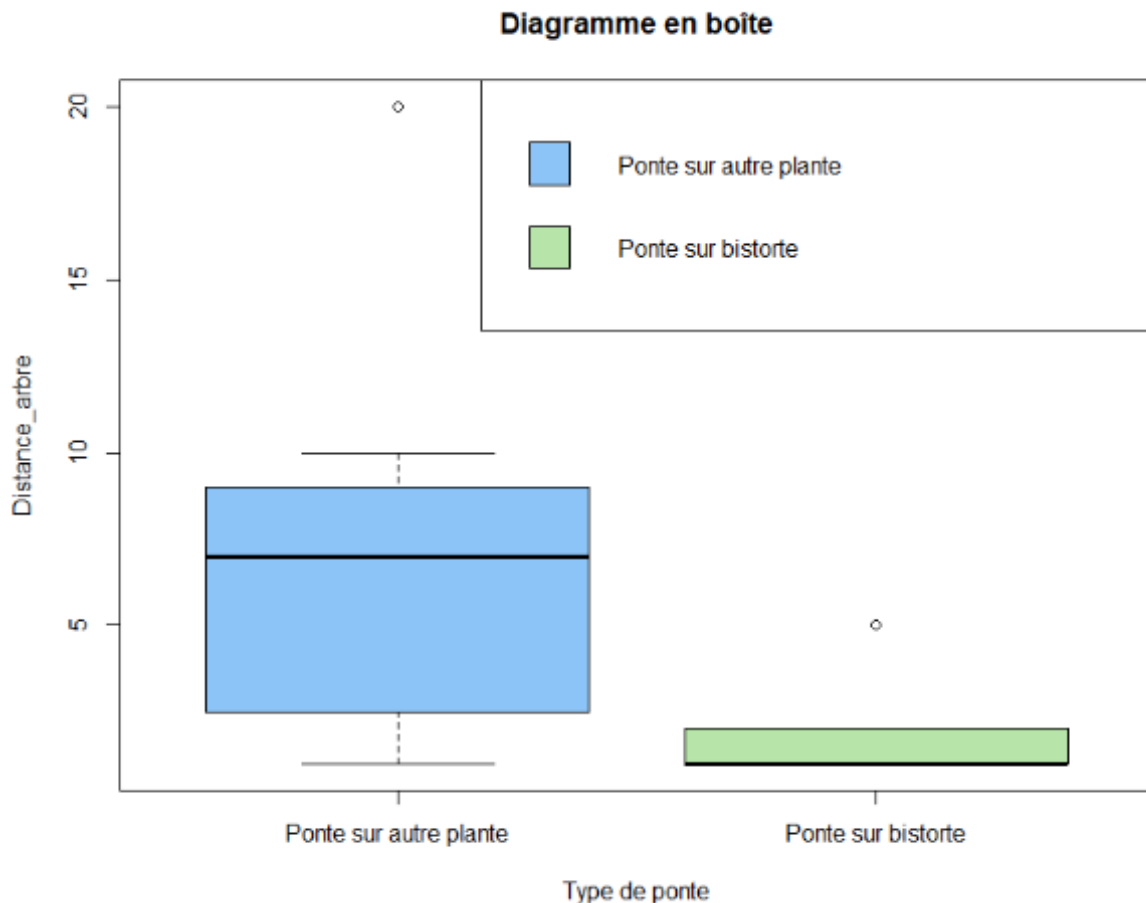


Figure 20 : Diagramme en boîte représentant la distance des arbres en fonction des différents types de pontes (ponte sur bistorte ou ponte sur autre espèce végétale)

En examinant spécifiquement ce boxplot (figure 20) associé à la variable "Distance_arbre", une tendance significative se dégage. Les pontes effectuées sur les feuilles de Bistorte se concentrent à des distances relativement courtes des arbres, avec une moyenne inférieure à 3 mètres par rapport à l'arbre le plus proche. En revanche, les pontes réalisées sur les feuilles d'autres espèces végétales se produisent à des distances plus éloignées des arbres, avec une moyenne comprise entre 5 et 10 mètres par rapport à l'arbre le plus proche de la zone de ponte.

QUESTION 3 : A l'échelle de l'oviposition, concernant la ponte sur la Bistorte uniquement, est-ce que les valeurs métriques de la feuille peuvent influencer le nombre d'œufs pondus ?

On peut supposer qu'il existe des contraintes en terme de forme de feuille, principalement dues à la longueur et la largeur de la feuille. Afin de mieux comprendre la corrélation entre la longueur, la largeur des feuilles et leur impact sur le nombre d'œufs pondus, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée (Figure 21).

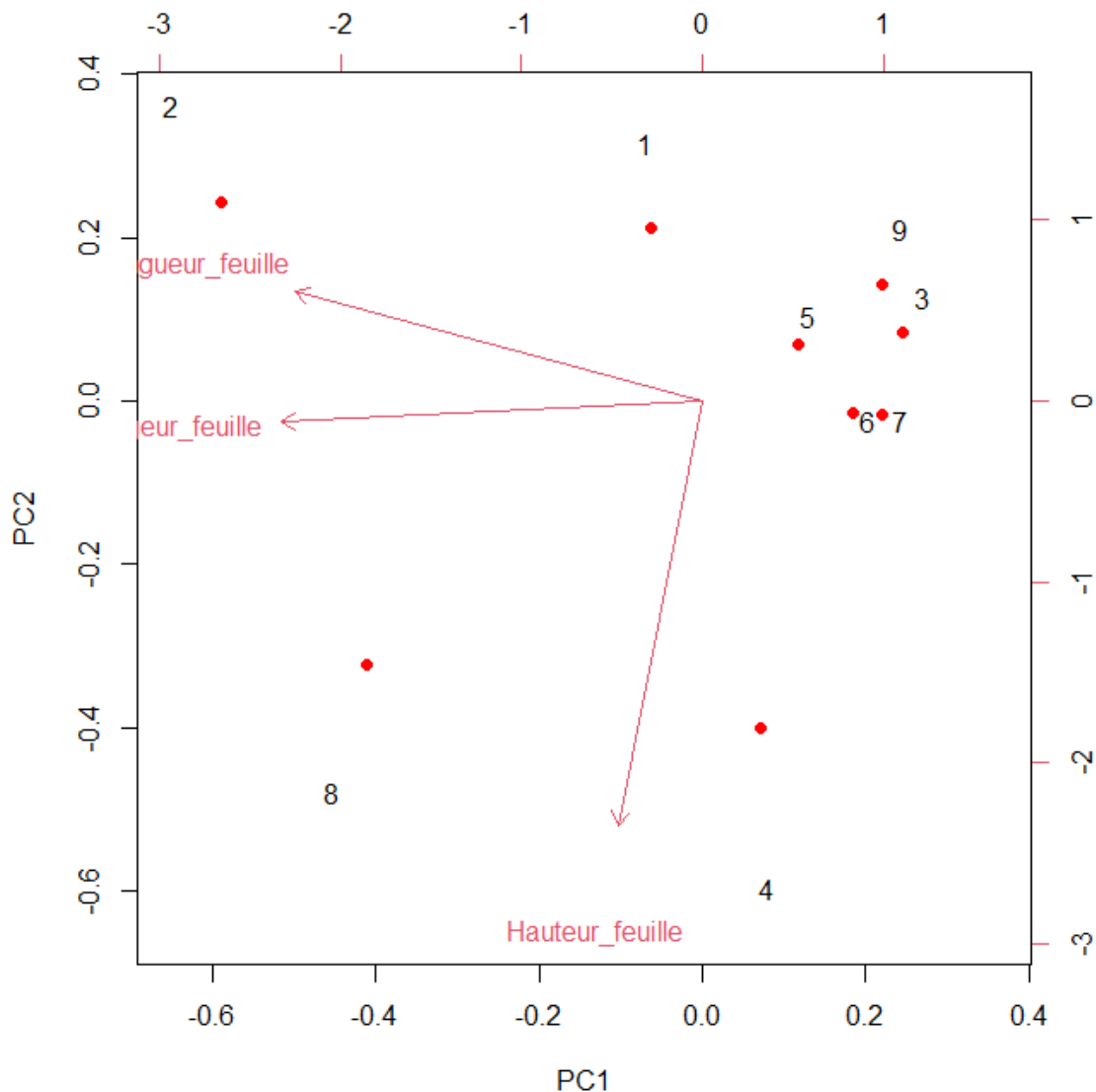


Figure 21 : ACP représentant les corrélations des différents paramètres métriques des feuilles de Bistorte

On peut voir que les flèches correspondant à la longueur et à la largeur des feuilles sont très proches l'une de l'autre, tandis que la flèche correspondant à la hauteur est éloignée et forme un angle plus important, cela suggère que la longueur et la largeur sont fortement corrélées et ont une variabilité similaire, tandis que la hauteur présente une variabilité différente.

```

Call:
glm(formula = Nb_œufs ~ Comb1 + Comb2, family = "poisson", data = métrique)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.53423  -0.47268  -0.05706   0.22079   1.41953

Coefficients:
            Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  1.32113    0.18206   7.257 3.97e-13 ***
Comb1       -0.09753    0.12459  -0.783  0.43372
Comb2        1.37829    0.43466   3.171  0.00152 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Figure 22 : Résultat de l'influence de chaque composantes principales de l'ACP sur le nombre d'œufs pondus

La figure 22 représente les résultats obtenus via une GLM permettant de connaître s'il existe des caractéristiques métriques de la feuille choisie pour l'oviposition qui peuvent influencer l'oviposition sur la Bistorte. Les composantes principales (Comb1 et Comb2) sont des combinaisons linéaires des variables originales (longueur, largeur de feuille et hauteur de la feuille) obtenues à partir de l'analyse en composantes principales (ACP). Comb1 représente principalement la corrélation entre la longueur et la largeur de la feuille et Comb2 fait principalement référence à la hauteur de la feuille par rapport au sol.

Les coefficients estimés associés à Comb1 et Comb2 dans la sortie du modèle représentent l'effet de ces combinaisons linéaires sur le nombre d'œufs pondus. Le coefficient estimé pour Comb2 est significatif (P-valeur = 0.00152 et valeur estimé = 1,3782), ce qui suggère qu'il y a une relation significative et positive entre Comb2 et le nombre d'œufs pondus (Figure 23). Donc la hauteur de la feuille par rapport au sol, telle que capturée par la deuxième composante principale (Comb2), a un effet significatif positif sur le nombre d'œufs pondus.

Graphique de la combinaison 2 par rapport à nombre d'œufs pondus

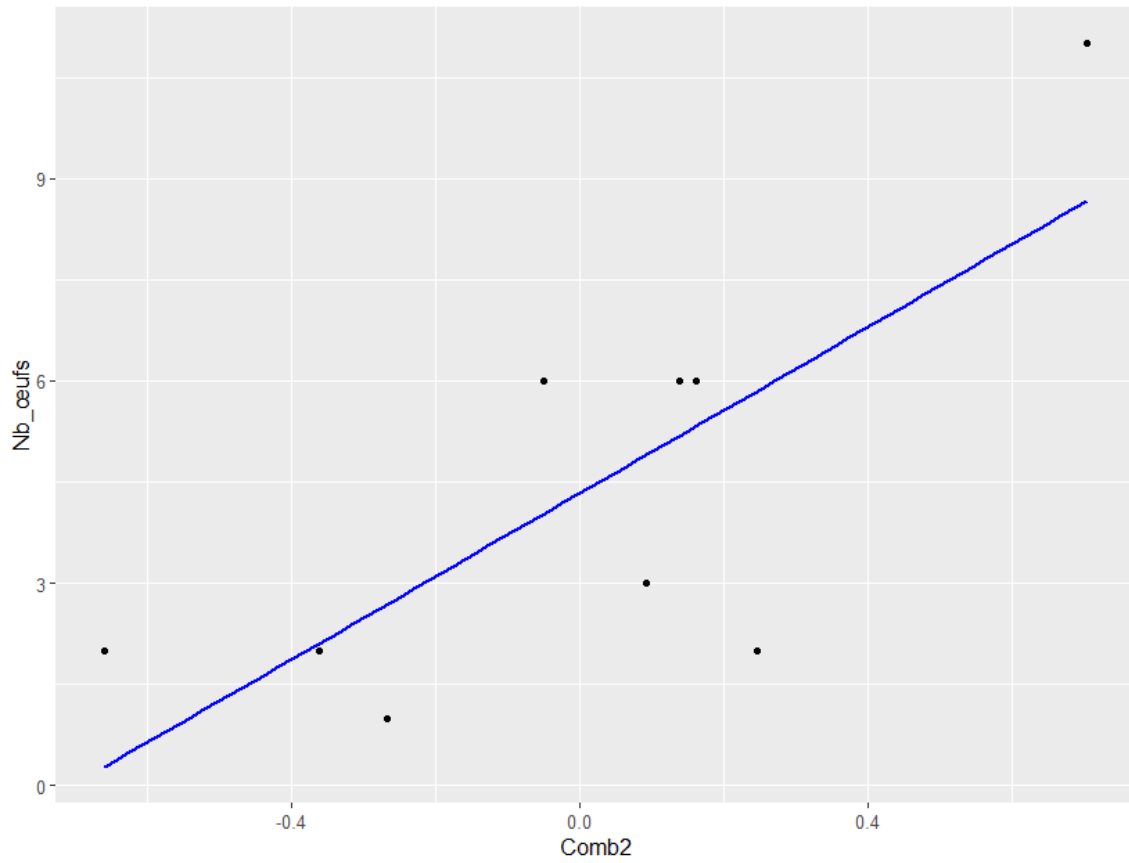


Figure 23 - représentation graphique de l'influence de la combinaison 2 de l'ACP (faisant référence à la hauteur de la feuille par rapport au sol) sur le nombre d'œufs pondus

QUESTION 4 : A l'échelle du patch, est-ce que des conditions environnementales influencent significativement l'oviposition et le nombre d'œufs pondus ?

Partie - oviposition :

Tableau 3 : Résultat de l'influence de chaque variable microclimatique à l'échelle du patch sur l'oviposition

Intercept	Moy. fleurs bistorte	Densité moy. bistorte	Densité femelle	Ellen. L	Ellen. M	Ellen. N	Ellen. R	Ellen. T	Moy. nb touradon	AICc	delta
0.63194	NA	NA	NA	NA	2.86330	2.70806	NA	-8.54840	0.402693	67.3896	0.0000
-4.21479	NA	0.14628	0.05400	NA	NA	NA	NA	NA	NA	68.4002	1.0105
-10.14356	NA	NA	NA	NA	3.73629	5.04204	-2.17361	NA	0.498540	68.9496	1.5600
-4.42944	NA	0.18663	NA	NA	NA	NA	NA	-7.24891	NA	69.0520	1.6623
-0.05753	NA	NA	0.02968	NA	2.28918	2.39080	NA	NA	0.351122	69.2213	1.8317
-26.29486	NA	NA	0.06855	-2.29107	5.16333	6.70083	-4.66611	-7.08747	0.434330	69.3462	1.9565
-10.29626	NA	0.11674	0.05016	NA	1.12382	NA	NA	NA	NA	69.3886	1.9990

Pour le tableau 3, on obtient différentes valeurs significatives sur la relation entre les variables explicatives et la probabilité d'oviposition dans le patch. Avec un AIC de 67.389, le premier modèle semble offrir un ajustement raisonnable. Néanmoins, les 7 premiers modèles ont été pris en compte dans mon analyse car ils présentent un delta inférieur à 2. Si on se concentre sur le meilleur modèle, on peut voir que les indices d'Ellenberg M (humidité), N (azote) et T (température) et le nombre moyen de touradons influencent significativement l'oviposition des femelles *B. eunomia*. A noter que l'indice d'Ellenberg de la température du patch montre un effet négatif sur la probabilité d'oviposition du papillon.

En résumé, l'analyse de tous les modèles dans leur globalité montre que les indices d'Ellenberg d'humidité, d'azote, de température ainsi que le nombre moyen de touradons et de bistortes et la densité des femelles *Boloria eunomia* sont les conditions environnementales qui ont un impact significatif sur la probabilité d'oviposition du papillon à l'échelle du patch.

Partie - nombre d'œufs pondus :

Tableau 4 : Résultat de l'influence de chaque variable microclimatique à l'échelle du patch sur le nombre d'œufs pondus

Intercept	Moy. fleurs bistorte	Densité moy. bistorte	Densité femelle	Ellen. L	Ellen. M	Ellen. N	Ellen. R	Ellen. T	Moy. nb touradon	AICc	delta
-4.8139e+01	0.09672	NA	0.15515	- 6.46377	8.05839	9.75332	- 7.99879	9.31340	0.42533	144.617	0.0000
-4.3411e+01	NA	NA	0.15020	- 5.45466	7.27914	9.49457	- 7.56152	7.37126	0.40355	146.220	1.6033
-4.9712e+01	0.09363	0.04460	0.14741	- 6.57775	7.96186	9.44115	- 8.16679	10.50793	0.37230	146.572	1.9550

Concernant les résultats pour la partie du nombre d'œufs pondus, on peut voir sur le tableau 4 qu'on obtient trois modèles. Avec un AIC de 144.617, le premier modèle semble offrir le meilleur ajustement pour cette question. Néanmoins, les 3 premiers modèles ont été pris en compte dans mon analyse car ils présentent un delta inférieur à 2. Si on analyse le premier et meilleur modèle, on remarque que presque toutes les conditions environnementales (hormis la densité moyenne de bistorte) ont une influence significative sur le nombre d'œufs pondus à l'échelle du patch : le nombre moyen de bistortes en fleur, la densité des femelles, les 5 indices d'Ellenberg ainsi que le nombre moyen de touradons. Lorsqu'on analyse plus précisément ces résultats, on remarque que les variables de l'indice d'Ellenberg L (luminosité) (valeur des paramètres = -6.46377c) ainsi que l'indice d'Ellenberg R (acidité/pH) (-7.99879c) du milieu sont négativement corrélés aux nombre d'œufs pondus à l'échelle du patch.

De plus, au vu du dernier modèle, on pourrait supposer que la densité moyenne de la bistorte soit également une condition environnementale importante pour la maximisation du nombre d'œufs pondus par *B. eunomia*.

QUESTION 5 : A l'échelle du patch, est-ce qu'il existe des différences significatives des conditions environnementales entre les zones « oviposées » et les zones « non-oviposées » ?

P-valeurs des t-tests pour différentes conditions environnementales

	Test	P_Value
1	nb_touradons	0.6622
2	nb_bistorte_fleurs	0.1102
3	densite_plante_hote	0.0506
4	EllenbergL	0.3425
5	EllenbergN	0.6197
6	EllenbergM	0.9566
7	EllenbergR	0.892
8	EllenbergT	0.1923

J'ai utilisé un test t de Welch afin de déterminer s'il existait des différences significatives entre les zones oviposées et non oviposées en ce qui concerne les différentes conditions environnementales en fonction de la possibilité d'oviposition (tableau 5, ci-dessus).

Pour ces 8 conditions environnementales, avec l'hypothèse nulle (H0) selon laquelle il n'existe pas de différence significative entre les groupes comparés. Les p-values obtenues, dans chacun de ces tests, se sont révélées supérieures au seuil de 0,05, indiquant ainsi que nous ne disposons pas de preuves statistiquement significatives pour rejeter l'hypothèse nulle. En d'autres termes, nos résultats ne fournissent pas une base statistique suffisante pour affirmer qu'il existe des variations significatives dans les variables microclimatiques étudiées entre les groupes.

Malgré le constat d'absence de significativité dans la plupart de nos analyses microclimatiques, un résultat intéressant bien que non-significatif émerge pour la variable 'Densité_bistorte'. Le test t révèle une p-valeur = 0.0506, même si elle reste supérieur au seuil de 0.05, on peut considérer que la densité de la bistorte pourrait potentiellement jouer un rôle sur la présence d'oviposition dans les zones étudiées.

QUESTION 6 : Est-ce que la répartition des pontes se fait de manière aléatoire?

Pour répondre à cette question, le but serait d'analyser la corrélation entre le nombre de sites de ponte par m² et le nombre d'individus attrapés par m² (male, femelle ou population totale). Pour évaluer si la répartition des pontes se fait de manière aléatoire, nous avons réalisé un modèle de régression linéaire général (GLM) de type Poisson. Ce modèle a examiné la corrélation entre le nombre de sites d'oviposition par mètre carré ('oviposition_par_m2') et la densité d'individus femelles par m² (femelles_par_m2) à l'échelle du patch.

```
Call:
glm(formula = oviposition_par_m2 ~ femelles_par_m2, family = poisson,
     data = subset_data)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.037393 -0.013292  0.006872  0.009384  0.029102

Coefficients:
            Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)   -6.527     12.931  -0.505   0.614
femelles_par_m2 -4.692     929.988  -0.005   0.996

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 0.0042142  on 10  degrees of freedom
Residual deviance: 0.0041885  on 9  degrees of freedom
AIC: Inf
```

Figure 23 : résultat de la GLM, réalisé entre le nombre de sites d'oviposition par m² et la densité d'individus femelles *B. eunomia* par m²

Les résultats du GLM Poisson (Figure 23) montrent que la variable explicative des femelles (par m²) n'a pas une influence significative sur la répartition des ovipositions du papillon (p-valeur = 0.996, qui est supérieur au seuil de 0.05). Pour explorer davantage la corrélation entre la répartition des pontes et la démographie des populations, nous avons reproduit nos analyses en remplaçant la variable de densité des femelles par celle des mâles, puis en utilisant la population totale (combinant mâles et femelles).

```
Call:
glm(formula = oviposition_par_m2 ~ males_par_m2, family = poisson,
     data = subset_data2)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.026214 -0.016441  0.002212  0.012148  0.021181

Coefficients:
            Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)   -7.000     15.238  -0.459   0.646
males_par_m2   8.386     234.689   0.036   0.971

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 0.0042142  on 10  degrees of freedom
Residual deviance: 0.0029939  on 9  degrees of freedom
AIC: Inf

Number of Fisher Scoring iterations: 9
```

Figure 24 : résultat de la GLM, réalisé entre le nombre de sites d'oviposition par m² et la densité d'individus mâles *B. eunomia* par m²

Le modèle pour la densité des mâles (Figure 24) indique que la variable de densité des mâles par m² n'a pas un impact significatif sur la répartition des oviposition.

```
Call:
glm(formula = oviposition_par_m2 ~ population_tot_par_m2, family = poisson,
     data = subset_data3)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.02580 -0.01756 -0.00286  0.01415  0.02134

Coefficients:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      -7.016     17.063  -0.411   0.681
population_tot_par_m2  7.131     228.066  0.031   0.975

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 0.0042142  on 10  degrees of freedom
Residual deviance: 0.0032384  on 9  degrees of freedom
AIC: Inf

Number of Fisher Scoring iterations: 9
```

Figure 25 : résultat de la GLM, réalisé entre le nombre de sites d'oviposition par m² et la densité d'individus totale de *B. eunomia*

Concernant la variable de « population totale par m² » (Figure 25), elle ne présente pas un impact significatif sur la répartition des oviposition du papillon, avec une p-value de 0.975 bien supérieure au seuil de significativité de 0,05.

En résumé, les résultats indiquent que la répartition de la densité des femelles, des mâles ou de la densité totale (mâles + femelles) ne semble pas être un prédicteur significatif de la répartition de l'oviposition de *B. eunomia* dans l'ensemble de données étudiées.

QUESTION 7 : Quelle est la probabilité de ponte sur une Bistorte au cours du temps ?

Un modèle de régression binomiale a été appliqué pour étudier la probabilité de ponte sur une bistorte au fil du temps, en utilisant les années de 2004 et de 2023 comme variable explicative.

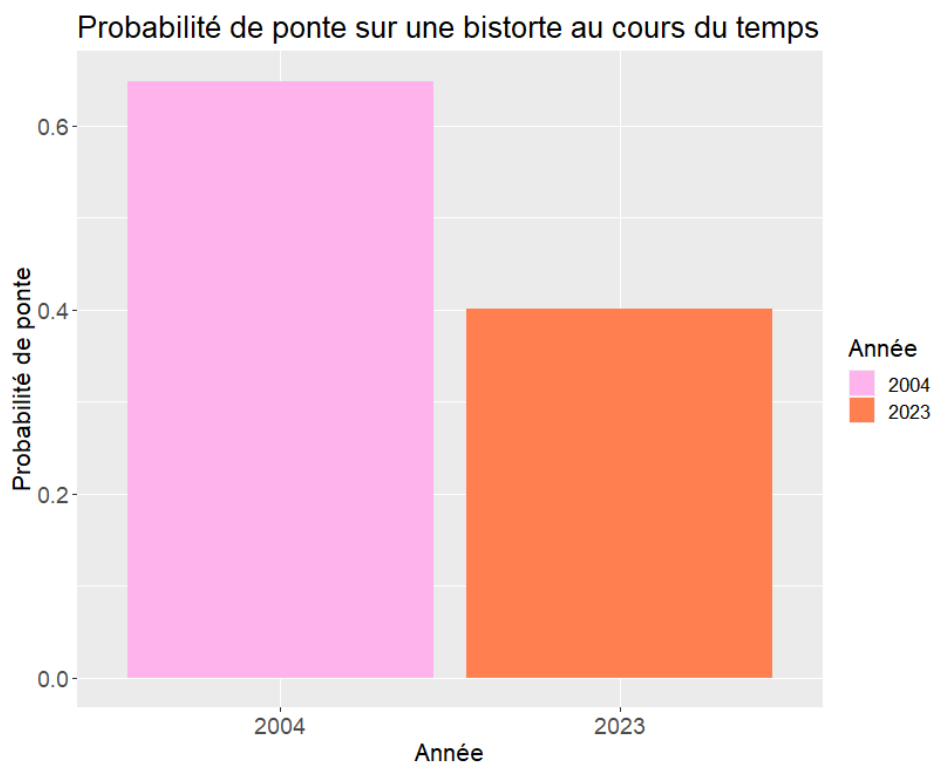
```
Call:
glm(formula = Bistorta ~ as.factor(Année), family = "binomial",
     data = data_combined)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.446  -1.012  -1.012   1.352   1.352

Coefficients:
            Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)    0.6131    0.3444   1.780  0.07501
as.factor(Année)2023 -1.0144    0.3731  -2.719  0.00655 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Figure 26 : résultat de la GLM, réalisé afin de comparer le nombre de pontes sur Bistorte entre l'année 2004 et l'année 2023

On peut voir sur la figure 26 qu'on a une p-value significative associée aux années (p-value = 0.00655), indiquant une différence significative en terme de probabilité de pontes entre l'année 2004 et l'année 2023. De plus, le coefficient négatif suggère une diminution significative de la probabilité de pontes en 2023 par rapport à l'année de 2004 (Figure 27, ci-dessous).



On peut voir sur le graphique qu'en 2004 environ 65% des pontes de *B. eunomia* ont été effectuées sur leur plante hôte. Alors qu'en 2023, on observe une diminution de cette caractéristique, seulement 40% des femelles pondent sur leur plante hôte. Le modèle dans son ensemble est donc significatif, avec un rejet de l'hypothèse nulle d'absence de relation entre l'année et la probabilité de pontes (p-value globale < 0.05).

QUESTION 8 : Est-ce qu'il existe une variation du nombre d'œufs entre les pontes faites sur les bistortes et les pontes effectuées sur les autres plantes au cours du temps?

Un modèle de régression poisson a été appliqué afin d'examiner la variation du nombre d'œufs entre les pontes faites sur les bistortes et celles effectuées sur d'autres plantes au fil du temps.

```
Call:
glm(formula = Nb_œufs ~ Bistorta * as.factor(Année), family = "poisson",
     data = donnees_20041)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.9324 -0.8696  0.0000  0.6618  2.6760

Coefficients:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      1.9042    0.1459  13.055 < 2e-16 ***
Bistorta         -0.1125    0.1680  -0.670  0.503147
as.factor(Année)2023 -0.8681    0.2314  -3.752  0.000175 ***
Bistorta:as.factor(Année)2023  0.5427    0.2935   1.849  0.064403 .
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 71.713  on 50  degrees of freedom
Residual deviance: 50.342  on 47  degrees of freedom
AIC: 229.61

Number of Fisher scoring iterations: 5
```

Figure 28 : résultat de la GLM, réalisé afin de comparer le nombre d'œufs pondus sur les bistortes et les autres espèces végétales au cours du temps

L'effet de la variable binaire "Bistorta" (Figure 28) ayant une p-valeur de 0.503147, suggère qu'il n'y a pas de différences significatives au cours du temps sur le nombre d'œufs qui serait dû à la présence de la bistorte.

L'effet de l'année d'observation, spécifiquement en 2023, est significatif avec un coefficient estimé à -0.8681 et une p-valeur de 0.000175. Cela indique une diminution significative du nombre d'œufs au fil des années par rapport à l'année de référence. L'interaction entre la bistorte et l'année d'observation, représentée par "Bistorta:Année (2023)", montre une tendance à influencer la variation du nombre d'œufs (coefficient = 0.5427, p-value = 0.064403), bien que cette tendance ne soit pas significative à un seuil de 0.05.

En résumé, le modèle indique que l'année d'observation a un impact significatif sur le nombre d'œufs, montrant une diminution au fil du temps. Cependant, la bistorte, en elle-même, ne semble pas avoir une influence significative, bien que son interaction avec l'année montre une tendance à influencer la variation des pontes.

QUESTION 9 : Est-ce que la densité de Bistortes et de touradons a une influence sur le nombre d'œufs pondus au cours du temps ?

Partie - touradons :

```
Call:
glm(formula = Nb_œufs ~ nb_touradon * as.factor(Année), family = "poisson",
     data = donnees_2004)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-2.0822  -0.8596  -0.0604   0.6186   2.8185

Coefficients:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)    1.787405   0.088102  20.288  <2e-16 ***
nb_touradon    0.007228   0.018519   0.390   0.6963
as.factor(Année)2023 -0.879428   0.349797  -2.514   0.0119 *
nb_touradon:as.factor(Année)2023  0.064298   0.066698   0.964   0.3350
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 80.324  on 56  degrees of freedom
Residual deviance: 60.819  on 53  degrees of freedom
AIC: 261.1

Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

Figure 29 : résultat de la GLM, réalisé afin de comparer le nombre d'œufs pondus par rapport à la densité de touradons au cours du temps

L'analyse de régression de type Poisson (Figure 29) a été effectuée pour évaluer l'influence de la densité de touradons sur le nombre d'œufs pondus au fil du temps. Les résultats indiquent qu'il existe une différence significative au cours du temps sur le nombre d'œufs pondus entre les deux années étudiées.

Cependant, la densité de touradons elle-même ne semble pas avoir un effet significatif, comme en témoigne la p-value élevée associée à son coefficient. Ceci suggère que la présence ou l'absence de touradons ne contribue pas de manière significative à la variation du nombre d'œufs pondus. De plus, l'interaction entre la densité de touradons et l'année n'est pas significative, suggérant que l'influence de la densité de touradons sur le nombre d'œufs reste relativement constante au fil des années. En conclusion, bien que l'année joue un rôle important, la densité de touradons ne semble pas être un facteur déterminant dans le nombre d'œufs pondus dans cet ensemble de données. Ces conclusions offrent des perspectives cruciales pour orienter d'autres investigations sur les facteurs qui influent sur la reproduction au fil du temps.

Partie - bistorte :

```
Call:
glm(formula = Nb_œufs ~ Pourcentage_bistorte * as.factor(Année),
     family = "poisson", data = donnees_2004)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.7157 -0.8781 -0.2132  0.7908  3.3005

Coefficients:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)    1.594190   0.147198  10.830 <2e-16 ***
Pourcentage_bistorte
as.factor(Année)2023 -0.930558   1.242715  -0.749  0.4540 .
Pourcentage_bistorte:as.factor(Année)2023  0.001805   0.013082  0.138  0.8903
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 80.324  on 56  degrees of freedom
Residual deviance: 59.163  on 53  degrees of freedom
AIC: 259.44

Number of Fisher scoring iterations: 5
```

Figure 30 : résultat de la GLM, réalisé afin de comparer le nombre d'œufs pondus par rapport à la densité de la bistorte au cours du temps

L'analyse de régression de type Poisson (Figure 30) a été réalisée pour évaluer l'influence du pourcentage de bistortes sur le nombre d'œufs pondus au fil des années. Les résultats révèlent que l'année d'observation n'a pas d'effet significatif sur le nombre d'œufs pondus, comme indiqué par sa p-value élevée (0.4540). En revanche, le pourcentage de bistortes montre une tendance à influencer positivement le nombre d'œufs pondus, bien que cette tendance ne soit pas statistiquement significative, avec une p-value de 0.0915. L'interaction entre le pourcentage de bistortes et l'année (2023) n'est pas significative, indiquant que l'influence de la bistorte sur la ponte des œufs semble relativement constante au fil des années.

En résumé, bien que le pourcentage de bistortes montre une tendance suggestive, la diversité des facteurs influençant la ponte des œufs nécessite une exploration plus approfondie pour une compréhension complète des dynamiques temporelles dans cet ensemble de données.

V. DISCUSSION

I. Les sites de pontes de qualité (échelle oviposition)

I.1 Influence des conditions environnementales du microclimat des sites de pontes

Pour la première question, on a conclu qu'à l'échelle de l'oviposition, il existe certaines conditions environnementales qui peuvent favoriser la ponte d'un plus grand nombre d'œufs par *B. eunomia*. Plus précisément, on sait maintenant que la présence d'ombrage, la présence de bistortes, un indice d'Ellenberg N (azote) élevé et un indice d'Ellenberg R (acidité/pH) élevé se distinguent comme des facteurs formant un meilleur site de pontes pour maximiser le nombre d'œufs pondus .

Les résultats montrent que la présence d'un milieu acide et humide est favorable aux nombres d'œufs pondus par *Boloria eunomia*. Ces résultats s'expliquent par le fait qu'un sol acide avec un pH qui est relativement bas à neutre représente toutes les qualités favorables au développement de la plante hôte de *B. eunomia* : la Bistorte (Lisan, 2016). En ce qui concerne l'azote, la relation peut être plus complexe. L'azote peut favoriser la croissance de plantes hôtes comme la Bistorte mais peut parfois favoriser les plantes en compétition végétale avec les plantes hôtes, mais cela dépend également de la situation spécifique et des autres facteurs environnementaux. (Lisan, 2016)

Une analyse approfondie, inspirée des travaux de Baguette et al. (2007), met en évidence l'importance de la composition spécifique de la végétation environnante, et particulièrement de la présence de plantes hôtes spécifiquement adaptées, en l'occurrence la bistorte, comme déterminante dans les choix d'oviposition chez de nombreuses espèces de lépidoptères. De plus, la présence significative de bistortes s'explique par une combinaison complexe de facteurs écologiques, évolutifs et physiologiques. Cette plante hôte spécifique ne se limite pas seulement à fournir un lieu de ponte, mais également à servir de ressource alimentaire cruciale pour la progéniture du papillon, soulignant ainsi l'importance de considérer l'ensemble du cycle de vie et des interactions écologiques pour une compréhension approfondie des stratégies reproductrices de *B. eunomia*.

De plus, les résultats de cette étude mettent en évidence que l'ombrage émerge également comme un facteur significatif dans les choix d'oviposition des femelles. Pourtant des études réalisées par Turlure et al. en 2010, montre que l'ensoleillement peut fournir des conditions microclimatiques spécifiques qui répondent aux besoins thermiques particuliers de *B. eunomia* afin de favoriser le bon développement des œufs et des larves, un aspect crucial dans la stratégie reproductive des papillons.

Néanmoins, des recherches de Braem et al. (2021) suggèrent que la variabilité spatiale dans la disponibilité d'ombrage peut influencer positivement l'oviposition des papillons. Dans le cas de *B. eunomia*, la présence significative d'ombrage pourrait être liée à une réduction des risques dû à la prédation ou à des préférences individuelles des femelles pour des sites d'oviposition moins exposés à la lumière directe.

I.2 Différences des zones d'oviposition selon le choix de la plante de ponte

Concernant la question 2, on a pu conclure qu'il n'existait pas de différence significative des conditions environnementales entre les pontes effectuées sur la plante hôte et les pontes effectuées sur d'autres espèces végétales. Néanmoins, il semblerait qu'il y ait une différence significative entre ces deux choix de ponte qui serait due à la distance du site d'oviposition par rapport à l'arbre le plus proche. En effet, les pontes effectuées sur les bistortes se trouvent à proximité des arbres, alors que les pontes effectuées sur d'autres espèces végétales sont beaucoup plus éloignées de la strate arborescente.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette observation. La première hypothèse repose sur le fait que lorsque les femelles choisissent de pondre sur la plante hôte spécifique, la bistorte, une proximité accrue avec les arbres peut être influencée par la recherche d'ombre, la régulation thermique, et la disponibilité d'abris contre les prédateurs.

L'interprétation de cette hypothèse peut être explorée à la lumière de recherches antérieures. Des études comme celles de Dover et Settele (2008), ont souligné l'importance de la disposition spatiale des sites d'oviposition par rapport aux éléments du paysage pour les papillons. Dans ce contexte, la référence à la distance par rapport aux arbres pourrait être cruciale pour la sécurité des œufs et des larves, offrant une protection contre les prédateurs ou influençant les conditions microclimatiques locales.

De plus, lors des pontes sur d'autres espèces végétales, la variation dans la distance par rapport aux arbres pourrait être attribuée à des différences dans les caractéristiques écologiques des plantes elles-mêmes. Certaines espèces végétales peuvent offrir des conditions environnementales favorables, tels que l'ombrage et la protection aux prédateurs, même à des distances plus éloignées des arbres. Le choix de la distance par rapport aux arbres lors des pontes sur ces plantes alternatives pourrait refléter une adaptation des papillons en fonction des spécificités de chaque environnement végétal. Cette conjecture s'aligne avec des travaux antérieurs qui ont montré que la sélection des sites d'oviposition chez les papillons peut être hautement spécifique aux caractéristiques de la plante hôte et à l'environnement environnant (Merckx & Van Dyck, 2006). Cette diversité dans le choix de la distance par rapport aux arbres souligne la complexité des stratégies reproductrices de *Boloria eunomia*, s'adaptant de manière différenciée aux conditions environnementales et aux spécificités des différentes plantes hôtes. Il convient de noter que sur le terrain, des observations ont été faites montrant des papillons *Boloria eunomia*, après l'oviposition, cherchant refuge dans les arbres. Cette observation renforce l'idée que la proximité avec les arbres peut jouer un rôle crucial dans la stratégie comportementale des papillons pour se protéger contre les prédateurs après avoir accompli l'acte d'oviposition.

I.3 Impact des caractéristiques métriques de la feuille de ponte

Pour la troisième question, on a pu conclure que, pour les pontes effectuées uniquement sur la bistorte, la longueur et la largeur de la feuille de « ponte » sont fortement corrélées entre elles mais n'ont pas d'impact significatif sur le nombre d'œufs pondus alors que la hauteur de la zone de ponte par rapport au sol, est significative et impacte positivement le nombre d'œufs pondus.

Cette significativité de la hauteur du site de ponte par rapport au sol peut s'expliquer via diverses conjectures. La première est que la hauteur de la zone de ponte pourrait jouer un rôle crucial dans la survie des œufs. En effet, des études telles que celle de Pincebourde et al. (2007) suggèrent que la hauteur élevée de la zone de ponte peut réduire les risques de prédation terrestre, de parasitisme, et de conditions météorologiques défavorables (exemple : inondations) contribuant ainsi à une plus grande survie des œufs. En explorant les interactions entre la stratégie de ponte et la prédation, ces travaux fournissent des connaissances précieuses sur la manière dont la sélection de sites de ponte peut être liée à la maximisation du succès reproducteur chez les papillons.

Une autre hypothèse met l'accent sur la recherche d'un environnement propice au développement des œufs. En se référant à des études telles que Ohata et al. (2010), il apparaît que des hauteurs plus élevées par rapport au sol peuvent offrir des conditions environnementales plus constantes et favorables à la survie des œufs (réductions des fluctuations de température, d'humidité ou d'autres facteurs environnementaux). Ces travaux suggèrent que les papillons *Pieris Napi*, peut ajuster leur comportement de ponte en fonction des caractéristiques de l'environnement, y compris la hauteur par rapport au sol, afin d'optimiser le succès de leur progéniture. Ce comportement pourrait être le même pour *B. eunomia*.

II. Le biotope favorable à la ponte (échelle du patch)

II.1 Tendance d'oviposition dans un biotope abondant en Bistorte

Concernant la question 5, on a voulu observer s'il existait des différences significatives de la composition du microclimat entre les patches où il y a eu oviposition et les patches où il n'y en n'a pas eu. On en a conclu qu'aucune différence significative n'existait, néanmoins il semble avoir une tendance pour une abondance plus élevée de la plante hôte dans les zones oviposées. Cette tendance de choix de pontes dans des patches où la bistorte est plus abondante s'explique par le fait que les femelles pondeuses préfèrent les sites avec une couverture élevée des principales plantes hôtes. La structure de la végétation permet aux femelles de sélectionner des endroits suffisamment humides pour le développement des œufs et permet aux larves de changer d'emplacement en fonction des conditions thermiques et humides appropriées. (Thèse Schtickzelle et Denis et al, 1983).

De plus, la Bistorte reste la principale ressource nutritive pour les papillons dans leur habitat naturel, ce qui la rend indispensable au développement des adultes et de leur descendance. Par ailleurs, une étude de Denis et al. (1984) confirme que les femelles *Euphydryas chalcedonia* nourries au nectar de leurs plantes hôtes produisent plus d'œufs que les femelles qui ne sont pas nourries, ce qui favoriserait les chances de survie de la descendance. Cette explication pourrait potentiellement être associée à *Boloria eunomia* et justifier ses préférences de zones de ponte dans des milieux abondants en bistortes.

II.2 Influence des conditions environnementales du biotope des sites de ponte

Pour la question 4, on a pu conclure qu'à l'échelle du patch, dans les zones où il y a ponte, les conditions environnementales qui favorisent l'oviposition du papillon sont la présence d'un milieu frais (température basse), humide et azoté ainsi qu'un grand nombre de touradons.

En effet, une étude de Celik et al. de 2018 confirme que pour les papillons vivant dans les tourbières, les femelles pondent sur des sites caractérisés par un pH plus élevé et des températures moyennes plus basses car cette composition du biotope offre des conditions plus favorables à la survie des œufs et des larves.

La corrélation positive entre la ponte de *Boloria eunomia* et les indices d'Ellenberg d'humidité et d'azote ouvre une fenêtre sur l'importance des conditions édaphiques. Les études écologiques antérieures, telles que celles menées par Mitchell et al. (2020), soulignent que l'azote joue un rôle central dans la composition chimique des plantes hôtes, impactant directement la qualité des ressources alimentaires pour les larves. La préférence pour des niveaux élevés d'humidité peut également être interprété comme une stratégie visant à assurer une hydratation adéquate des œufs et des larves dans un environnement qui peut être saisonnièrement variable.

Par ailleurs, l'observation selon laquelle les zones de ponte sont associées à un grand nombre de touradons dévoile une adaptation fascinante aux caractéristiques du sol. Les touradons agissent comme des micro-environnements favorables, offrant un abri contre les prédateurs et créant des conditions microclimatiques optimales pour le développement embryonnaire. Les travaux de recherche de Turlure et al. (2019) ont souligné le rôle crucial de ces microsites, tels que les touradons, dans la survie des stades précoces des papillons, renforçant ainsi la valeur adaptative de cette préférence de ponte.

De plus, on a conclu que pour favoriser un grand nombre d'œufs pondus par l'espèce au sein du patch, il devait se composer d'un grand nombre de bistortes en fleur, et d'un milieu chaud, acidophile, ombragé et peu humide.

Contrairement aux conclusions préalables de Schtickzelle (thèse, 2003) qui prouve que les papillons *Boloria eunomia* pondent plus dans des conditions d'ensoleillement élevées, mes observations actuelles suggèrent que des conditions ombragées dans le patch pourraient en réalité favoriser la ponte de *Boloria eunomia*. Il est crucial d'explorer plus en détail la dynamique thermique spécifique au site d'étude actuel, car certaines variations géographiques peuvent influencer la manière dont la luminosité affecte la température ambiante. Cette contradiction souligne la complexité des interactions entre la luminosité, la thermorégulation et le comportement reproducteur des papillons. Quant à l'acidité du sol, les résultats actuels concordent avec les hypothèses établies par des études antérieures. Alors que Msimbira et Smith (2020) avaient avancé que des niveaux plus élevés d'acidité pouvaient influencer positivement la disponibilité des nutriments pour les plantes hôtes.

Mes observations actuelles pointent également vers une préférence pour une acidité du sol forte qui favoriserait donc la disponibilité des nutriments pour les plantes hôtes et le nombre d'œufs pondus.

Un résultat contradictoire apparaît dans mes résultats à l'échelle du patch, un indice d'Ellenberg de température bas favoriserait positivement la probabilité de ponte au sein du patch. Néanmoins un indice d'Ellenberg de température élevée favoriserait positivement le nombre d'œufs pondus au sein de ce même patch. Les études physiologiques de Lemoine et al. (2015) offrent des pistes explicatives qui éclairent ces résultats contradictoires.

Les travaux de Lemoine et al. (2015) mettent en évidence que des températures plus fraîches peuvent prolonger la diapause des œufs. Cette période prolongée de diapause peut être perçue comme une stratégie adaptative pour synchroniser l'éclosion des œufs avec la période optimale de disponibilité des ressources alimentaires. Ainsi, une température basse favorise peut-être la survie des œufs pendant une période plus étendue, permettant aux larves de *Boloria eunomia* d'émerger au moment opportun pour exploiter au mieux les ressources nutritives disponibles. Une autre hypothèse est que les températures plus basses peuvent influencer le cycle de vie des parasites et des pathogènes qui pourraient affecter les œufs de *Boloria eunomia*. Des températures plus froides peuvent agir comme un facteur limitant pour le développement et la reproduction de ces organismes nuisibles, réduisant ainsi les risques de maladies parasitaires chez les œufs de papillons. Cela peut conduire à une meilleure survie des œufs et, par conséquent, à une augmentation du nombre d'œufs pondus par les femelles (Nealis et al., 1984)

Paradoxalement, une autre observation émanant de mon étude révèle que des températures plus élevées favorisent le nombre d'œufs pondus par *Boloria eunomia*. Cette contradiction apparente peut être interprétée comme une stratégie quant à la maximisation des opportunités de ponte. Des températures plus chaudes peuvent accélérer le métabolisme des femelles, les incitant à diminuer leur fréquence de ponte, même si chaque ponte individuelle peut être plus volumineuse. Ainsi, cette dualité dans la préférence de température peut être perçue comme une réponse adaptative complexe à la variabilité environnementale. Les températures basses favorisent la prolongation de la diapause, optimisant la synchronisation écologique, tandis que les températures élevées stimulent une augmentation de la fréquence de ponte, favorisant ainsi la quantité d'œufs pondus dans un laps de temps donné. Cette stratégie adaptative dévoile la plasticité du comportement reproducteur de *Boloria eunomia*, qui répond de manière nuancée aux variations environnementales, soulignant la complexité des mécanismes évolutifs qui sous-tendent les choix de ponte chez ces papillons.

II.3 La répartition aléatoire de l'oviposition de *B. eunomia*

Pour la question 6, on a conclu que la répartition de la densité de la population (mâle ou femelle) n'est pas un prédicteur significatif de la répartition de l'oviposition de *B. eunomia*. L'absence de corrélation significative entre la densité de la population et la répartition de l'oviposition suggère deux hypothèses potentielles. Premièrement, la répartition de l'oviposition pourrait se faire de manière aléatoire, sans être influencée par la proximité des individus adultes.

Deuxièmement, il est plausible que des facteurs non-étudiés puissent exercer une influence significative sur la répartition de l'oviposition. Ces facteurs pourraient inclure des caractéristiques du microhabitat, des propriétés spécifiques du sol, ou d'autres variables environnementales qui n'ont pas été prises en compte dans l'étude actuelle. Cela pourrait également indiquer que les femelles choisissent les sites de ponte en fonction de critères environnementaux spécifiques plutôt que d'être guidées par des interactions sociales ou territoriales.

Des recherches supplémentaires pourraient être nécessaires pour identifier ces facteurs inexplorés et comprendre leur impact sur les choix de ponte des femelles. Par exemple, on pourrait émettre l'hypothèse que la présence d'interactions avec d'autres espèces, qu'elles soient compétitives ou mutualistes, pourrait également jouer un rôle crucial dans la dynamique de l'oviposition. Les femelles de *B. eunomia* pourraient ajuster leurs choix de sites de ponte en fonction des signaux chimiques ou visuels émis par d'autres espèces présentes dans la même zone. Cette hypothèse met en avant la nécessité d'explorer les réseaux écologiques complexes auxquels *B. eunomia* participe.

Il est important de noter que des études antérieures, notamment celle de Schtickzelle (thèse, 2003), ont avancé une perspective différente. Dans cette recherche, la répartition de l'oviposition semblait être influencée par un mécanisme d'évitement des mâles. Cette constatation renforce la notion que les stratégies reproductrices de *B. eunomia* peuvent être variables et dépendantes du contexte. Les résultats actuels, bien que divergents, soulignent la nécessité de reconnaître la diversité des comportements reproducteurs au sein de cette espèce et encouragent la poursuite des recherches pour comprendre les forces évolutives qui façonnent ces stratégies complexes.

III. L'impact du choix de la plante hôte au cours du temps

III.1 Choix de la plante de ponte au cours du temps

Concernant la septième question, on a pu conclure qu'au cours du temps la probabilité de pondre sur une bistorte a significativement diminué. En effet, en 2023 seulement 40% des pontes sont effectuées sur une Bistorte, contre 65% il y a 20 ans. Des anciennes études, comme évoqué par Schtickzelle dans sa thèse, expliquent que l'évolution de la préférence d'oviposition pour la bistorte au fil du temps peut être interprétée comme une adaptation des femelles de *B. eunomia* à des caractéristiques spécifiques de cette plante hôte. Cette préférence évolutive s'explique par une meilleure adaptation de la progéniture aux conditions chimiques et environnementales spécifiques offertes par la bistorte. Néanmoins, il arrivait dans des cas minoritaires que les femelles pondent sur d'autres espèces végétales mais toujours à proximité de la plante hôte. Il semblerait qu'au fil du temps ce cas minoritaire se soit généralisé étant donné que 65% des pontes ont lieu sur d'autres espèces végétales que la bistorte. Cette augmentation significative ouvre une porte vers une perspective évolutive. Cette tendance pourrait refléter une adaptation dynamique de *Boloria eunomia* à son environnement en constante évolution, mettant en lumière des mécanismes évolutifs complexes qui façonnent le comportement de reproduction de cette espèce.

On peut tout d'abord suggérer qu'il y ai une potentielle dissociation entre les plantes sur lesquelles les femelles papillons pondent et celles que les chenilles sélectionnent comme source de nourriture. Bien que la ponte puisse se produire sur différentes plantes, cela ne garantit pas nécessairement que les chenilles se nourriront de ces plantes, soulignant la complexité des interactions entre les différentes étapes du cycle de vie de *Boloria eunomia*.

Une hypothèse évolutive plausible est que *B. eunomia* a subi des pressions de sélection favorisant une flexibilité accrue dans le choix des sites de ponte. Les variations environnementales, telles que les changements climatiques ou la dynamique des communautés végétales, peuvent induire une instabilité dans la disponibilité et la qualité des plantes hôtes, y compris la bistorte. Face à ces changements, les individus de *B. eunomia* pourraient avoir évolué pour développer une capacité à exploiter une gamme plus large d'espèces végétales favorables à la survie de l'espèce, adaptant ainsi leurs préférences de ponte au fil du temps.

Un autre aspect de cette perspective évolutive pourrait être la sélection en faveur de stratégies de reproduction plus plastiques. Les individus de *B. eunomia* pourraient avoir développé la capacité de moduler leurs choix de ponte en réponse à des signaux environnementaux changeants.

Cette plasticité comportementale pourrait permettre à l'espèce de s'ajuster rapidement aux modifications dans la disponibilité des ressources de son habitat, assurant ainsi la pérennité de la reproduction malgré les fluctuations écologiques. Il est également plausible que des facteurs sélectifs tels que la compétition interspécifique ou les pressions liées à la prédation aient influencé cette adaptation.

Si la bistorte était autrefois un site de ponte privilégié mais est devenue le foyer de la compétition ou des risques accrus, les individus de *B. eunomia* pourraient avoir évolué pour explorer d'autres plantes hôtes moins sollicitées, contribuant ainsi à la diminution observée de la probabilité de ponte sur la bistorte.

III.2 Choix de la plante de ponte et impact sur nombre d'œufs pondus

Les questions 8 et 9 nous permettent de conclure qu'au cours du temps, le nombre d'œufs pondus par *B. eunomia* a baissé. Mais que cette diminution n'est pas due aux choix de la plante de ponte, ni à l'abondance de la Bistorte ou des touradons.

Le constat que le choix de la plante de ponte n'impacte pas négativement le nombre d'œufs pondus pourrait s'expliquer par une stratégie adaptative. Au contraire, le choix de plusieurs plantes hôtes pourrait être une réponse évolutive permettant aux femelles de maximiser leur chance de succès reproducteur sans impacter le nombre total d'œufs. En offrant un éventail de possibilités de sites de ponte adéquats, cette stratégie accroît la flexibilité reproductive de *B. eunomia*, adaptant ses choix aux conditions spécifiques rencontrées à un moment donné.

L'absence de corrélation entre l'abondance des touradons et de la bistorte au fil du temps et le nombre d'œufs pondus par *Boloria eunomia* souligne la complexité des interactions écologiques. Cette absence de lien peut indiquer la robustesse de *B. eunomia* face aux variations de la disponibilité des ressources. Toutefois, cela suscite des questions sur d'autres facteurs pouvant influencer la reproduction de l'espèce au fil du temps.

Dans l'exploration de la variabilité spatiale et des aléas du terrain, il est essentiel de reconnaître que l'observation humaine peut être sujette à des fluctuations annuelles. Les conditions spécifiques de l'environnement, les variations topographiques, les microclimats locaux, et d'autres facteurs peuvent influencer la capacité des observateurs à repérer les œufs de *B. eunomia* d'une année à l'autre. Ainsi, une observation ponctuelle cette année ne doit pas nécessairement être interprétée comme une indication directe de la diminution de la fécondité de l'espèce.

Cette perspective souligne la nécessité d'une approche prudente pour comprendre les mécanismes de reproduction de *B.eunomia*. Des facteurs tels que des adaptations comportementales ou physiologiques de l'espèce pourraient jouer un rôle dans sa capacité à maintenir une reproduction réussie malgré les variations dans la disponibilité des ressources.

En résumé, la variabilité naturelle du terrain, tant du point de vue de la biologie de l'espèce que des conditions de travail sur le terrain, peut induire une distribution aléatoire des œufs pondus d'une année à l'autre. Les femelles peuvent ajuster leur stratégie de ponte en fonction des conditions spécifiques rencontrées, et ces variations peuvent créer des fluctuations dans le nombre d'œufs observés d'une année à l'autre.

La taille de la population de *B. eunomia* à Pisserotte revêt également d'une grande importance, car la densité de la population est positivement corrélée au nombre d'œufs pondus. Cependant, il est notable que la population a connu une diminution significative entre 2004, où elle comptait 1437 individus, et 2023, où elle est descendue à 1032 individus. Cette réduction de la population pourrait ainsi expliquer une diminution du nombre d'œufs pondus au fil du temps.

IV. Critiques et perspectives

Défis du travail de terrain

Le travail de terrain, bien que crucial pour la collecte de données écologiques, a révélé des défis importants qui méritent une réflexion approfondie pour garantir la validité scientifique des résultats obtenus dans le cadre de cette étude sur *Boloria eunomia*. La première étape de notre travail sur le terrain impliquait l'identification des espèces végétales dans les quadrats de végétation, une démarche indispensable pour calculer les indices d'Ellenberg. Cependant, il est essentiel de reconnaître que cette identification repose sur l'observation humaine. Malgré tous nos efforts pour assurer une identification précise, certaines espèces, notamment les graminées, ont échappé à une identification définitive. Cette incertitude pourrait potentiellement affecter la précision des indices d'Ellenberg et, par conséquent, la validité de nos résultats et conclusions.

Le défi majeur de mon étude réside dans le manque de données au niveau des relevés d'oviposition. La méthode de suivi des femelles pour observer leur ponte, bien que fondamentale, s'est avérée être une tâche ardue. La période de ponte limitée à seulement 2-3 semaines à la fin de la vie du papillon a imposé des contraintes temporelles, rendant difficile l'obtention d'un nombre significatif de relevés. Avec seulement 20 relevés d'oviposition, nos données présentent une faible représentativité, posant ainsi des interrogations sur la généralisation de mes résultats.

Pour pallier ces défis, une perspective réside dans l'augmentation du nombre de personnes impliquées dans la collecte des données sur les oviposition. En mobilisant davantage de chercheurs, nous pourrions étendre la couverture spatiale et temporelle des relevés, permettant ainsi une représentation plus complète des pontes. L'implication de personnel supplémentaire pourrait également atténuer les contraintes temporelles, améliorant ainsi la qualité et la quantité des données recueillies. De plus, il serait crucial d'envisager une collaboration avec des professionnels de l'identification des plantes. Bien que nous ayons tenté de vérifier nos identifications auprès d'experts, la contrainte de temps a limité cette vérification pour certaines plantes. Une stratégie future consisterait à faire vérifier toutes nos identifications par des botanistes qualifiés, renforçant ainsi la précision taxonomique de nos données. Enfin, il serait également intéressant d'étudier le succès des éclosions des œufs du papillon, en élargissant notre analyse au-delà de la simple ponte. L'examen des taux d'éclosion pourrait fournir des informations supplémentaires sur la viabilité des œufs et contribuer à une compréhension plus approfondie du succès reproducteur de *Boloria eunomia*.

Défis des analyses statistiques

La deuxième partie de notre étude, axée sur les analyses statistiques des ovipositions de *Boloria eunomia*, a rencontré des défis en raison de la faiblesse du jeu de données et de la complexité des variables explicatives. Avec seulement 20 lignes de données disponibles pour les sites d'oviposition et une quinzaine de variables explicatives potentielles, l'ampleur du jeu de données s'est avérée limitée pour des analyses statistiques rigoureuses. Cette contrainte a imposé des choix difficiles, car l'inclusion de toutes les variables aurait pu biaiser les résultats. Les limites du jeu de données ont nécessité une réflexion sur la sélection des variables les plus significatives.

Premièrement, les données de température et d'humidité obtenues via les senseurs ont été exclues de nos analyses en raison de la disponibilité limitée de senseurs (15 des 20 sites d'ovipositions). La prise en compte de ces variables aurait réduit davantage la taille du jeu de données, passant de 20 à 15 lignes. De plus, ces données présentaient une similarité marquée avec les indices d'Ellenberg de température et d'humidité, justifiant leur élimination pour éviter une redondance inutile.

Deuxièmement, l'idée d'étudier l'impact de différents comportements du papillon sur l'oviposition a dû être abandonnée en raison de la disponibilité des données limitées par rapport au nombre de sites d'oviposition. Cette décision a été prise pour préserver la qualité des analyses, évitant la surcharge des données et le risque de conclusions erronées. Enfin, les indices d'humidité du sol d'ouverture du milieu ont été relégués au second plan par souci de priorité dans les variables explicatives. Bien qu'intéressant, ces indices ont été considérés comme moins cruciaux pour expliquer les choix et stratégies de ponte du papillon.

La faible quantité de données pourrait induire une sensibilité accrue aux valeurs aberrantes ou aux variations aléatoires, rendant les résultats plus susceptibles d'être influencés par des événements ponctuels. De plus, la représentativité limitée des données peut conduire à des conclusions trop spécifiques à l'échantillon particulier, limitant la généralisation des résultats à une population plus large. En somme, travailler avec un jeu de données aussi restreint soulève des préoccupations quant à la représentativité, la généralisation et la robustesse des résultats statistiques obtenus. Ces défis soulignent la nécessité d'une approche prudente dans l'interprétation des résultats. En résumé, ces critiques visent à enrichir notre compréhension des limites de ma méthodologie et à souligner la nécessité de considérer ces contraintes dans l'interprétation de nos résultats. Bien que ces défis puissent influencer la portée de notre étude, ils ne diminuent pas la valeur des données obtenues. Cette réflexion critique offre des pistes pour des recherches futures plus approfondies, inscrivant notre travail dans une dynamique d'amélioration constante et de la fiabilité des résultats en écologie.

VI. CONCLUSION

En conclusion, notre étude révèle que les choix de sites de ponte et les stratégies d'oviposition de *Boloria eunomia* sont fortement influencés par diverses conditions environnementales à différentes échelles. À l'échelle du microclimat, plusieurs éléments se conjuguent pour favoriser la sélection de sites de ponte optimaux et la mise en œuvre de stratégies d'oviposition en agrégation, permettant ainsi la ponte d'un nombre accru d'œufs. Les conditions environnementales propices comprennent non seulement l'abondance de la plante hôte, cruciale pour la survie du papillon et son oviposition, mais également une composition spécifique du sol caractérisée par une forte humidité et une richesse en azote. De plus, la disponibilité de zones ombragées semble jouer un rôle essentiel dans la sélection des sites de ponte.

À l'échelle du patch et du biotope de l'espèce, la préférence de *Boloria eunomia* pour les zones présentant une forte abondance de sa plante hôte et de touradons, des plantes importantes pour la survie de la future descendance, est confirmée. La composition du sol demeure un facteur déterminant avec une humidité et un azote élevés. Un spectre de température varié s'avère également bénéfique, les températures élevées favorisant la probabilité de pontes, tandis que des températures plus fraîches encouragent l'utilisation de la stratégie d'oviposition en agrégation, augmentant ainsi le nombre d'œufs pondus.

De manière paradoxale, nos observations suggèrent qu'aucune condition environnementale ne semble jouer un rôle significatif dans le choix entre la stratégie de ponte individuelle et celle en agrégation. Cette distinction s'applique aux choix d'oviposition effectués aussi bien sur la bistorte que sur d'autres espèces végétales. Cependant, une exception notable se manifeste en présence de la strate arborescente, favorisant ainsi la ponte en agrégation avec 17 cas recensés par rapport aux 3 cas de ponte individuelle. Cette préférence pourrait résulter d'une meilleure protection contre la prédation des œufs, soulignant ainsi l'influence potentielle de la proximité avec la strate arborescente sur la sélection de la stratégie de ponte chez *Boloria eunomia*.

Enfin, une observation intéressante émerge de notre étude, révélant une adaptation récente de *B. eunomia* qui dépose désormais la majorité de ses œufs sur d'autres espèces végétales, délaissant sa plante hôte. Bien que la forme de la feuille de Bistorte demeure propice à la ponte d'un grand nombre d'œufs, l'espèce semble avoir développé des adaptations et une plasticité comportementale, assurant la pérennité de la reproduction face aux fluctuations écologiques. Cette découverte ouvre des perspectives pour des études futures, invitant à vérifier la persistance de cette nouvelle stratégie de sélection des plantes de ponte au fil des années et à explorer d'éventuelles modifications génétiques associées à cette capacité évolutive de l'espèce.

ANNEXES

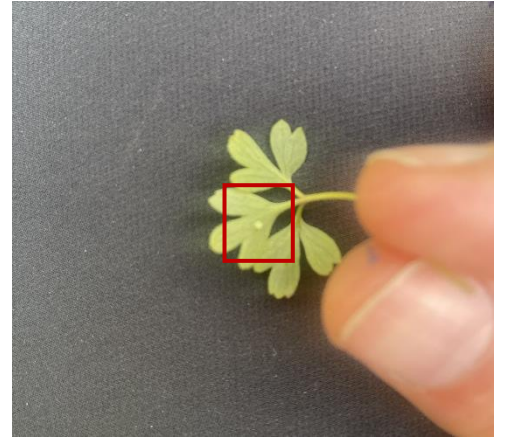
- Photos des 20 pontes de *B. eunomia* observées en juin 2023 :



Oviposition P1 – ponte en agrégation
(11 œufs) - 13/06/2023 – 14h57



Oviposition P2 – ponte en agrégation
(6 œufs) - 14/06/2023 – 11h56



Oviposition P3 – ponte individuelle
(1 œuf) – 15/06/2023 – 15h12



Oviposition P4 – ponte individuelle
(1 œuf) - 15/06/2023 – 16h28



Oviposition P5 – ponte en agrégation
(2 œufs) - 15/06/2023 – 17h02



Oviposition P6 – ponte en agrégation
(6 œufs) - 20/06/2023 – 13h36



Oviposition P7 – ponte en agrégation
(6 œufs) - 23/06/2023 – 11h47



Oviposition P8 – ponte en agrégation
(4 œufs) - 23/06/2023 – 12h03



Oviposition P9 – ponte en agrégation
(2 œufs) - 23/06/2023 – 13h12



Oviposition P10 – ponte en agrégation
(2 œufs) - 23/06/2023 – 13h30



Oviposition P11 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 23/06/2023 – 14h22



Oviposition P12 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 23/06/2023 – 14h37



Oviposition P13 – ponte en agrégation
(4 œufs) - 24/06/2023 – 11h51



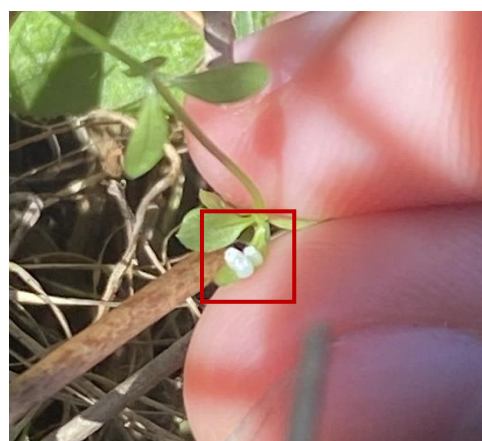
Oviposition P14 – ponte individuelle
(1 œuf) - 24/06/2023 – 12h17



Oviposition P15 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 24/06/2023 – 12h28



Oviposition P16 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 24/06/2023 – 13h45



Oviposition P17 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 24/06/2023 – 15h10



Oviposition P18 – ponte en agrégation
(4 œufs) - 25/06/2023 – 12h19



Oviposition P19 – ponte en agrégation
(2 œufs) - 25/06/2023 – 14h07



Oviposition P20 – ponte en agrégation
(3 œufs) - 25/06/2023 – 15h47

• **Récapitulatif du matériels et moyens disponibles pour l'étude :**

Délimitation parcelles	<ul style="list-style-type: none"> - 99 bâtons/bambous (79 pour les patches et 20 pour les sites d'oviposition) - Indélébile pour numérotter chaque parcelle 	
Qualité d'habitat	Végétation	<ul style="list-style-type: none"> - Flore - GSM (photo et localisation) - Quadrat
	Microhabitat	<ul style="list-style-type: none"> - 15 Senseurs de température et d'humidité
Oviposition	<ul style="list-style-type: none"> - GSM (pour photo des œufs trouvés) - Latte (mesure de la feuille où il y a ponte) - 15 Senseurs de température et d'humidité 	

BIBLIOGRAPHIE

- Andrén, H. (1997). *Habitat Fragmentation and Changes in Biodiversity*. *Ecological Bulletins*, 46, 171–181. DOI : <http://www.jstor.org/stable/20113214>
- Baguette, M. (2003). Long Distance Dispersal and Landscape Occupancy in a Metapopulation of the Cranberry Fritillary Butterfly. *Ecography*, 26(2), 153–160. DOI : <http://www.jstor.org/stable/3683430>
- Baguette, M., & Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior : functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22(8), 1117–1129. DOI : <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. John Wiley & Sons. http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Ecology-From-Individuals-to-Ecosystems-by-Michael-Begon--2006-.pdf
- Braem, S., Turlure, C., Nieberding, C. M., & Van Dyck, H. (2021b). Oviposition Site Selection and Learning in a Butterfly under Niche Expansion : an Experimental test. *Animal Behaviour*, 180, 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.011>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J. D., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). *Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity*. *Conservation Biology*, 16(4), DOI : 909–923. DOI : <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A. J., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J. F., Carpenter, K., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M. W., Galli, A., . . . Watson, R. (2010). *Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines*. *Science*, 328(5982), 1164–1168. DOI : <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. C., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). *Biodiversity loss and its impact on humanity*. *Nature*, 486(7401), 59–67. DOI : <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Čelik, T., Vreš, B. Microtopography determines the habitat quality of a threatened peatland butterfly at its southern range margin. *J Insect Conserv* 22, 707–720 (2018). <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0095-3>
- Chew, F. S., & Robbins, R. (1984b). *Egg-laying in butterflies*. ResearchGate. <https://www.researchgate.net/publication/284971641>
- Choutt, J. (2011). The butterfly and the wasp : *host-parasitoid relationship between Boloria eunomia and Cotesia eunomiae*. <http://hdl.handle.net/2078.1/69104>
- Dennis, R. L. H., Hodgson, J., Grenyer, R., Shreeve, T. G., & Roy, D. B. (2004). Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status ? *Ecological Entomology*, 29(1), 12–26. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2004.00572.x>
- Díaz et al. & IPBES. (2019, 4 mai). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. DOI : <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). *Defaunation in the Anthropocene*. *Science*, 345(6195), 401–406. DOI : <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dover, J. W., & Settele, J. (2008b). The Influences of Landscape Structure on Butterfly Distribution and Movement : A review. *Journal of Insect Conservation*, 13(1), 3–27. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9135-8>
- Fahrig, L. (2003). *Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. DOI : <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419> Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J. D., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). *Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity*. *Conservation Biology*, 16(4), DOI : 909–923. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>

- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). *Landscape Modification and Habitat Fragmentation: A Synthesis*. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. DOI : <http://www.jstor.org/stable/4139418>
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2006). *Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes*. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(2), 80-86. DOI : [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0080:BEFART\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0080:BEFART]2.0.CO;2)
- Fisher, R. N., Vandergast, A. G., Bohonak, A. J., Hathaway, S. A. & Boys, J. A (2008). *Are hotspots of evolutionary potential adequately protected in southern California ?* *Biological Conservation*, 141(6), 1648-1664. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.009>
- Frankard, P. (2004). *Bilan de 12 années de gestion conservatoire des tourbières hautes dans la réserve naturelle domaniale des Hautes-Fagnes (Est de la Belgique)*. *Géocarrefour*, 79(4), 269-276. DOI : <https://doi.org/10.4000/geocarrefour.795>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. R., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C., . . . Townshend, J. R. (2015). *Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems*. *Science Advances*, 1(2). DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hirzel, A. H., & Arlettaz, R. (2003). Modeling Habitat Suitability for Complex Species Distributions by Environmental-Distance Geometric Mean. *Environmental Management*, 32(5), 614-623. DOI : <https://doi.org/10.1007/s00267-003-0040-3>
- Hobbs, R. J., Higgs, E., & Harris, J. S. (2009). *Novel ecosystems : implications for conservation and restoration*. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(11), 599-605. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- Lemoine, N. P., Capdevielle, J. N., & Parker, J. D. (2015). Effects of in situ climate warming on monarch caterpillar (*Danaus plexippus*) development. *PeerJ*, 3, e1293. <https://doi.org/10.7717/peerj.1293>
- Lisan, B. (2016, août 2). Plantes bio-indicatrices de France. [developpement-durable.org](https://www.developpement-durable.org/documents-agronomiques/plantes_bio-indicatrices.pdf). https://www.developpement-durable.org/documents-agronomiques/plantes_bio-indicatrices.pdf
- Merckx, T., & Van Dyck, H. (2006). Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos*, 113(2), 226-232. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14501.x>
- Mitchell, T. S., Agnew, L., Meyer, R., Sikkink, K. L., Oberhauser, K. S., Borer, E. T., & Snell-Rood, E. C. (2020). Traffic influences nutritional quality of roadside plants for monarch caterpillars. *Science of The Total Environment*, 724, 138045. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138045>
- Nealis, V. G., Jones, R., & Wellington, W. G. (1984). Temperature and development in host-parasite relationships. *Oecologia*, 61(2), 224-229. <https://doi.org/10.1007/bf00396765>
- Msimbira, L. A., & Smith, D. L. (2020). The roles of plant growth promoting microbes in enhancing plant tolerance to acidity and alkalinity stresses. *Frontiers in sustainable food systems*, 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00106>
- Ohata, M., Furumoto, A., & Ohsaki, N. (2010). Hatchling morphology and adaptation to host plants during juvenile stages in the butterfly *Pieris napi*. *Ecological Research*, 26(1), 59-66. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0758-3>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669. DOI : <http://www.jstor.org/stable/30033846>
- Parmesan, C., & Yohe, G. W. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pincebourde, S., Sinoquet, H., Combes, D., & Casas, J. (2007). Regional climate modulates the canopy mosaic of favourable and risky microclimates for insects. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), 424-438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01231.x>

- Radchuk, V., Turlure, C., & Schtickzelle, N. (2013). Each life stage matters : the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 275-285. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02029.x>
- Saunders, D. A & Bennett, A. F., (2011, janvier). *Habitat fragmentation and landscape change*. Oxford University Press eBooks. DOI : <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199554232.003.0006>
- Sawchik, J., Dufrière, M., Lebrun, P., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2002). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly : modelling the effect of habitat fragmentation. *Acta Oecologica-international Journal of Ecology*, 23(5), 287-296. DOI : [https://doi.org/10.1016/s1146-609x\(02\)01157-8](https://doi.org/10.1016/s1146-609x(02)01157-8)
- Schtickzelle, N. (February 2003). *Metapopulation dynamics and viability of the bog fritillary butterfly Proclissiana eunomia*. (Ph. D. thesis)
- Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2004). *Metapopulation Viability Analysis of the Bog Fritillary Butterfly Using RAMAS/GIS*. *Oikos*, 104(2), 277–290. DOI : <http://www.jstor.org/stable/3547958>
- Schtickzelle, N., Choutt, J., Goffart, P., Fichet, V., & Baguette, M. (2005). Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly : Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*, 126(4), 569-581. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.030>
- Schtickzelle, N., & Quinn, T. C. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4), 297-314. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x>
- Schtickzelle, N., Turlure, C., & Baguette, M. (2007). *Grazing management impacts on the viability of the threatened bog fritillary butterfly Proclissiana eunomia*. *Biological Conservation*, 136(4), 651-660. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.012>
- Taylor, P. D., Jaeger, J. A. G., & Noss, R. F. (2006). *Landscape connectivity: a return to the basics*. ResearchGate. DOI : <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511754821>
- Templeton, A. R., Shaw, K. L., Routman, E. J., & Davis, S. (1990). *The Genetic Consequences of Habitat Fragmentation*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(1), 13. DOI : <https://doi.org/10.2307/2399621>
- Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, Preston CD, Greenwood JJ, Asher J, Fox R, Clarke RT, Lawton JH. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*. 2004 Mar 19;303(5665):1879-81. DOI : <https://doi.org/10.1126/science.1095046>
- Tilman, D. (1999). *THE ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF CHANGES IN BIODIVERSITY : A SEARCH FOR GENERAL PRINCIPLES*. esa. DOI : [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:TECOCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2)
- Turlure, C. (2009). Habitat from a butterfly's point of view : How specialist butterflies map onto suitable resources. UCLouvain. https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKEwjB84qFm8H_AhVahP0HHXSjAP4QFnoECA4QAQ&url=https%3A%2F%2Fdial.uclouvain.be%2Fpr%2Fboreal%2Fobject%2Fboreal%253A22479%2Fdatastream%2FPDF_01%2Fview&usg=AOvVaw1FeHJupVv_rMZFU19P6K15
- Turlure, C., Radchuk, V., Baguette, M., Van Dyck, H., & Schtickzelle, N. (2011). *On the significance of structural vegetation elements for caterpillar thermoregulation in two peat bog butterflies : Boloria eunomia and B. aquilonaris*. *Journal of Thermal Biology*, 36(3), 173-180. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.02.001>
- Turlure, C., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2010). *Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies*. *Landscape Ecology*, 25(1), 95-108. DOI : <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9403-3>
- Turlure, C., Schtickzelle, N., Dubois, Q., Baguette, M., Dennis, R. L. H., & Van Dyck, H. (2019). Suitability and Transferability of the Resource-Based Habitat Concept : A Test with an Assemblage of Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. DOI : <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00127>
- Van Dyck, H., & Regniers, S. (2010). Egg spreading in the ant-parasitic butterfly, *Maculinea alcon* : from individual behaviour to egg distribution pattern. *Animal Behaviour*, 80(4), 621-627. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.06.021>

Van Swaay, C., Nowicki, P., Settele, J., & Van Strien, A. J. (2008). *Butterfly monitoring in Europe : methods, applications, and perspectives*. Biodiversity and Conservation, 17(14), 3455-3469. DOI : <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9491-4>

Wiklund, C. (1981). Generalist vs. Specialist Oviposition Behaviour in *Papilio Machaon* (Lepidoptera) and Functional Aspects on the Hierarchy of Oviposition Preferences. *Oikos*, 36(2), 163. DOI : <https://doi.org/10.2307/3544441>