

**Effet de la qualité d’habitat sur
la population adulte de *Boloria eunomia*
Plateau des Tailles – Ardenne Belge**



Nardellotto Marine

Mémoire présenté en vue de l’obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur(s): Nicolas Schtickzelle (Earth & Life Institute)

Victor Brans (Earth & Life Institute)

Année académique 2022-2023

Remerciements

Tout d'abord, j'aimerais remercier le cadre enseignant de l'UCLouvain de l'école de biologie de la faculté des sciences et de la faculté des bioingénieurs qui, durant l'ensemble de mon cursus scolaire, m'ont inculqué les compétences requises à l'accomplissement de ce mémoire de fin d'étude.

J'aimerais également remercier mon promoteur, Monsieur Nicolas Schtickzelle, Professeur d'écologie et de conservation, membre de « Earth and Life Institute », pour son suivi et ses conseils avisés lors de l'analyse et la rédaction de mon document. Il a pris le temps de me suggérer des améliorations pour ma réflexion scientifique.

Je tiens aussi à remercier vivement mon co-promoteur, Monsieur Victor Brans, Doctorant de « Earth and Life Institute », pour son encadrement de qualité lors de l'expérimentation de terrain et pour le temps consacré à la révision de mes ébauches. A travers ses conseils pour cet exercice de fin d'étude, j'ai pu m'améliorer et prendre confiance en mes capacités de biologiste.

Enfin, je souhaite remercier mes parents qui m'ont offert l'opportunité de réaliser ces études, me permettant d'accomplir un rêve d'enfant. De tout cœur, je remercie aussi Nicolas et Léïlou, mes frère et sœur, mon beau-père et mes belles-mères ainsi que Rémy, mon compagnon, d'avoir été à mes côtés durant toute cette période. Merci à ceux qui sont venus partager ma passion sur le terrain, découvrant mon univers. Merci aussi à Chloé et Julien qui m'ont permis d'écrire une partie de ce mémoire à l'étranger dans un cadre intellectuel et chaleureux. Et enfin, merci à ceux qui ont eu la gentillesse de relire ce mémoire de fin d'étude. Toutes ensemble, ces personnes ont été un soutien moral extrêmement précieux et m'ont rassurée tout le long de mon parcours.

Résumé

La biodiversité actuelle est en crise face au changement global. Parmi les cinq causes principales, c'est la perte d'habitat, majoritairement due à l'homme, qui a le plus d'impact sur ce processus. En effet, cette dégradation des terres a des impacts directs ou indirects sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Cela entraîne le déclin des populations et la perte de biodiversité en diminuant la capacité de persistance des espèces, et altère l'ensemble des communautés. Pour pallier cela, l'organisation spatiale et structurelle de certaines populations se sont vues modifiées. En devenant des métapopulations, ces populations de populations maintiennent une connexion entre les différents habitats et permettent les échanges génétiques. Cependant, la menace de l'homme étant grandissante, certaines populations restent plus vulnérables que d'autres. C'est le cas de *Boloria eunomia*, une relique glacière du Plateau des Tailles. Les populations de ce papillon ont donc été le sujet d'étude idéal pour l'élaboration des plans de conservation du bureau d'étude « Earth & Life Institute » depuis 1992. Ces précédentes études ont apporté des méthodes et des connaissances non négligeables sur l'espèce, les processus et la mesure de la viabilité des métapopulations.

Dans certains systèmes, le facteur de qualité d'habitat a un poids plus important que la configuration même de l'habitat. La question est donc de savoir si le fait de tenir compte de l'habitat fonctionnel, plutôt que de prendre en considération les patchs d'habitats structurels, permettrait d'avoir une meilleure estimation des zones habitées et ainsi de mieux cibler la conservation, ou non. Dans l'espoir de participer à cet objectif, cette recherche de mémoire tentera de définir les différents facteurs nécessaires à l'élaboration d'un indice de qualité d'habitat pour le stade adulte de *B. eunomia* en utilisant une méthode CMR basée sur l'espace qu'occupent les individus de la population du site de Pisserotte. Afin de relever les données relatives aux potentiels facteurs, nous avons collecté, non seulement les données de CMR, mais aussi des données de quadrats de végétation, des données microclimatiques de température et d'humidité avec des senseurs, et des estimations de l'ouverture des patchs. D'autres caractéristiques de l'habitat ont été calculées à l'aide des indices d'Ellenberg EIVE, standardisés pour l'Europe, incluant la largeur de la niche écologique des plantes, pour traduire la température, la luminosité, l'humidité, l'acidité et la composition en nutriments du sol.

Ensuite, pour mettre en avant les influences éventuelles de ces facteurs supplémentaires, nous utilisons la technique de comparaison de l'AICc sur des combinaisons de différentes variables dans le but d'exprimer au mieux la répartition relative et l'émergence des adultes femelles et mâles. Semblable au principe du maximum de vraisemblance, elle évalue les paramètres d'un modèle préalablement construit. Grâce aux classements des AICs et des poids des variables, nous pouvons ainsi déterminer l'importance des variables dans les modèles. La représentation cartographique des variables d'intérêts, de la répartition relative et de l'émergence des imagos nous permet aussi de mettre en avant des corrélations de variables et certains schémas spatiaux. Nous comprenons alors, qu'en plus des caractéristiques de l'espèce ciblée et de son habitat typique déterminés par les précédentes études, il est important de prendre en considération l'ensemble des facteurs influençant la sensibilité endogène de l'écosystème des zones humides dont la condition impacte la persistance des métapopulations de *B. eunomia*. D'autres études sur les facteurs influençant la sensibilité exogène de l'écosystème seraient aussi intéressantes à développer. Il sera alors possible de créer un indice complet prenant en compte l'importance de chaque facteur via une pondération adaptée.

Abstract

Global change has led to the current biodiversity crisis. Among the five major causes, habitat loss, primarily caused by humans, has the most significant impact. Land degradation directly or indirectly affects the structure and functioning of ecosystems, resulting in population decline and biodiversity loss by diminishing the persistence capacity of species and altering entire communities. To address this, the spatial and structural organization of certain populations has been impaired. These populations, forming metapopulations, maintain connectivity between diverse habitats and facilitate genetic exchanges. However, with the escalating threat from humans, some populations remain more at risk than others. Such vulnerability is evident in *Boloria eunomia*, a glacial relic found on the Plateau des Tailles. Since 1992, populations of this butterfly have been an ideal subject for study in the conservation plans devised by the Earth & Life Institute. Previous research has contributed significant knowledge and methodologies regarding the species, its processes, and the viability of metapopulations.

Nevertheless, considering that in certain systems, the habitat quality factor carries more weight than habitat configuration, the question arises: would accounting for functional habitat, rather than focusing on structural habitat patches containing the host plant, provide a more accurate estimation of inhabited areas and thus enhance targeted conservation efforts? With the aim of contributing to this goal, this dissertation research endeavors to define various factors necessary for developing a habitat quality index for the adult stage of *B. eunomia*, using a CMR method based on the space occupied by individuals in the population at the Pisserotte site. In addition to CMR data, we gathered information from vegetation quadrats, microclimatic data on temperature and humidity using sensors, and estimates of humidity and openness conditions. Other habitat characteristics were calculated using the Ellenberg EIVE indices, standardized for Europe, including the width of the ecological niche of plants, reflecting temperature, luminosity, humidity, acidity, and nutrient composition of the soil.

Subsequently, to highlight the potential influence of these additional factors, the AICc comparison technique was employed on combinations of different variables to best express the relative distribution and emergence of adult females and males. By ranking AICs and assessing variable weights, we can determine the significance of variables in the models. Mapping variables of interest, relative distribution, and emergence of imagos also enables us to spotlight correlations between variables and certain spatial patterns. Consequently, we understand that, in addition to the characteristics of the target species and its typical habitat determined by previous studies, it is crucial to consider all factors influencing the endogenous sensitivity of the wetland ecosystem, whose condition impacts the persistence of *B. eunomia* metapopulations. Further studies on factors influencing the exogenous sensitivity of the ecosystem would also be interesting to develop. This would then facilitate the creation of a comprehensive index that considers the importance of each factor through appropriate weighting.

Table des matières

1	INTRODUCTION	1
1.1	CHANGEMENT GLOBAL ET CRISE DE LA BIODIVERSITE. DES ESPECES ET POPULATIONS EN DANGER !	1
1.1.1.	<i>La biodiversité actuelle en crise face au changement global.</i>	1
1.1.2.	<i>Pourquoi se concentrer sur les populations ? Qu'est-ce qu'une population ?</i>	1
1.2	LE DRIVER PRINCIPAL DE LA CRISE DE BIODIVERSITE : PERTE ET FRAGMENTATION D'HABITAT.	2
1.2.1.	<i>Perte d'habitat et fragmentation : définitions</i>	3
1.2.1.	<i>Perte d'habitat et fragmentation : conséquences</i>	4
1.3	LE DEFI DES ESPECES SOUMISES A UNE FRAGMENTATION SENSU LATO. IMPORTANCE DES MODIFICATIONS DE LA METAPOPOPULATION, DE LA DISPERSION, ET DE LA CONNECTIVITE.	6
1.4	LE CAS DE <i>BOLORIA EUNOMIA</i> , LES CONNAISSANCES MAJEURES ACCUMULEES.....	7
1.5	IL RESTE UN ELEMENT A APPROFONDIR : LA QUALITE D'HABITAT.	8
1.5.1.	<i>Définition de la qualité d'habitat</i>	8
1.5.2.	<i>L'impact de la qualité d'habitat sur la démographie des populations</i>	9
1.6	MON OBJECTIF : DEFINIR UN INDICE DE QUALITE EN CORRELANT LES MESURES DE L'HABITAT AVEC L'ABONDANCE LOCALE.....	10
2.	MATERIEL ET METHODES	13
2.1.	CONDITIONS.....	13
2.1.1.	<i>L'espèce étudiée Boloria eunomia</i>	13
2.1.2.	<i>Le lieu d'étude</i>	15
2.2.	VARIABLES ETUDIEES ET EXPERIMENTATION	16
2.2.1.	<i>Mise en place des patches de végétation homogène</i>	16
2.2.2.	<i>Mesure de la qualité d'habitat</i>	17
2.2.3.	<i>Mesure de l'abondance d'individus adultes</i>	18
2.3.	ANALYSES STATISTIQUES.....	19
2.3.1.	<i>Tri des données</i>	19
2.3.2.	<i>Choix des variables - création de modèles</i>	22
3.	RESULTATS	26
3.1.	CORRELATION DE VARIABLES	26
3.2.	FREQUENTATION DES PATCHS PAR DES INDIVIDUS ADULTES DE SEXES DIFFERENTS.....	28
3.3.	UTILISATION DES PATCHS PAR DES INDIVIDUS ADULTES DE SEXES DIFFERENTS	31
3.4.	APPARITION DIFFEREE DANS LE TEMPS ET L'ESPACE DES INDIVIDUS ADULTES DE SEXES DIFFERENTS	33
3.5.	VARIABLES D'INTERETS.....	38
4.	DISCUSSION.....	45
4.1.	INTERPRETATION DES RESULTATS DE L'ETUDE ET COMPARAISON AVEC LES CONNAISSANCES MAJEURES ACCUMULEES.....	45
a.	<i>Influences des variables sur la fréquentation et l'émergence des papillons adultes</i>	45
b.	<i>Apparition différée dans le temps et l'espace</i>	50
4.2.	PISTE DE DEVELOPPEMENT	51
a.	<i>Amélioration de la mise en place de l'étude et de la prise en compte des variables</i>	51
b.	<i>Perspectives d'études</i>	54
4.3.	IMPLICATIONS DE L'ETUDE DANS LA CONSERVATION.....	54
4.4.	CONCLUSIONS	58
ANNEXES.....	IV	
I.	ANNEXE1.....	IV
II.	ANNEXE2.....	XII
III.	ANNEXE3.....	XIV

Mots clés : Fragmentation, Qualité d'habitat, *Boloria eunomia*, Indice

Nombre de mots : 20 464

1 Introduction

1.1 Changement global et crise de la biodiversité. Des espèces et populations en danger !

1.1.1. La biodiversité actuelle en crise face au changement global.

Dans l'histoire, il y a eu cinq crises de biodiversité, toutes caractérisées par un rapide changement de l'environnement qui n'a pas laissé le temps aux espèces de s'adapter. Ces extinctions ont permis à de nouvelles espèces d'émerger laissant les précédentes espèces perdues à jamais (Muséum national d'Histoire naturelle, 2022 ; Primack *et al.*, 2008). Cependant, à la différence des précédentes, la crise actuelle est en majeure partie due à l'homme. Avec la croissance démesurée de l'espèce humaine énorme consommatrice, exploitant et gaspillant des ressources, on enregistre des taux d'extinction 1000 à 10 000 fois supérieurs au taux d'extinction naturel de 0,001% (Almond *et al.*, 2020 ; WWF, 2020).

C'est avec cette prise de conscience que les scientifiques se posent de plus en plus de questions sur les mécanismes possibles de conservation et de gestion de la biodiversité. De plus en plus d'études commencent à considérer la synergie entre les éléments participant au changement global et élaborent des prédictions pour l'avenir (Sala *et al.*, 2000). Les scénarios se basent entre autres sur les variations de dioxyde de carbone atmosphérique, du climat, de la végétation et de l'utilisation des terres ainsi que de la sensibilité de la biodiversité à ces derniers, tout en considérant les principales sources d'incertitudes comme les interactions entre les différentes causes. Cependant, même si les moteurs de changement sont forts et cohérents sur l'ensemble de la planète, ces études montrent que l'importance des moteurs de changement est différente en fonction des biomes et des différentes sources d'incertitudes (Sala *et al.*, 2000). En effet, les espèces réagissent différemment en fonction de leurs traits caractéristiques (rareté, niveau trophique, mode de dispersion, mode de reproduction, durée de vie, régime alimentaire, comportement de mouvement) et cela engendre des réponses variées chez des organismes phylogénétiquement proches. Par conséquent, les différentes études ne peuvent pas être généralisables d'une espèce à l'autre (Haddad *et al.*, 2015 ; Stevens *et al.*, 2010 ; Templeton *et al.*, 1990).

1.1.2. Pourquoi se concentrer sur les populations ? Qu'est-ce qu'une population ?

Sachant que la conservation d'une espèce est généralement exprimée en termes de taille de population (Turlure *et al.*, 2010), des études d'abondance et de viabilité de populations ont été mises en place. Il est donc nécessaire de comprendre ce qu'est une population, ce qu'elle englobe, les processus et dynamiques qui lui sont essentiels ainsi que ce qui lui est néfaste.

Pour commencer, la population est un « ensemble d'individus appartenant à la même espèce vivant généralement dans des conditions de milieu homogène, donc dans une même communauté biologique, à un moment donné » (Touffet, 1982). Il existe des échanges entre populations d'un point de vue génétique et/ou démographique appelé « dispersion ». La dispersion peut se définir comme « tout mouvement d'individus depuis sa population natale vers une autre population » (Forman & Godron, 1986, p. 589). Celle-ci se déroule en trois phases : l'émigration, le déplacement dans la matrice et l'immigration (Bowler & Benton, 2005, p. 207). Attention cependant aux coûts qu'implique la dispersion en termes d'énergie, de temps, de risques et d'opportunités. Ils peuvent se manifester directement lors des étapes de dispersion, mais aussi dans les étapes de la vie avant la dispersion, avec par exemple des investissements dans des morphologies particulières. L'étude de ces coûts permet de définir la performance des individus lors de la dispersion et des compromis établis pour leur histoire de vie (Bonte *et al.*, 2012). Ce processus résulte d'une analyse, des individus d'une population, du pour et du contre en fonction des bénéfices et des coûts. S'ils dispersent, c'est que les bénéfices du mouvement en termes de fitness sont supérieurs aux coûts (Bowler & Benton, 2005). La dispersion diffère donc selon le contexte, les conditions, les espèces, et même selon les individus, pouvant se produire une à plusieurs fois sur leur existence. Ce processus dépend également du paysage et de sa connectivité (Bowler & Benton, 2005 ; Schtickzelle, 2003). La connectivité du paysage est définie par Taylor *et al.* (1993) comme « la mesure dans laquelle le paysage facilite ou entrave les déplacements entre les parcelles de ressources ». Cela aborde donc les déplacements et la répartition des organismes dans le paysage (Schtickzelle & Baguette, 2003, p.533 ; Wiens, Stenseth & Ims 1993 ; Wiens 1997, 2001). En effet, la dispersion va aussi différer en fonction de la taille des habitats. En général, les petits patches d'habitats ont un plus grand taux d'émigration étant donné de la promiscuité plus fréquente avec les frontières (Schtickzelle & Baguette, 2003). Etant donné les mouvements d'individus, la dispersion tient un rôle important dans l'analyse de la démographie des populations.

1.2 Le driver principal de la crise de biodiversité : perte et fragmentation d'habitat.

Actuellement, cinq menaces majeures pour la biodiversité sont reconnues en tant que cause de la crise contemporaine : la surexploitation, la perte d'habitat, le changement climatique, la pollution, l'introduction d'espèces exotiques/envahissantes et l'interaction de ces différentes causes. Ces dernières impactent directement la biodiversité ou indirectement en impactant d'abord l'environnement de cette dernière. Parmi elles, la perte d'habitat est considérée comme la cause la plus importante, n'épargnant aucuns écosystèmes, due à l'activité humaine et provoquant la conversion et la destruction des terres. L'isolement et la perte d'habitat font partie des causes majeures du déclin actuel mondial de la biodiversité (Ehrlich et Wilson, 1991 ; Heywood, 1995 ; Hinsley *et al.*, 2008).

1.2.1. Perte d'habitat et fragmentation : définitions

Les activités humaines entraînent la destruction de l'habitat qui a directement des impacts sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Cela comprend entre autres : la perte de superficie, l'augmentation de l'isolement par la fragmentation des terres, les effets de bords, *etc.* (Haddad *et al.*, 2015). Par définition, la perte d'habitat est incluse dans le processus appelé « fragmentation *sensus lato* » (Fahrig, 2003, p. 487 ; Schtickzelle, 2003). D'ailleurs, Fahrig, L. définit la fragmentation de l'habitat *sensus lato* tel que « un processus à l'échelle du paysage impliquant à la fois la perte d'habitat et la fragmentation de l'habitat » (Fahrig, 2003, p. 487). En d'autres mots, elle entraîne des conséquences en termes de réduction de taille des patchs et d'augmentation de leur isolement. Comme illustré sur la figure 1, il y a donc une réduction de la quantité d'habitat et une augmentation du nombre de patchs d'habitats isolés (Vandewoestijne, Schtickzelle, & Bagueette, 2008).

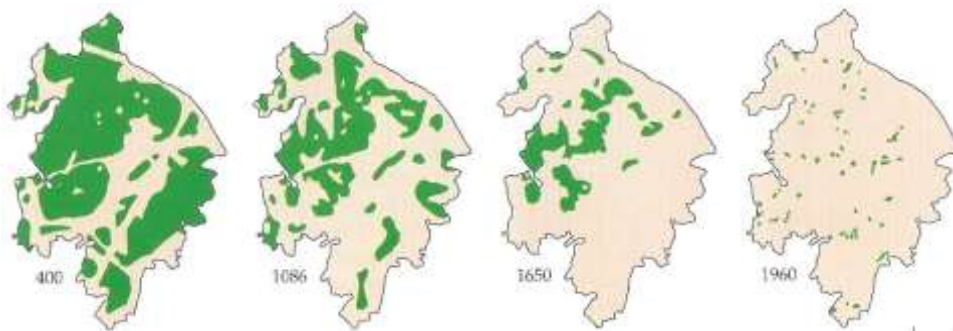


Figure 1 : Fragmentation *sensus lato* comprenant la perte d'habitat (Primack, 2008)

Cependant, il est important d'y différencier la fragmentation *sensu stricto* qui inclut des éléments différents. Cette dernière décrit l'isolement des patchs d'habitats à quantité d'habitats constants (Schtickzelle, 2003). La figure 2 illustre cette différence de définition (Schtickzelle, 2003, p. 12). Tout au long de cette étude, le mot « fragmentation » se référera à la fragmentation *sensus lato* incluant la perte d'habitat.

Les milieux humides en Ardenne Belge sont un bon exemple pour illustrer cette transformation de l'habitat. On peut en effet remarquer sur la figure 3 que lors de la période de conversion des incultes, de 1775 à 1975, les terres qui ne servaient pas directement à l'homme ont été transformée en cultures. C'est dans cette période que les tourbières, les prairies humides, et les landes ont drastiquement diminué, fragmentant et isolant les derniers patchs de ces habitats (Schtickzelle, 2003). Ces transformations rapides ne laissent pas l'occasion aux organismes de s'adapter (Templeton *et al.*, 1990).

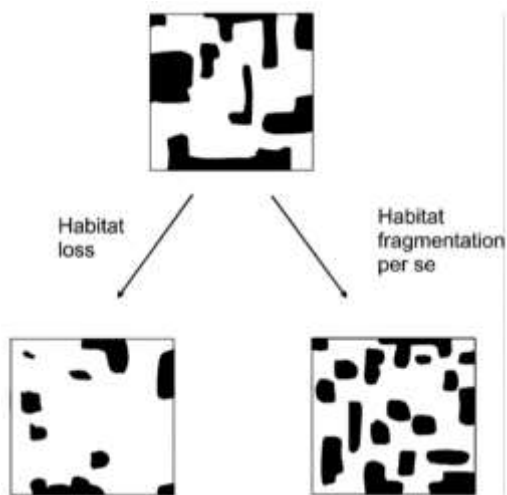


Figure 2 : Fragmentation et perte d'habitat (Fahrig, 2003).

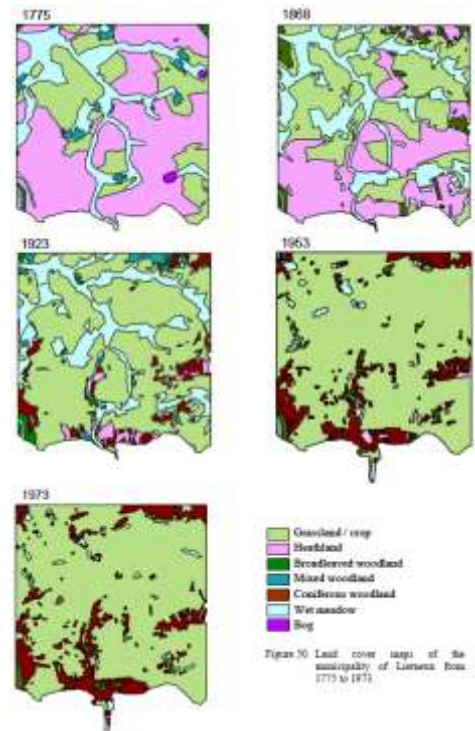


Figure 3 : Transformation des milieux humides en Ardenne Belge (Schtickzelle, 2003, p. 116).

1.2.1. Perte d'habitat et fragmentation : conséquences

D'après des études empiriques, la perte d'habitat (fragmentation *sensu lato*) entraîne des conséquences négatives impactantes pour la biodiversité contrairement à la fragmentation *sensu stricto* qui pourrait même montrer des aspects positifs. Ces effets sont complexes à étudier (Schtickzelle, 2003). Par exemple, le bénéfice écosystémique de plusieurs petits patches d'habitats serait supérieur au service rendu d'un fragment individuel (Haddad *et al.*, 2015).

D'autres observations de ces thématiques ont soutenu que la réduction des mouvements et de l'abondance des organismes, dus entre autres à la fragmentation, entraîne le déclin des populations et la perte de biodiversité (Haddad *et al.*, 2015 ; Templeton *et al.*, 1990). Par exemple, en 1992 en Wallonie, pour les papillons Lépidoptères, il était question de 16 espèces éteintes et 64 autres menacées sur 116 (Goffart & Baguette, 1992). Ou encore, l'étude de Schtickzelle et Baguette en 2003 à propos du comportement de réponse aux limites d'un patch d'habitat du Nacré de la bistorte *Boloria eunomia* (Anciennement : *Proclossiana eunomia*), qui a aussi montré qu'avec la fragmentation de l'habitat le comportement du papillon aux limites des patches d'habitats a changé. Enfin, ils ont aussi déduit que lorsque le paysage est fragmenté et que la perméabilité des limites des patches est faible, les papillons quittent davantage les plus petites parcelles que des grandes, tandis que dans les paysages continus où la perméabilité aux limites est élevée, cette relation n'est plus valable (Schtickzelle & Baguette, 2003).

D'autres conséquences de la fragmentation se font ressentir au niveau du taux de succession des prairies qui sont affectées par l'augmentation de lumière et l'altération des banques de graines. En effet, cette scission de l'habitat modifie les flux biotiques mais aussi les flux abiotiques, tels que le rayonnement, le vent, l'eau, les nutriments, les échanges dans les cycles du carbone et de l'azote, etc. La fragmentation dégrade donc de manière générale les écosystèmes. En plus de diminuer la persistance, la richesse et le mouvement des espèces, elle diminue la rétention en nutriment et la dynamique trophique (Haddad *et al.*, 2015 ; Saunders *et al.*, 1991).

De plus, pour survivre chaque espèce nécessite d'avoir un domaine vital de taille minimum avec l'entièreté des ressources qui lui sont nécessaires. Avec la fragmentation et la perte d'habitat, la taille du domaine vital diminue et pourra mettre en danger l'espèce si sa dispersion est limitée et que la taille de son habitat passe sous ce seuil minimum (WallisDeVries, 2004). La dégradation des habitats entraîne donc des effets négatifs à plusieurs niveaux d'indicateurs de la biodiversité. D'abord au niveau des individus, jouant directement sur le taux de survie, de reproduction et de dispersion. Puis au niveau des populations, jouant sur leur taille, leur croissance et distribution et sur leur diversité génétique (Heinrichs *et al.*, 2016 ; Legrand *et al.*, 2021 ; Wilson *et al.*, 2010). En effet, avec la diminution des éléments de dispersion, l'homozygotie augmente et donc, il y a peu d'amélioration du pool génétique et une faible diversité génétique. Etant donné que la dérive génétique devient de plus en plus élevée, il y a une augmentation de la fixation des allèles au fur et à mesure des générations. Cela affectera le fitness et par la suite la valeur adaptative, donc à terme la démographie des populations (Vandewoestijne *et al.*, 2008). Et enfin, cela entraîne des effets négatifs sur les espèces, jouant sur la richesse spécifique, l'interaction entre espèces et sur les chaînes trophiques (Heinrichs *et al.*, 2016 ; Legrand *et al.*, 2021 ; Wilson *et al.*, 2010).

Contrairement à ces effets presque immédiats, d'autres effets se font ressentir à retardement mais proportionnellement à la réduction de tailles des patchs d'habitats. Ceux-ci portent alors le nom de « dette d'extinction », de « décalage d'immigration », et de « dette de la fonction écosystémique » (Haddad *et al.*, 2015). La dette d'extinction exprime le fait que certaines espèces peuvent, dans un premier temps, supporter le changement d'habitat, mais s'éteindre plus tard sans autre modification de l'habitat. (Kuussaari *et al.*, 2009). Le décalage d'immigration exprime le fait que certaines espèces font une colonisation retardée (Brunet *et al.*, 2021) et représente donc la différence de richesse d'espèces dans les habitats fragmentés. Enfin, la dette de la fonction écosystémique exprime les retards des fonctions écosystémique, en général, en raison de la fragmentation (Haddad *et al.*, 2015).

On comprend alors que la perte d'habitat et l'isolation des patches d'habitats représentent un danger pour la biodiversité selon plusieurs aspects et jouent un rôle central dans la persistance des espèces (Haddad *et al.*, 2015). La capacité des fragments restant à maintenir la biodiversité et les services écosystémiques dépendent de la quantité et de la qualité de l'habitat laissé en fragments, en plus de leur degré de connectivité et de la manière dont ils sont affectés par les perturbations induites par l'homme (Haddad *et al.*, 2015).

1.3 Le défi des espèces soumises à une fragmentation sensu lato. Importance des modifications de la métapopulation, de la dispersion, et de la connectivité.

Avec la fragmentation et la perte d'habitat, une quantité innombrable d'espèces qui avaient une structure de population sont forcées d'adopter une structure de métapopulation. Levins (1970) définit le terme « métapopulation » comme « terme désignant un ensemble de populations locales délimitées dans l'espace et couplées par un certain degré de migration » (Hanski *et al.*, 2004, p.3) et est redéfini par Hanski *et al.* (2004) comme « des entités discrètes (ou relativement discrètes) dans l'espace et ces populations locales interagissent par le biais de la migration et du flux génétique » (Hanski *et al.*, 2004, p.3). Dans cette population de populations (Schtickzelle & Quinn, 2007), il y a des variations dans la génétique des individus et des populations, en plus des changements dans leur dynamique d'évolution. Il est donc important de ne pas négliger la biologie spatiale dans ce genre d'étude. Par exemple, l'étude de Schtickzelle, Mennechez, et Baguette (2006), à propos de la dépression de la dispersion due à la fragmentation de l'habitat chez le Nacré de la bistorte, montre que les réponses comportementales évolutives de dispersion ont été influencées par des forces de pressions de sélection allant dans des sens opposés et donnent une réponse moins intuitive. En effet, dans un paysage plus fragmenté, les papillons dispersent moins et ont une mortalité plus faible. Cela est dû à l'évitement de franchir les limites des parcelles et à leur déplacement plus linéaire dans la matrice (Schtickzelle, Mennechez & Baguette, 2006).

Dans l'optique de considérer la biologie spatiale, la théorie de la biogéographie des îles sert à faire l'analogie entre les « îles » dispersées à travers une « mer » et les « patches d'habitats naturels » dispersés à travers une « matrice d'habitat transformée par l'homme » pour tenter d'expliquer les extinctions. (Haddad *et al.*, 2015). Cependant, à la différence de la théorie dynamique de la biogéographie des îles de MacArthur et Wilson en 1967, la théorie de métapopulation permet d'étudier différentes espèces dans un même paysage en différenciant leurs réseaux de patches (Hanski *et al.*, 2004). Pour reconnaître l'existence de la dynamique de métapopulation, le processus doit répondre à différentes conditions comme : (1) les patches d'habitats propices à la population sont spatialement

séparés par des habitats inadéquats ce qui donne une distribution discrète (ou presque) d'habitats favorables ; (2) les populations des différents patchs montrent une certaine asynchronie dans leur dynamique ; (3) les populations des différents patchs sont liées par la dispersion (Schtickzelle & Quinn, 2007).

La dynamique des métapopulations offre l'opportunité aux populations locales menacées d'extinction de persister, grâce aux disperseurs et à la fluctuation asynchrone qui évitent l'extinction générale. En effet, les espèces subissent alors des extinctions locales, mais persistent au niveau régional grâce aux recolonisations par les disperseurs (Holyoak & Lawler, 1996). La démographie des populations est donc directement influencée par l'intensité de la dispersion dans la métapopulation (immigration et émigration), par les processus locaux comme la natalité et la mortalité et par la synergie de ces processus locaux et régionaux pertinents (Schtickzelle & Baguette, 2003 ; Hanski, 1991, 1999 ; Thomas & Kunin, 1999). D'ailleurs, un des deux paradigmes principaux concernant la conservation aborde la structure de la métapopulation (WallisDeVries, 2004).

Dans le but d'élaborer au mieux des directives de conservations, il alors est possible de mesurer l'abondance et la viabilité de ces métapopulations (Radchuk, 2012 ; Schtickzelle, 2003). Il existe différentes méthodes et approches, dont la méthode « CMR » (Capture-Marquage-Recapture) et les modèles de PVA « Population Viability Analysis ».

1.4 Le cas de *Boloria eunomia*, les connaissances majeures accumulées.

Etant donné que *Boloria eunomia* est considéré comme vulnérable et protégé par la loi en Wallonie (MNHN & OFB, 2003-2023 ; WALLONIE.BE, 2019 ; Baguette et Goffart 1991 ; Goffart *et al.*, 1992 ; Schtickzelle, 2003), en plus des connaissances que nous avons acquises sur ce papillon et sur son état (par exemple : Schtickzelle, 2003 ; Schtickzelle & Baguette, 2003 ; Turlure *et al.*, 2010), il s'agit d'une espèce idéale pour une étude de conservation (Schtickzelle & Quinn, 2007 ; Radchuk *et al.*, 2012 ; LKescimon 1992).

Boloria eunomia, relique glacière (Udvardy, 1969) communément appelé « Nacré de la bistorte », est spécialiste de la bistorte *Bistorta officinalis* (Anciennement : *Polygonum bistorta* L.), sa plante hôte. Il s'en nourrit exclusivement durant sa phase larvaire et adulte (Schtickzelle, 2003). En Europe occidentale, ce papillon est un spécialiste des prairies humides non fertilisées ou dans les tourbières, contrairement à sa plante hôte qui a une grande distribution (Neve *et al.*, 1996a ; Schtickzelle, 2003 ; Turlure *et al.*, 2010). Malheureusement, ce papillon voit son habitat fragmenté par les pratiques culturelles modernes donnant lieu à des pâturages améliorés ou des plantations d'épicéas *Picea abies*

(*L.*) (Schtickzelle & Baguette, 2003). C'est d'ailleurs le cas pour la métapopulation dans le Plateau des Tailles au sud de la Belgique (Schtickzelle & Baguette, 2003).

En ce qui concerne les conditions idéales de l'espèce, il leur faut une couverture suffisante de bistorte leur servant de nourriture et de zones de reproduction, en plus de touffes de *Deschampsia cespitosa* servant de cachettes aux chenilles, et leur permettant d'assurer leur thermorégulation. Ils patrouillent davantage lors des jours avec une faible vitesse de vent, peu de nuages et une température aux alentours de 15 °C (Turlure *et al.*, 2009, 2010). On comprend alors que *B. eunomia* est un papillon aux exigences d'habitats particulières. Déjà, on sait, grâce à l'étude de 2010 de Turlure *et al.* que la taille de la population adulte va dépendre de la qualité d'habitat et de la disponibilité des ressources lors de l'état larvaire. Il faut aussi que la plante hôte soit reprise dans la zone considérée comme « habitat ». Pour les adultes, il est intéressant de prendre en compte la structure de la lisière ligneuse, la densité des touradons, et l'abondance des fleurs de bistorte leur servant de nourriture (Turlure *et al.*, 2009). L'occupation de la zone par les papillons adultes dépend de l'abondance et de la répartition des ressources alimentaires. Par ailleurs, si ces dernières sont peu présentes, les individus auront tendance à augmenter leur surface alaire (Turlure *et al.*, 2009). D'autre part, la taille potentielle de la population est généralement proportionnelle à la surface de l'habitat, due à la capacité de charge qui y est liée (Turlure *et al.*, 2010).

1.5 Il reste un élément à approfondir : la qualité d'habitat.

1.5.1. Définition de la qualité d'habitat

Comme vu précédemment, la qualité et la configuration de l'habitat a un impact sur la démographie des populations (Radchuk, WallisDeVries, & Schtickzelle, 2012). Cependant pour déterminer la qualité de l'habitat et ainsi cibler les plans de conservation, l'habitat en lui-même doit être précisé. La définition de la qualité d'habitat n'est pas aisée, car il y a déjà des divergences sur la définition de l'habitat en lui-même étant donné qu'il est multidimensionnel, rassemblant les conditions et interactions des organismes et environnement en son sein (Turlure *et al.*, 2009). Pour une utilisation plus précise de l'habitat et de ces caractéristiques, il est intéressant de détailler et de différencier les concepts de l'habitat « structurel » et « fonctionnel ».

L'habitat structurel s'étend généralement à la composition et à l'arrangement de la matière physique abiotique et biotique dans l'espace et dans le temps. En d'autres mots, l'habitat structurel offre les ressources et accueille les interactions biotiques (Byrne, 2007). Cela inclut entre autres : la surface et la structure de la parcelle, mais aussi la connectivité entre les sites (WallisDeVries, 2004). En effet, pour parler du réseau de ces habitats, le terme « connectivité structurelle » est parfois utilisé. Celui-ci

représente la quantité physique et la distribution spatiale d'habitat approprié (Auffret *et al.*, 2017 ; Haddad *et al.*, 2015 ; Kimberley 2021 ; McGuire *et al.*, 2016). Pour résumer, on distingue alors l'habitat du « non-habitat » appelé matrice (Vanreusel & Van Dyck, 2007).

Cependant, pour inclure au mieux l'habitat dans les analyses de viabilité de population, entre autres pour les mesures de conservation, il ne faut pas se limiter à l'un ou l'autre facteur comme la plante hôte, mais sur l'ensemble des conditions et ressources nécessaires au cycle de vie des individus dans une dimension spatiale appropriée (Turlure *et al.*, 2010, J Insect Cons ; Vanreusel & Van Dyck, 2007). Cela équivaut à faire référence à la niche écologique de l'espèce (Dennis *et al.*, 2003 ; Turlure *et al.*, 2009). C'est d'autant plus important lorsque la répartition des ressources est complexe et implique différents types de végétation (Vanreusel & Van Dyck, 2007). C'est ce que veut cerner l'habitat fonctionnel et la connectivité fonctionnelle qui sont basés sur les ressources et sur la capacité des espèces et de certaines ressources à disperser efficacement entre les parcelles d'habitats (Kimberley 2021 ; Vanreusel & Van Dyck 2007 ; Singer 1972 ; Turlure *et al.* 2009 ; Turlure *et al.* 2010). Par exemple, pour le papillon *Callophrys rubi* les zones d'intérêt pour l'étude ont été délimitées en fonction de tous les différents types de végétation et des ressources nécessaires à l'espèce, à la place de prendre en compte uniquement les patches avec la présence de la plante hôte (Vanreusel & Van Dyck, 2007).

La qualité d'habitat peut alors être définie par la qualité, l'abondance et la disponibilité des différents éléments inclus dans l'habitat fonctionnel (Turlure *et al.*, 2019).

1.5.2. L'impact de la qualité d'habitat sur la démographie des populations

Singer a établi le rôle clé de la disponibilité en nourriture dans la dynamique de population en 1972. Depuis, pour évaluer la taille des populations, l'habitat comprenant l'ensemble des ressources, en tant qu'habitat fonctionnel, est comparé à l'habitat structurel, ne reprenant que les zones incluant la plante hôte (Turlure *et al.*, 2010, J Insect Cons). D'ailleurs, dans le cas de son étude de 2004, WallisDeVries dit que la surface de la parcelle, la présence d'un hôte spécifique, la surface totale et la connectivité entre les sites expliquent d'autant mieux l'occupation des parcelles (Radchuk, WallisDeVries, & Schtickzelle, 2012). Ces multiples facteurs influencent la nature de l'habitat qui est continu plutôt que binaire. Elle dit aussi qu'on ne peut pas classer les parcelles comme adaptées ou inadaptées. C'est pour les mêmes raisons que la gestion des parcelles est délicate. Il cite d'ailleurs Thomas *et al.* (2001) et Fleishman *et al.* (2002) qui pensent que la variation de la qualité d'habitat joue un grand rôle dans la dynamique des populations et doit donc être incorporée dans les modèles de métapopulations (WallisDeVries, 2004). Les récentes études se sont alors confrontées à cette nouvelle possibilité incluant la qualité d'habitat dans les facteurs expliquant les variations. Par exemple, Turlure *et al.*

(2010, Land Ecol) a mis en évidence différents types de mouvements qui seraient directement impactés par la qualité de l'habitat et de la disponibilité en ressources. Turlure *et al.* (2011) a aussi étudié l'importance fonctionnelle de différents éléments structuraux de la végétation et du microclimat sur des chenilles de deux espèces différentes de papillons, et a mis en évidence l'importance des conditions thermiques pour leur développement. Par ailleurs, l'étude de Kuussaari *et al.* sur le papillon *Melitaea cinxia* L. (1996) a montré que la perméabilité des limites des patchs change en fonction de la qualité de la matrice et influence les décisions de déplacements de certains organismes (Schtickzelle & Baguette, 2003).

C'est pourquoi la conservation ou la restauration cherchent à augmenter la connectivité, la superficie et la qualité de l'habitat ou encore de réussir à combiner ces différents facteurs. Cependant, premièrement, l'application peut crucialement différer selon la configuration du réseau et de l'organisme ciblé (Radchuk, WallisDeVries & Schtickzelle, 2012). Deuxièmement, pour encore beaucoup d'espèces menacées, même si l'étude de la qualité d'habitat est nécessaire pour la mise en place d'un plan de gestion et est donc primordiale pour leur survie, cela reste une tâche difficile. Enfin, même si ces études de qualité d'habitat sont menées à bien, il faut encore déterminer les mesures de gestion appropriées pour améliorer les conditions (WallisDeVries, 2004).

Pour résumer, la biodiversité est influencée par des éléments structurels et fonctionnels des écosystèmes. En effet, les espèces sont liées à la structure de l'habitat qui dépend à son tour des processus naturels en son sein (Sandström *et al.*, 2006). De plus, les connectivités structurelles et fonctionnelles dépendent les unes des autres (Auffret *et al.*, 2017 ; Haddad *et al.*, 2015 ; Kimberley 2021 ; McGuire *et al.*, 2016). Au final, la qualité de l'habitat peut influencer la démographie et la répartition des espèces. Par conséquent, dans le cadre de cette étude, une réflexion se fera donc sur la disponibilité des ressources de l'habitat fonctionnel du papillon adulte *B. eunomia*, en plus de l'habitat structurel. Cette réflexion comprendra donc le microclimat sur base d'indices et de mesures, la composition et la structure de la végétation, la concentration des éléments du sol ou encore leurs effets additionnés.

1.6 Mon objectif : définir un indice de qualité en corrélant les mesures de l'habitat avec l'abondance locale.

L'étude de *B. eunomia* est d'application depuis 1992 et a déjà permis de nombreuses avancées dans leur conservation (Schtickzelle, 2003). La grande majorité de ces différentes études ont été menées sur des patchs d'habitats structurels comportant les plantes hôtes *Bistorta officinalis* servant de nourriture et de support pour les œufs en plus des touffes de touradons qui servent de refuge aux chenilles.

Cependant, certaines zones qui remplissent les conditions nécessaires au cycle de vie du papillon ne sont pas forcément habitées. En effet, selon de précédentes études, on remarque que se baser uniquement sur la plante hôte surestime la taille de l'habitat et donc par conséquent la taille de la population (Turlure *et al.*, 2010). De plus, dans certains systèmes, le facteur de qualité d'habitat a une influence plus importante que la configuration de ce dernier (Dennis & Eales, 1999 ; Fleishman *et al.*, 2002 ; Turlure *et al.*, 2009). La question est donc de savoir si le fait de tenir compte de l'habitat fonctionnel permettrait d'avoir une meilleure estimation des zones habitées et ainsi de mieux cibler la conservation. L'idée serait alors de créer un indice de qualité d'habitat reprenant toutes les différentes ressources et conditions nécessaires au papillon.

Dans l'espoir de participer à cet objectif, cette recherche de mémoire tentera de définir les différents facteurs nécessaires à l'élaboration de l'indice de qualité d'habitat pour le stade adulte de *B. eunomia*. Pour ce faire, l'étude ciblera la plus grande population du Plateau des Tailles sur le site de la « Fange de Pisserotte » pour avoir un assez grand nombre de données. Et tout comme notamment l'étude de Vanreusel et Van Dyck (2007), une méthode CMR basée sur l'espace qu'occupent les individus de cette population permettra une telle récolte de données.

À la suite des études déjà réalisées (Turlure *et al.*, 2009 ; 2010) et des premières observations de découvertes de terrain, nous nous attendons à avoir du papillon là où il y a évidemment de la bistorte et des touradons en zone de tourbière et prairie humide. Cependant, nous nous attendons à certaines variations de densité d'individus sur les zones en fonction de la qualité et de la disponibilité des ressources, mais aussi en fonction d'autres facteurs tels que l'humidité, la température de l'air, l'humidité du sol, la distance par rapport aux cours d'eau et la diversité ou enfin la composition de la végétation.

A la suite de cette réflexion, des hypothèses sont émises :

- H0 : Aucun facteur, autre que la présence des bistortes et des touradons en zone humide, n'est nécessaire pour définir la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
- H1: Ajouter d'autres facteurs à la présence des bistortes et des touradons en zone humide permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
 - H1.a. : Considérer l'impact qu'a la température de l'air (microclimat) en plus de l'habitat structurel permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
 - H1.b. : Considérer l'impact qu'a l'humidité de l'air (microclimat) en plus de l'habitat structurel permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
 - H1.c. : Considérer l'impact qu'a l'humidité du sol (microclimat) en plus de l'habitat structurel permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
 - H1.d. : Considérer l'impact qu'a la composition et la structure de la végétation en plus de l'habitat structurel permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*.
 - H1.e. : Considérer l'impact des caractéristiques qu'induisent les indices de végétation sur les concentrations des éléments, le pH et la composition du sol permettra d'élaborer de meilleures prédictions sur la présence de l'imago du papillon *Boloria eunomia*

NB : Ces hypothèses ne sont pas restrictives. C'est-à-dire que l'effet d'un facteur pourrait être d'application sans pour autant exclure les autres facteurs. Les impacts pourraient donc être conjoints ou en synergie.

Il serait aussi intéressant de comparer les différences d'occupation de l'espace et d'utilisation des ressources des femelles et des mâles.

2. Matériel et méthodes

Pour ce mémoire, nous allons observer les individus de la population de *Boloria eunomia* du site « Pisserotte ». L'objectif est d'étudier le site, non pas de façon binaire en zones habitables distinctes, mais en réseau continu en considérant différents niveaux de qualité d'habitat. Pour ce faire, il est nécessaire de déterminer les variables qui influencent cette qualité d'habitat. En plus de ce que l'on connaît déjà sur les larves, on pourrait alors comprendre quels sont les éléments essentiels pour le stade adulte de *B. eunomia*. A terme, nous pourrions potentiellement construire un indice, ou autres outils, exprimant la qualité d'habitat pour l'entièreté des stades du cycle et servant à cibler la conservation et la restauration.

2.1. Conditions

2.1.1. L'espèce étudiée *Boloria eunomia*

Comme dit précédemment, *Boloria eunomia*, relique glaciaire, spécialiste des prairies humides et principalement de la bistorte *Bistorta officinalis* (Anciennement : *Polygonum bistorta* L) a des exigences particulières quant à ces conditions environnementales (Udvardy, 1969 ; Schtickzelle, 2003, Turlure *et al.*, 2009, 2010).

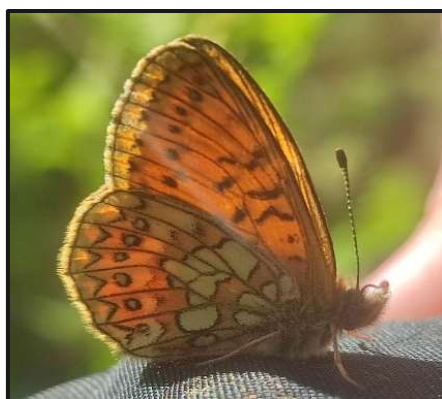


Figure 4 : Photographie de *B.eunomia*. Marine Nardellotto

En ce qui concerne leur apparence physique, on remarque un léger dimorphisme sexuel étant donné que les mâles sont en moyenne plus petits et plus brillants. Cependant, tous montrent des ailes orange de 20 à 23 mm avec des dessins noirs vifs en forme de V sur le bas des ailes. Le dessous des ailes caractérise l'espèce par une ligne d'ocelles à centre blanc sur le même fond orange mais plus clair, comme l'on peut voir sur la figure 4 (Schtickzelle, 2003 ; Higgins et Riley 1970, Higgins et Hargreaves 1983, Bink 1992). Il existe aussi des différences de comportements dans la mobilité et la reproduction selon le sexe. Les femelles sont plus susceptibles d'émigrer et de se disperser loin que les mâles. Cependant, les mâles bougent beaucoup sur les patches, mouvement appelé « vol de patrouille », dans le but de trouver des partenaires sexuelles. En effet, ces différences sont entre autre dues à leur stratégie

de reproduction. Les femelles ne s'accoupleraient qu'une fois à la différence des mâles qui essaieraient de s'accoupler avec chaque femelle qu'ils rencontrent. Les femelles rapidement fécondées pourront alors choisir les meilleures zones de pontes. Selon la densité de femelles disponibles et des autres mâles compétiteurs, les mâles doivent investir plus ou moins de temps et d'énergie dans les mouvements entre les patchs de populations (Schtickzelle, 2003 ; Baguette et Nève 1994, Baguette et al 1996, 1998).

Ce papillon polygame trouve ses partenaires de reproduction en patrouillant dans son habitat entre fin mai et début juillet (Baguette & Nève 1994 ; Baguette, Convié & Nève 1996 ; Schtickzelle, Le Boulengé & Baguette 2002 ; Schtickzelle, & Baguette, 2003). Cependant, on remarque une différence d'occupation temporelle en fonction du sexe étant donné que les mâles apparaissent généralement avant les femelles. La période de patrouille des individus peut avoir tendance à être décalée avec la variation de conditions climatiques étant donné que son développement dépend de la température de l'air (Schtickzelle, 2003). De plus, étant donné qu'il y a une forte compétition entre mâles pour les femelles cela influence leur mobilité : les mâles restent dans une population à haute densité de femelles, et les femelles essayent d'échapper au harcèlement qu'elles subissent dans une population à haute densité de mâles (Baguette et Nève 1994 ; Schtickzelle, 2003).

Les femelles adultes pondent leurs œufs par groupe sur les bistortes mais utilisent aussi d'autres plantes telles que *Deschampsia cespitosa*, *Lotus pedunculatus*, *Veronica chamaedrys*, *Heracleum sphondylium* et *Festuca rubra* (Schtickzelle, 2003). En ce qui concerne leur cycle de vie, les individus restent au stade d'œufs entre 12 et 18 jours. Le stade suivant de chenille dure entre 320 et 340 jours. Ces dernières vivent en groupe et réalisent une diapause de l'automne au début du printemps. Après la diapause, la chenille se remet à se nourrir, elle mue et est très sujette au parasitisme d'une espèce de guêpe du genre *Cotesia*. Finalement, une transformation durant de 12 à 18 jours sous forme de pupes à lieu, pour ensuite donner naissance au papillon adulte, imago, vivant entre 8 à 16 jours. Il n'y a qu'une génération d'adultes par an, et porte donc le nom d'espèce univoltine (Bink 1992 ; Schtickzelle, 2003 ; Tulture *et al.*, 2010). Ce cycle de vie est illustré sur la figure 5.

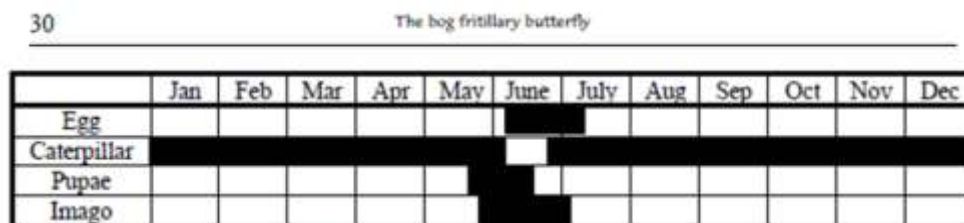


Figure 11. Life cycle of *P. eunomia*.
(Modified from Goffart & Waeyenbergh 1994).

Figure 5 : Cycle de vie de *B.eunomia* (Schtickzelle, 2003)

2.1.2. Le lieu d'étude

Le lieu d'étude se situe dans le Plateau des Tailles au sud-est de la Belgique (figure 6). Le réseau de patchs est situé dans la réserve naturelle de la Fange de Pisserotte. De précédentes études ont totalisé environ 2,5 ha d'habitats propices (Schtickzelle, Joiris, *et al.*, 2007, p9).

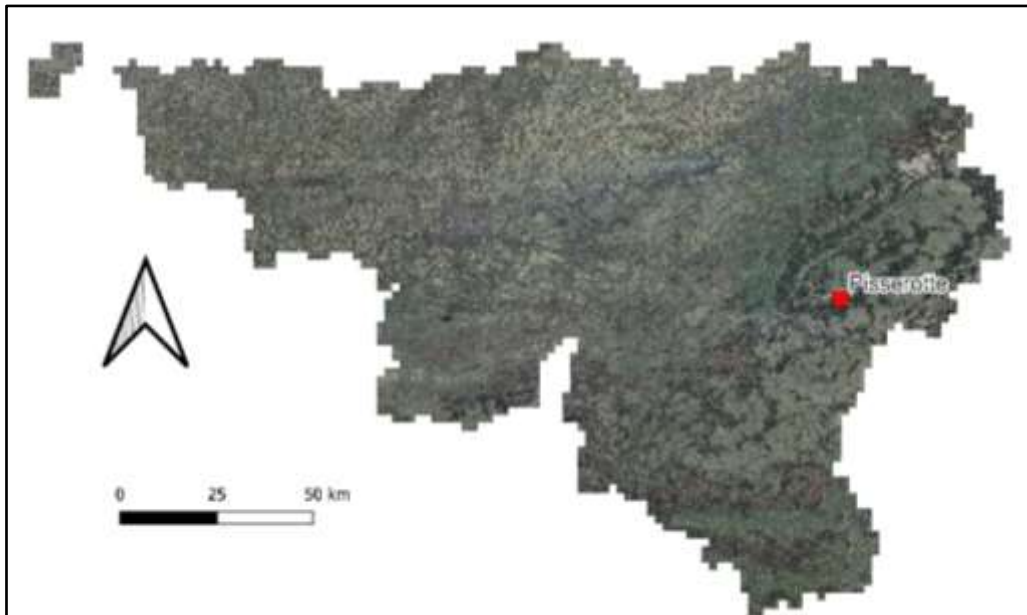


Figure 6 : Localisation du site d'étude en Wallonie (Auteur : Brans Victor)

Le site est bordé d'un cours d'eau visible en surface. De plus, comme illustré sur la figure 7 le statut hydrique du site est influencé en fonction des apports permanents ou variables en eau (« WalOnMap, fichier écologique des essences, apport en eau », 2020). L'apport d'eau permanent correspond au contour du lit du cours d'eau longeant le site de Pisserotte. La plus grosse partie du site se trouve plutôt dans la zone d'apport d'eau variable, relatif aux pluies, saturation du sol en eau, et ruissellement.

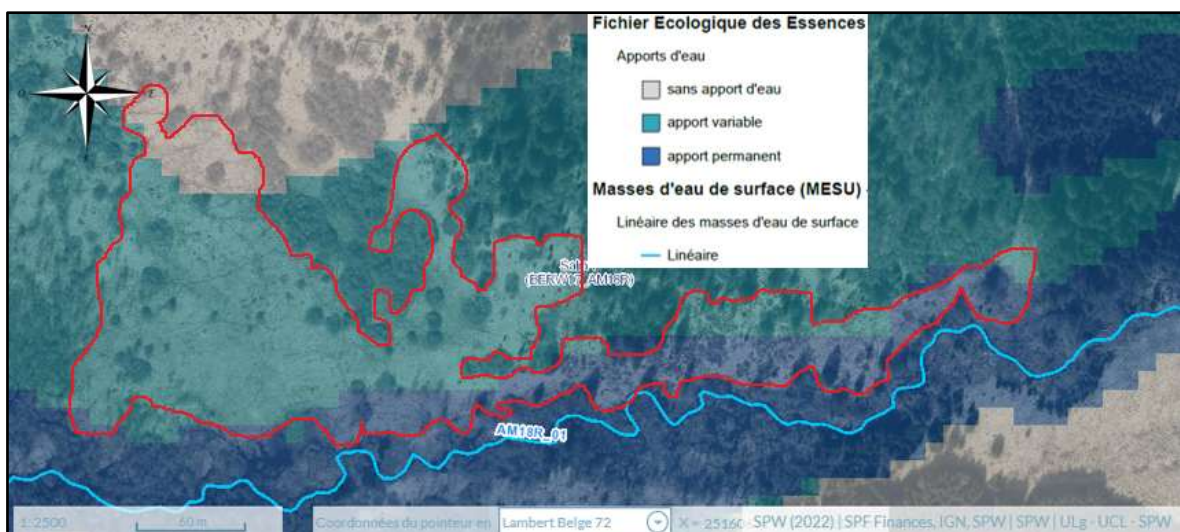


Figure 7 : Site d'étude en fonction de l'essence écologiques des apports d'eau (WalOnMap,2020)

Le site est principalement composé d'un sol paratourbeux et légèrement de sol tourbeux composé d'un sol limoneux avec une présence de cailloux qui est variable en fonction des zones : caillouteux dans la petite partie allongée est jusqu'à non caillouteux dans la grande partie ouest (figure 8). Le drainage est modéré sur l'ensemble du site sauf dans la région sud qui présente un drainage très pauvre (« WalOnMap, principaux types de sols en Wallonie », 2005).

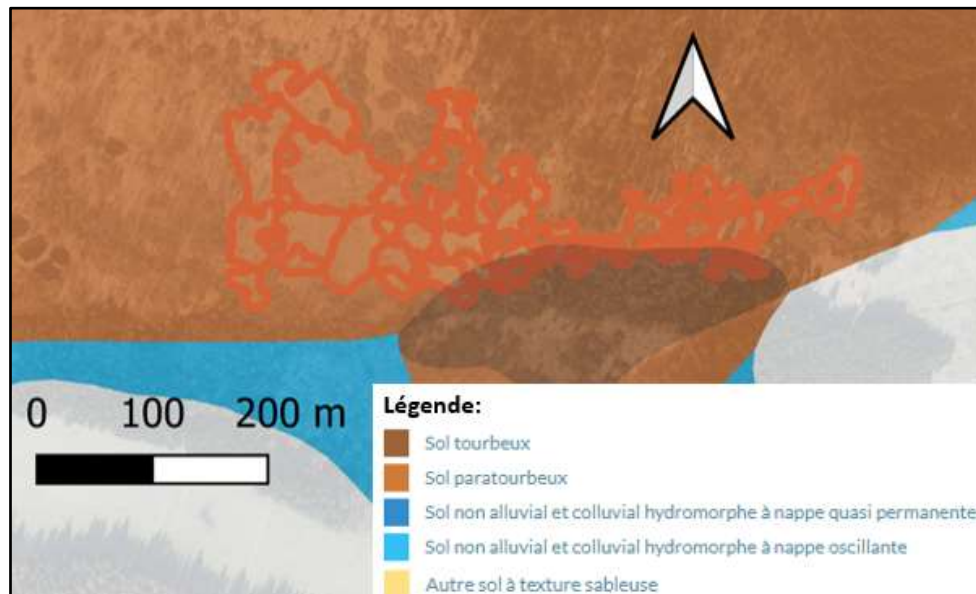


Figure 8 : Site d'étude en fonction des contextes écologiques marginaux et sensibles (Auteur : Victor Brans)

2.2. Variables étudiées et expérimentation

2.2.1. Mise en place des patches de végétation homogène

Tout d'abord, avant l'apparition des papillons, nous avons établi des patches de végétations homogènes. Nous n'avons donc pas gardé les précédentes parcelles qui n'étaient pas en réseau continu et n'en n'avons même pas tenu compte pour ne pas être influencés. Pour l'élaboration des nouveaux patches, il y avait certaines conditions : (a) la végétation était décrite comme homogène lorsqu'il y avait majoritairement la ou les mêmes espèces présentes lors d'une première vision globale ; (b) si le patch mesurait moins de 2m² plusieurs patches pouvaient être assemblés représentant ainsi un patch hétérogène reconnu, constitué de certaines espèces en particulier ; (c) les variables physiques (ouverture, humidité du sol) devaient être à première vue semblables. Pour ce faire, une première exploration était nécessaire dans le but de planter des bambous au centre des zones en les numérotant au fur et à mesure, et en prenant les coordonnées GPS de chaque piquet. Nous avons obtenu en tout 79 patches de végétations homogènes comme illustré sur la figure 9. Les parcelles 2-3-4-5, 26-27, 30-32, et 41-42 ont été fusionnées, la 45 a été supprimée et celles de 74 à 79 ont été rajoutées 2 jours plus tard suite à une remise en question de certains patches (végétations et/ou ouvertures trop

similaires/différentes). Il faut donc en tenir compte pour faire correspondre les données de capture aux aires des différents patches.

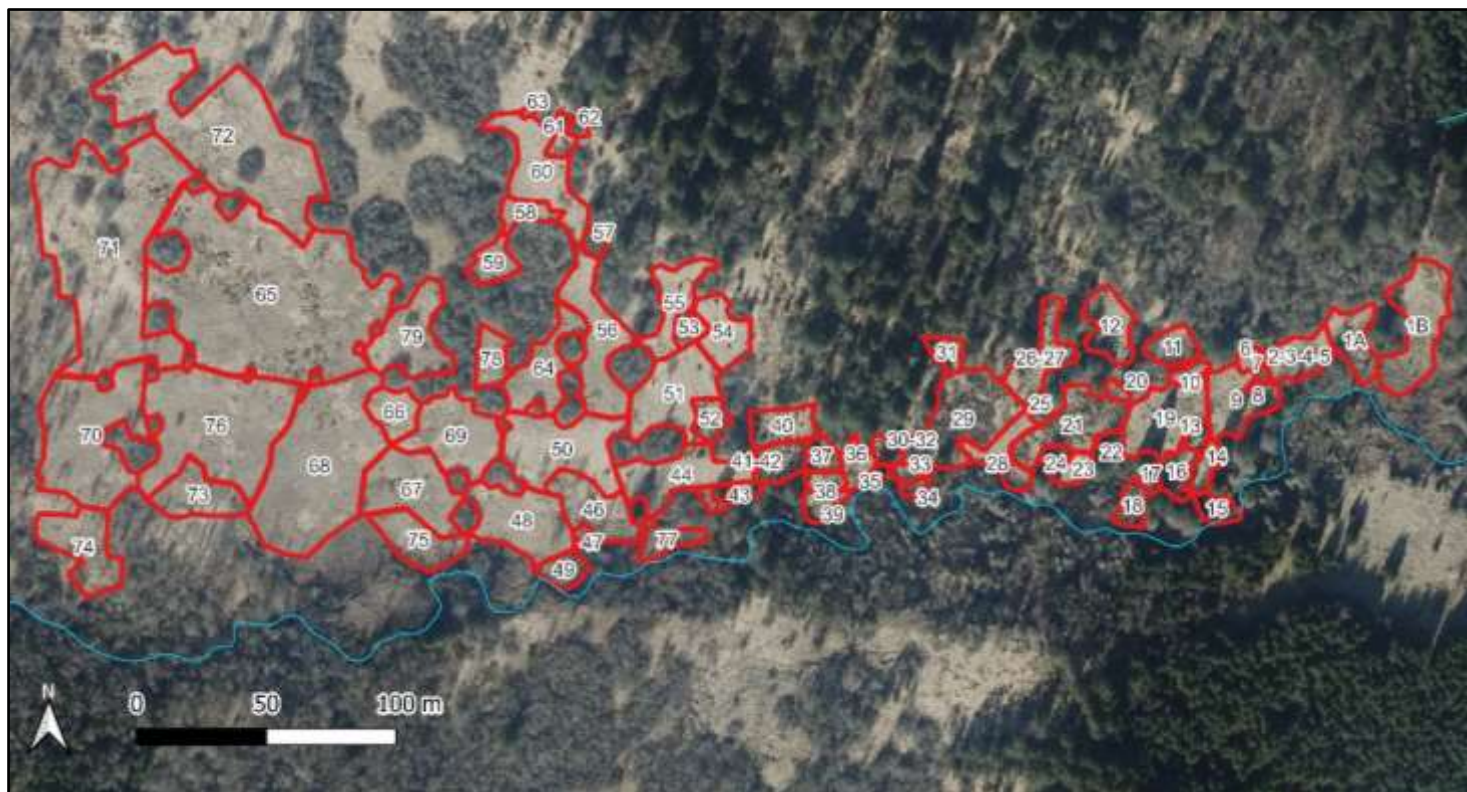


Figure 9 : Subdivision en patches continus du site d'étude "Pisserotte" (Auteur : Brans Victor)

Cette division de la végétation s'est faite fin mai, avant la période de vol. Par conséquent, certaines espèces de plantes ne se s'étaient pas encore développées suffisamment pour les prendre en compte dans la division des patches. Et donc, cela a induit une plus grande variation de végétations au sein de certains patches

2.2.2. Mesure de la qualité d'habitat

Premièrement, il est important de définir les différentes variables pouvant entrer dans la définition de l'habitat fonctionnel du papillon adulte. Pour ce faire, il faut décrire le biotope, toutes les ressources et toutes les conditions potentiellement nécessaires à l'espèce. C'est pour cela que les variables suivantes ont été relevées : indice d'ouverture du patch, indice d'humidité du sol, nombre de touradons par quadrat de 1m², nombre d'inflorescences de bistorte par quadrat de 1m², relevé de végétation par quadrat de 1m², en plus des données de microclimat de 15 senseurs.

Pour commencer, il est question de réaliser au minimum 3 quadrats par patch pour recenser la végétation présente. Un quadrat mesure 1m² et est divisé en 25 carrés égaux. Lors de chaque quadrat, nous recensons diverses informations dans un cahier de terrain. Tout d'abord, la détermination et la présence de la végétation dans chaque carré par quadrat, déterminée à l'aide d'une flore. En plus de

cela, l'ouverture du patch et l'humidité perçue du sol sont estimées à l'aide d'indices uniformisés par l'équipe de terrain étudiant le sujet sur le Plateau des Tailles. L'ouverture est décrite par un indice allant de 0 (fermé) à 10 (ouvert) et l'humidité perçue du sol est décrite par un indice allant de 1 à 5, illustrant un gradient d'un sol sec à un sol gorgé d'eau. Ensuite, nous comptons par quadrat le nombre d'inflorescences sous différents états (boutons, fleurs, ou fanées) et le nombre de touradons sous différentes tailles et aspects (petit, moyen, grand, ou constitué de mousse). De plus, une photo et un relevé GPS sont aussi réalisés pour chaque quadrat.

Pour réaliser une étude plus approfondie, il est possible de déduire des paramètres physicochimiques de l'environnement à l'aide des indices d'Ellenberg par la détermination de la végétation. Ces indices, via une graduation, lient la composition et la structure des communautés végétales à 7 facteurs environnementaux principaux : 3 variables climatiques : régime de lumière (L), températures (T) et continentalité du climat (C), et 4 variables physiques : humidité des sols (F), pH (R), disponibilité des nutriments (N) et concentration de sel (S) (Pignatti *et al*, 2001). Dengler *et al.* ont redéveloppé ce système d'indices pour qu'ils soient cohérents pour l'Europe en standardisant 31 systèmes de valeurs indicatrices de pays européens sur une échelle continue allant de 0 à 10 pour 5 dimensions écologiques (M appelé F ici, N, R, L et T). Cette étude a même étendu l'idée de prendre en compte la largeur de la niche écologique. Ces nouveaux indices, appelés EIVE, seront utilisés pour notre recherche (Dengler *et al.*, 2023).

D'autre part, 15 senseurs électroniques sont disposés tous les 5 patchs environ, essayant ainsi d'en quadriller la zone. Ceux-ci servent à mesurer les données microclimatiques de températures (°C) et d'humidité de l'air (pourcentage d'humidité) pour chaque patch ciblé à intervalles de 30 minutes. Pour avoir ces données par jour, ou sur la totalité de la période de vol, il faudra réaliser une moyenne.

2.2.3. Mesure de l'abondance d'individus adultes

Lors de la période de vol des papillons adultes (de fin mai à fin-juin), une méthode Capture-Marquage-Recapture (CMR) est communément mise en place avec les équipes travaillant sur le Plateau des Tailles pour avoir un suivi de la démographie des populations connues (anciennement recensées). En y participant, nous savons obtenir le nombre de papillons de chaque sexe en fonction du numéro de patch sur la totalité de la période de capture. Il faut donc tenir compte des conditions de base de cette méthode, nécessaires à l'analyse statistique qui produit les paramètres démographiques : (a) Tout d'abord, la marque individuelle doit être permanente et visible à chaque capture ; (b) Ensuite, les paramètres démographiques de survie et de natalité, ainsi que la détectabilité, sont identiques pour tous les individus d'un même groupe, les mâles et les femelles étant séparés en deux groupes car ils diffèrent

dans leurs caractéristiques et fitness ;(c) Cela induit l'hypothèse qu'il n'y a pas d'émigrations temporaires car si les individus ne sont pas présents, leur détectabilité est de 0 ; (d) Enfin, étant donné que les organismes étudiés ne sont pas sessiles, on émet l'hypothèse que les individus se mélangent aléatoirement, ce qui nous permet de ne pas obligatoirement devoir couvrir l'entièreté de la zone lors des sessions de capture (Schtickzelle, 2003 ; Turlure et al. ,2017).

A ces conditions, il faut ajouter d'autres conditions propres à notre recherche : (a) le numéro de patch utilisé pour la méthode CMR correspond ici au numéro de nos bambous et, malgré que les patches soient contigus, ils sont déterminables grâce à la différence de végétation et à la carte présentée (figure 9), (b) réaliser une trajectoire spatialement constante déterminée pour l'échantillonnage du site de sorte à ne pas passer plusieurs fois sur les différents patches, et ainsi avoir un nombre de captures d'individus par patch non biaisé.

Pour avoir suffisamment de données, une session de CMR a été réalisée par jour à chaque fois que les conditions météorologiques le permettaient. En effet, il faut que les conditions de vol du papillon adulte soient respectées (*cfr* 1.4).

2.3. Analyses statistiques

2.3.1. Tri des données

Tout d'abord, différentes sortes de données ont été relevées : les données de quadrats de végétation avec les descriptions de la flore, les données CMR avec différentes informations sur les papillons, les données microclimatiques de température (°C) et d'humidité (%) des senseurs mesurées toutes les 30 minutes, et des estimations des conditions d'humidité et d'ouverture.

Premièrement, la partie des données exprimant l'occupation des espèces végétales sur un quadrat de 1m² divisé en 25 carrés est analysée séparément des autres données de végétation. Pour ce faire, nous utilisons les indices d'Ellenberg calculés à partir d'une moyenne européenne appelée alors EIVE (Dengler *et al.*, 2023).

$$E_{zy} = \frac{\sum_{i=1}^n P_i * X_{yi}}{\sum_{i=1}^n P_i}$$

où E_{zy} = indice d'Ellenberg du quadrat z correspondant au facteur environnemental y, P_i = poids de l'espèce i (c'est-à-dire : abondance de l'espèce i divisée par la largeur de la niche de l'espèce i), X_{yi} = indice d'Ellenberg correspondant à l'espèce végétale i pour le facteur y, et n correspondant au nombre d'espèces dans le quadrat z. Grâce à cela, on multiplie le ratio de l'abondance sur la longueur de la niche par l'indice d'Ellenberg pour chaque espèce. Cela nous donne une moyenne pondérée modifiant

le poids d'une espèce en fonction de son abondance et de la largeur de sa niche (le poids est plus grand si l'espèce est abondante et que la niche est étroite). Pour travailler ensuite à l'échelle des patchs, il suffit de moyenner les différents quadrats réalisés par patch. Au vu de la période, il y avait cependant certaines espèces qui étaient plus difficiles à identifier avec certitude. Nous avons donc réalisé deux types d'indices, ceux avec l'entièreté des données de végétations comprenant les incertitudes, et ceux avec uniquement les données identifiées précisément.

Le même travail a été réalisé en remplaçant les plantes difficilement identifiées dans un quadrat, donc pour lesquelles il reste encore des incertitudes, par « NA » pour observer s'il y a de fortes différences dues à des problèmes d'identification. Ensuite, l'ensemble des données de végétation, comprenant les indices d'Ellenberg calculés ci-dessus, mais aussi la description de l'ouverture, de l'humidité, le nombre d'inflorescences de bistorte (quel que soit leur stade) et le nombre de touradons (de tailles et types différents) sont reprises dans un tableau résumant les informations à l'échelle des patchs et non des quadrats. En effet, étant donné que nous avons entre 3 et 5 quadrats par patch et que l'étude de nos papillons se fait à l'échelle des patchs (et non des quadrats), nous avons dû faire une moyenne de nos données obtenues des quadrats vis-à-vis du patch.

Ensuite, concernant les données CMR, comme dit précédemment, seule une partie de ces relevés nous intéresse : l'abondance des papillons sur chacun des patchs en fonction de leur sexe. Cependant, cette dernière n'est pas directement estimable. En effet, cette méthode a été établie pour mesurer la taille de populations, des entités pour lesquelles les mouvements de dispersions sont limités. Au sein du site de Pisserotte, étant donné des nombreux mouvements existants entre les patchs établis, les individus qui s'y trouvent forment une et même population. Les conditions de l'application CMR ne sont par conséquent pas respectées car appliquées pour les patchs où les échanges par émigrations temporaires sont fréquents.

Nous travaillerons alors en (1) « répartition relative de papillons par patch » ou en (2) « densité de papillons observés ayant récemment émergés par patch » et non en « nombre de papillons par patch ». En effet, les futurs modèles seront différents s'ils tentent d'exprimer l'utilisation du paysage pour la qualité d'habitat représentatif pour le stade adulte uniquement (répartition relative en variable réponse) ou pour l'entièreté du cycle (émergence de jeunes papillons adultes en variable réponse). Tout d'abord, la première variable réponse est employée pour décrire la fréquentation des zones des individus durant le stade adulte. Ceux-ci cherchent alors des ressources fonctionnelles propres à leur stade. Les adultes convoitent des ressources nutritives (inflorescences de bistorte), des ressources de reproduction (site de ponte pour les femelles et présence de femelles pour les mâles) et potentiellement des ressources

liées au milieu favorisant les conditions de vie. Ensuite, si pour estimer la qualité d'habitat global nous considérons l'émergence des papillons, c'est simplement parce que cette variable réponse décrit le site de naissance et donc un habitat suffisamment bon pour y avoir fait un cycle complet. Notre meilleur proxy pour estimer l'émergence est de prendre en considération uniquement les individus capturés ($C/R = C$) d'âge 1 ($Age=1$) pour chacun des sexes. En effet, étant donné que ces papillons bougent peu, lorsque l'on capture pour la première fois de jeunes individus, ceux-ci se trouvent encore sûrement sur/proche de leur lieu d'émergence. Attention, il est important de différencier les sexes pour les calculs au vu de leurs comportements et leurs détectabilités différentes.

Pour réaliser cela, il nous suffira de calculer :

$$(1) R_{ip} = \frac{I_p}{\sum_{p=1}^y I_p}$$

Où R_{ip} = répartition relative d'individus (I), mâles ou femelles, par patch (p), I_p = Nombre d'individus (I) d'un même sexe présent à un moment ou l'autre sur le patch (p) durant l'entièreté de la période de vol, y = nombre de patches (72).

$$(2) D_{ip} = \frac{I_p}{A_p}$$

Où D_{ip} = densité relative d'individus (I), mâles ou femelles, d'âge 1 ($Age=1$, i.e. ayant récemment émergés) capturés pour la première fois dans un patch (p), I_p = Nombre d'individus (I) d'un même sexe d'âge 1 ($Age=1$) capturés pour la première fois dans un patch (p), A_p = Aire (A) du patch (p) déterminé par un logiciel géographique (Q-Gis) lors de la réalisation de cartes.

En ce qui concerne les données des senseurs, nous travaillons d'abord en fonction de la date des relevés pour chaque senseur en prenant la moyenne, les quantiles 0,9 et 0,1 en tant que maximum et minimum et la différence entre ces deux extrêmes. Travailler avec des quantiles permet l'exclusion des données aberrantes provenant de problèmes techniques ou autres. Un premier choix fut de prendre les quantiles 0,975 et 0,025 mais certaines données de pourcentages d'humidité restaient inadéquates. En prenant 0,9 et 0,1, nous conservons tout de même 80% des données et nous excluons les plus grosses anomalies. De plus, étant donné que l'étude de nos papillons se fait sur toute la période de vol et à l'échelle des patches, une autre sélection est de résumer l'ensemble de la période de vol en faisant la moyenne de ces données pour chacun des senseurs correspondant chacun à un patch. Nous obtenons donc des données microclimatiques d'humidité et de température moyennées sur l'ensemble de la période d'observation pour certains patches.

2.3.2. Choix des variables - création de modèles

a. Choix des variables

Tout d'abord, nous réalisons une première exploration des données à l'aide de graphes de quelques variables explicatives (ggplot), telle que pour comparer les différents types de touradons selon les patches, mais aussi la différence entre les indices d'Ellenberg avec et sans la prise en compte des incertitudes (Annexe I.a.). De plus, nous réalisons deux analyses en composante principale (ACP) des variables réponses (la densité de mâles et de femelles lors de l'émergence ou la répartition relative selon les sexes) et des variables explicatives (indice de l'ouverture des patches, la moyenne du nombre d'inflorescences par patch, indice d'Ellenberg de luminosité, de température, d'humidité, de pH et de nutriments du sol, la somme des grands touradons de taille 2 et 3) (Annexe I.b.). Mais nous réalisons aussi une analyse des correspondances sans tendance (Detrended correspondence analysis, DCA), représentant la végétation présente dans les quadrats et la répartition des patches du site de Pisserotte selon un potentiel gradient (Annexe I.c.).

Certains choix sont alors posés tels que prendre la somme des moyennes du nombre de touradons de grandes tailles (2 et 3) plutôt que la moyenne du nombre total de touradons toutes tailles confondues. En effet, le nombre total cache de l'information car prendre en compte des touradons très petits ne rentre pas dans les conditions microclimatiques nécessaires pour les larves décrites par Camille Turlure *et al.* en 2019 et donc ils ne sont sûrement pas attractifs pour les femelles adultes. D'autre part, nous prenons les indices d'Ellenberg calculés à partir de l'entièreté des données sans exclure les incertitudes car la différence est minime. Il est à remarquer que l'indice d'humidité est négligé étant donné que les valeurs peuvent être subjectives et biaisées par la météo journalière et qu'il y a une très faible variation entre les patches ce qui n'apporte pas d'informations supplémentaires. En outre, les données de senseurs ne seront pas utilisées étant donné que nous avons seulement 15 points de relevés. Cela rajouterait des variables explicatives tout en diminuant le nombre de patches utilisables dans les analyses et donc diminuerait le pouvoir statistique. Nous prenons conscience que nous risquons une erreur statistique de type II lorsque ces données sont négligées. En effet, une erreur de type II advient lorsque l'étude juge qu'il n'y a pas d'effets significatifs d'une variable alors qu'il y en a un (Akobeng, 2016).

Dans la même optique d'augmenter le pouvoir statistique en diminuant le nombre de variables explicatives, une matrice de corrélation est établie pour définir si le regroupement de certaines variables à lieu d'être. Lorsque des variables sont corrélées et apportent des informations analogues, une ACP est réalisée pour les réunir selon un axe reprenant au maximum l'information et transformant les valeurs correspondantes en coordonnées utilisables dans les modèles. Entre autres, nous savons que la densité de mâles et de femelles est fortement corrélée. Cependant, il y a environ 25-30% de

variations qui ne sont pas expliqués par cette corrélation et nous observons alors plus ou moins d'individus adultes mâles qu'attendu. A la place de réaliser une ACP, il est alors possible d'étudier directement ce résidu dans nos modèles en prenant en compte la présence des femelles et donc les variables qui y sont déjà associées pour tenter d'expliquer les autres facteurs que les mâles recherchent.

b. Méthode de création des modèles

Pour construire nos modèles, nous utilisons la technique de comparaison d'AICc sur des combinaisons de variables différentes. L'AICc est une version corrigée, pour induire une pénalité plus forte lors des petits échantillons, du critère d'information d'Akaike (AIC) (Brewer *et al.*, 2016). Ce dernier est l'un des outils statistiques les plus connus et acceptés dans la sélection de modèles. Semblable au principe du maximum de vraisemblance $l(\theta)$, il évalue les paramètres d'un modèle préalablement construit (Cavanaugh *et al.*, 2019). Il est défini tel que :

$$AIC = -2\log l(\theta) + 2p \text{ (Brewer } et al., 2016)$$

Où $l(\theta)$ = estimation du maximum de vraisemblance des paramètres du modèle, $\log l(\theta)$ = logarithme de vraisemblance correspondante, $2p$ = pénalité en fonction du nombre de paramètres p (qui sont principalement des coefficients de régression lors de modèles linéaires) pour réduire les effets du surajustement (Brewer *et al.*, 2016).

Nous utilisons dans cette étude l'AICc, développé ci-dessous, à l'aide du package « MuMIn ». En effet, ce package contient des fonctions en vue de rationaliser la sélection de modèles et effectuer la moyenne des modèles suivant la théorie de l'AICc (Barton, 2023).

$$AIC_c = AIC + \frac{2p(p+1)}{n-p-1} \text{ (Brewer } et al., 2016)$$

Les meilleurs modèles sont donc ceux qui présenteront un AICc suffisamment petit (c'est-à-dire une différence d'AICc plus petite que 2 avec le meilleur modèle). Par après, une vérification des conditions d'homoscédasticité, de normalité et de recherche de potentiels outliers est établie pour tester la pertinence des meilleurs modèles (AnnexeII.a.). Nous réalisons ces vérifications à l'aide de graphe. Pour ce qui est de l'homoscédasticité, nous contrôlons que le nuage de point représentant les résidus suit la ligne d'homoscédasticité suivant une répartition équitable de part et d'autre de la ligne. Cette vérification traduit une variance des résidus constante, une condition nécessaire pour les régressions linéaires. Pour la normalité, nous nous assurons que la distribution des résidus suive au mieux une distribution normale théorique. Pour ce qui est de la vérification des potentiels outliers, nous réalisons les graphes des tests de « leverage » et de « Cook's distance ». Les valeurs des points pour ces graphes doivent être en dessous de 1, et au mieux sous 0,5 pour la distance de Cook, pour ne pas être

considérées comme outliers. Si nous obtenons trop d'outliers, cela peut signifier qu'ils induiront des modifications importantes des caractéristiques des modèles (Besse, 2003 ; Carlsberg, *et al.*,2016).

Plusieurs modèles sont donc construits pour tenter d'exprimer aux mieux les variables réponses d'émergences ou répartitions relatives des mâles, d'émergences ou répartitions relatives des femelles selon différentes variables explicatives. Les modèles sont imaginés de manière logique en fonction des ressources présumées nécessaires pour les différents sexes en y ajoutant d'autres facteurs microclimatiques et/ou variables pouvant expliquer l'utilisation des différents patches. En effet, si les modèles sont construits pour les sexes différents, c'est simplement dû au fait que les mâles et les femelles adultes ne cherchent pas les mêmes choses, n'ont pas les mêmes ressources fonctionnelles. Il faut cependant faire attention aux relations multiples qui existent entre eux. En effet, étant donné que les mâles traquent les femelles, certaines variables expliqueraient la présence de mâles uniquement par effet cascade de la présence de femelles. Par exemple, les femelles chercheraient des sites de pontes adéquats incluant des touradons répondant à certaines conditions (Turlure, *et al.*,2019). La mise en place de simplification est alors nécessaire. Tout d'abord, grâce à l'élaboration d'une nouvelle variable réponse prenant en compte la forte corrélation entre la présence de mâle et de femelle. Cela est possible en étudiant l'impact des variables explicatives sur le résidu de cette corrélation. Ensuite, il est aussi possible d'utiliser la technique de simplification par l'ACP des variables corrélées, résumées à un même axe en tant que variables explicatives.

c. Variables des modèles de fréquentation et de qualité d'habitat

Pour exprimer la fréquentation du paysage, nous testons avec la technique de comparaison d'AICc la variable réponse de répartition relative des mâles ou des femelles avec les variables explicatives pouvant potentiellement influencer leur répartition au sein du paysage. Nous pensons alors aux variables expliquant ce que les papillons adultes pourraient chercher dans le milieu (indice d'Ellenberg de luminosité, de température, d'humidité, la corrélation entre les indices d'Ellenberg de pH et de nutriments du sol, indice de l'ouverture des patches), aux ressources nutritives (la moyenne du nombre d'inflorescences par patch et la couverture de bistorte pour les femelles, regroupées étant donné la corrélation) et aux ressources servant à la reproduction (touradons et couverture de bistorte pour les femelles ainsi que la présence d'individus femelles pour les mâles) (1). Etant donné que la présence de femelles influe sur la présence des mâles, nous testons la variable réponse de répartition relative des mâles en y ajoutant la variable explicative de répartition relative des femelles (2). Pour simplifier le modèle mais aussi ces variables en fonction du résidu se rapportant à la droite de corrélation de la répartition relative des deux sexes (3),

- (1) `globalmodel2.1F<- lm(repartitionF ~ moyenne_Ouv_Perso + Axe1_corrBB+ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT + Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + somme_grand_tourad)`
- (2) `globalmodel2.2M<-lm(repartitionM~ moyenne_Ouv_Perso+ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT+ Avg_EllenbergF+ Axe1_corrRN+ moyenne_Tot_bistorte_floral+ repartitionF)`
- (3) `globalmodel2.1M<-lm(Residufreq~ moyenne_Ouv_Perso+ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT+ Avg_EllenbergF+ Axe1_corrRN+ moyenne_Tot_bistorte_floral)`

En ce qui concerne la technique de comparaison d'AICc pour établir un modèle décrivant les variables utiles à la qualité d'habitat, nous utilisons comme variables explicatives les émergences d'individus capturés (C/R=C) d'âge 1 (Age=1) pour chacun des sexes étant donné que, comme dit précédemment, ce sont les données qui décrivent au mieux le site de naissance et donc un habitat suffisamment bon pour y avoir fait un cycle complet. Pour construire les modèles, nous pensons alors aux variables expliquant le milieu (les indices d'Ellenberg de luminosité, de température, d'humidité, la corrélation entre les indices d'Ellenberg de pH et de nutriments, et l'indice de l'ouverture des patchs), et aux conditions optimales des larves (la couverture de bistorte et les grands touradons) (1) (2).

- (1) `globalmodel1.1F<-lm(emergenceF~ moyenne_Ouv_Perso+ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT+ Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN+ biss+ somme_grand_tourad)`
- (2) `globalmodel1.2M<-lm(emergenceM~ moyenne_Ouv_Perso+ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT+ Avg_EllenbergF+ Axe1_corrRN+ biss+ somme_grand_tourad)`

D'autre part, pour qualifier l'importance des différentes variables, nous réalisons un classement des poids des variables (« ranking de variable ») et d'un calcul de la moyenne du modèle (« model averaging»). Dès lors, avec la somme des poids des modèles dans lesquels se trouvent les variables, nous obtenons un poids relatif à chaque variable proportionnel à son importance pour expliquer les données. De plus, nous obtenons aussi l'information de l'influence positive ou négative sur la variable réponse.

d. Modèles supplémentaires spatio-temporels en fonction des sexes

De plus, en réalisant la méthode CMR lors du terrain, nous avons remarqué une différence d'occupation temporelle en fonction du sexe mais aussi une différence d'occupation spatiale. Comme précisé dans la littérature (cfr 2.1.1), les papillons adultes mâles émergent avant les papillons adultes femelles. En outre, en réalisant une trajectoire spatialement constante (visite ordonnée des patchs), nous avons aussi remarqué une différence d'occupation spatiale des imagos. En effet, en fonction du temps, certains patchs étaient déjà occupés par des femelles quand d'autres ne comptaient encore que des mâles. Nous créerons des modèles, testés par la fonction « Anova » pour analyser cela. Initialement, nous utilisons un lm exprimant les variables réponses de densités des individus adultes

mâles (1) et femelles (2) répartis selon les patches en fonction de la date de capture et des patches en tant que variables réponses.

(1) `linearModel3M <- lm(densiteM ~ Date * Patch)`

(2) `linearModel3F <- lm(densiteF ~ Date * Patch)`

Pour observer les tendances observées sur le terrain, nous réaliserons 6 cartes avec Q-Gis pour représenter la densité des individus adultes femelles et mâles au début de la période de vol, au milieu et à la fin. Le début de la période de vol correspond au premier tiers des données de capture triées en fonction des jours par patch, c'est-à-dire du 2 au 6 juin 2023. Ensuite, le milieu de la période de vol correspond au deuxième tiers des données de capture triées en fonction des jours par patch, c'est-à-dire du 7 au 12 juin 2023. Pour finir, la fin de la période de vol correspond au dernier tiers des données de capture triées en fonction des jours par patch, c'est-à-dire du 13 au 26 juin 2023.

3. Résultats

3.1. Corrélation de variables

Selon la matrice de corrélation (figure 10) incluant les variables réponses et explicatives, nous remarquons qu'il y a différentes corrélations. Nous nous penchons uniquement sur les corrélations des variables qui expriment des informations analogues étant donné que le but est de simplifier ces variables. De plus, certaines corrélations sont sans doute aléatoires à cause du petit jeu de données ou provenant de relations multiples. Les deux premières corrélations prises en compte sont l'émergence de mâles (*emergenceM*) en fonction de l'émergence de femelles (*emergenceF*) et la couverture de bistorte, *Bistorta officinalis*, (*biss*) en fonction de la moyenne du nombre d'inflorescences par patch de cette même plante (*moyenne_Tot_bistorte_floral*). La troisième est la quantité de nutriments dans le sol décrite par un indice d'Ellenberg (*Avg_EllenbergN*) en fonction du pH du sol décrit lui aussi par un autre indice d'Ellenberg (*Avg_EllenbergR*). Ensuite, la température décrite (*Avg_EllenbergT*) par rapport à la luminosité (*Avg_EllenbergL*) ou à l'humidité (*Avg_EllenbergF*), exprimées toutes trois par un indice d'Ellenberg.

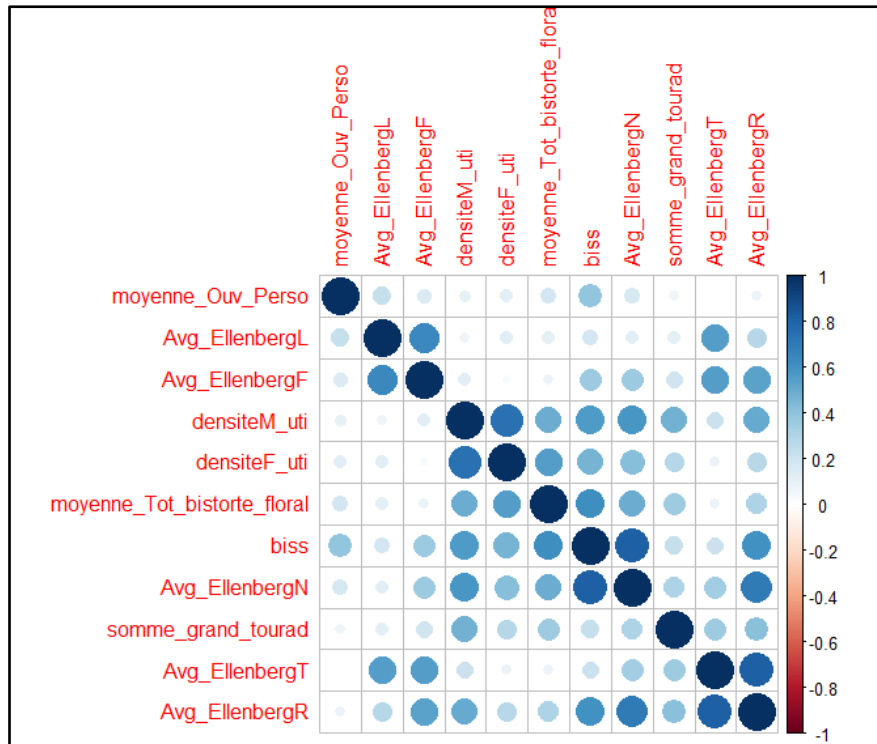


Figure 10 : Matrice de corrélation des variables de l'étude

L'étude de ces variables à l'aide de la méthode de l'analyse en composante principale (ACP) nous simplifie ces corrélations selon un seul axe. Si l'axe reprend suffisamment d'informations (>80%), les valeurs selon cet axe seront utilisées dans les futurs modèles pour exprimer ces variables, à l'exception de la corrélation des sexes qui sera étudiée de manière spécifique. C'est donc le cas pour les corrélations entre la couverture de bistorte et la moyenne du nombre d'inflorescences par patch (80,8%) ainsi que entre la quantité de nutriments dans le sol et le pH du sol (85,4%). Les corrélations entre la température, la luminosité et l'humidité ne sont pas prises en compte (<80%).

Subséquentement, la relation linéaire entre la fréquentation d'individus adultes mâles et la fréquentation d'individus adultes femelles est illustrée sur la figure 11. Etant donné que la présence de femelles explique très bien la présence de mâles dans les patches, pour trouver ce qui influe en plus sur la présence des mâles, nous pouvons étudier ce qui fait varier les résidus entre les points et la droite de régression. Ces résidus deviennent alors une variable réponse permettant de mettre en évidence les autres facteurs expliquant la présence des mâles.

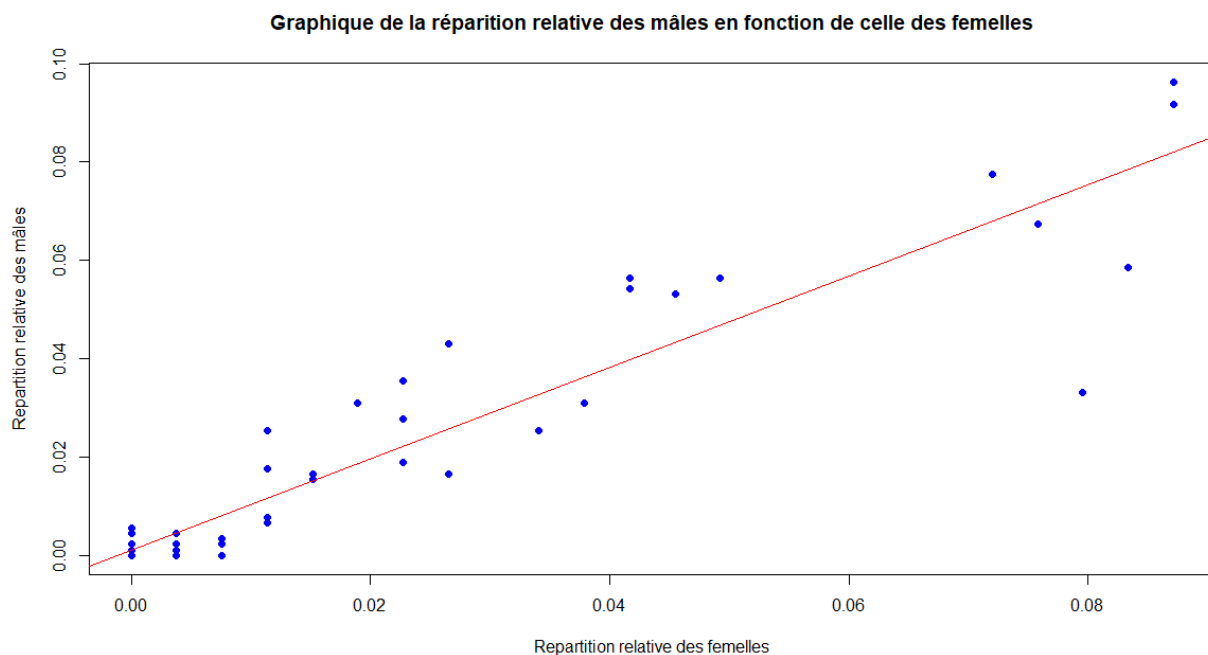


Figure 11 : Relation linéaire entre la fréquentation relative des individus mâles et femelles dans les patches de Pisserotte durant la période de vol 2023

3.2. Fréquentation des patches par des individus adultes de sexes différents

Conformément à la technique de comparaison d'AICc, nous observons les structures des différents modèles avec un delta supérieur à 2 pour chaque variable réponse testée :

(1) Pour la répartition relative des femelles :

Tableau 1: Meilleures associations des variables explicatives pour exprimer la répartition relative des femelles

Meilleurs modèles linéaires (lm)	AICc
lm(repartitionF ~ moyenne_Ouv_Perso + Axe1_corrBB + Avg_EllenbergF + somme_grand_tourad)	-400,096
lm(repartitionF ~ moyenne_Ouv_Perso + Axe1_corrBB + Avg_EllenbergF)	-398,789
lm(repartitionF ~ moyenne_Ouv_Perso + Axe1_corrBB + somme_grand_tourad)	-398,311

(2) Pour la répartition relative des mâles :

Tableau 2 : Meilleures associations des variables explicatives pour exprimer la répartition relative des mâles

Meilleurs modèles linéaires (lm)	AICc
lm(repartitionM ~ Axe1_corrRN + moyenne_Tot_bistorte_floral + repartitionF)	-490,853
lm(repartitionM ~ moyenne_Tot_bistorte_floral + repartitionF)	-489,402
lm(repartitionM ~moyenne_Ouv_Perso+Axe1_corrRN+ moyenne_Tot_bistorte_floral + repartitionF)	-489,319
lm(repartitionM ~ Avg_EllenbergF + moyenne_Tot_bistorte_floral + repartitionF)	-439,199

(3) Pour la répartition relative des mâles selon le résidu de la corrélation avec la répartition relative des femelles :

Tableau 3: Meilleures associations des variables explicatives pour exprimer le résidu de la corrélation entre la répartition relative des femelles et des mâles

Meilleurs modèles linéaires (lm)	AICc
lm(Residufreq~Axe1_corrRN+ moyenne_Tot_bistorte_floral)	-491,162
lm(Residufreq ~ moyenne_Ouv_Perso + Axe1_corrRN + moyenne_Tot_bistorte_floral)	-490,701
lm(Residufreq ~ Avg_EllenbergT+ Axe1_corrRN + moyenne_Tot_bistorte_floral)	-489,244

De plus, grâce aux classements des poids des variables et du calcul manuel de la moyenne du modèle, nous obtenons les tableaux ci-joints : tableau 1, tableau 2 et tableau 3. Selon le tableau 1, la fréquentation relative des individus femelles est influencée positivement par la présence de bistorte (~1), couverture végétale et inflorescences confondues, positivement par l'ouverture du site (0,7071), positivement par la présence de grands touradons (0,6105) et négativement par l'humidité du sol décrite par l'indice d'Ellenberg (0,5865). Le tableau 2 confirme notre utilisation du résidu comme simplification de modèle étant donné l'influence positive de la fréquentation relative des individus femelles égale à 1 et puisque les mêmes variables explicatives ressortent (mais avec des poids différents) dans le tableau 3. En effet, le résidu de la corrélation de la relation linéaire entre la fréquentation relative des individus mâles et femelles peut être expliqué négativement par la présence d'inflorescences (0,8607) et négativement par les composantes du sol en nutriments et pH (0,6952).

Tableau 4: Poids et influences des variables pour les modèles expliquant la répartition relative des femelles

tableau_2.1F		
Variabes	Poids_de_la_variable	Moyenne_ponderee_de_la_variable
Axe1_corrBB	1.0000	0.0141
moyenne_Ouv_Perso	0.7071	0.0021
somme_grand_tourad	0.6105	0.0021
Avg_EllenbergF	0.5865	-0.0135
Axe1_corrRN	0.2675	0.0010
Avg_EllenbergL	0.2630	-0.0001
Avg_EllenbergT	0.2550	-0.0003

Les 4 variables avec le plus de poids pour la fréquentation relative des individus femelles sont présentes dans au moins 2 modèles importants déterminés par AICc sur 3.

Tableau 5: Poids et influences des variables pour les modèles expliquant la fréquentation relative des mâles

tableau_2.2M		
Variabes	Poids_de_la_variable	Moyenne_ponderee_de_la_variable
repartitionF	1.0000	1.0088
moyenne_Tot_bistorte_floral	0.9366	-0.0014
Axe1_corrRN	0.5637	-0.0015
Avg_EllenbergF	0.3426	0.0043
moyenne_Ouv_Perso	0.3070	0.0005
Avg_EllenbergT	0.2677	0.0005
Avg_EllenbergL	0.2534	-0.0011

Les 3 variables avec le plus de poids pour la fréquentation relative des individus mâles sont présentes dans au moins 2 modèles importants déterminés par AICc sur 4.

Tableau 6: Poids et influences des variables pour les modèles expliquant le résidu de la corrélation entre la répartition relative des mâles et des femelles

tableau_2.1M		
Variabes	Poids_de_la_variable	Moyenne_ponderee_de_la_variable
moyenne_Tot_bistorte_floral	0.8607	-0.0010
Axe1_corrRN	0.6953	-0.0018
moyenne_Ouv_Perso	0.4264	0.0007
Avg_EllenbergF	0.3126	0.0036
Avg_EllenbergT	0.2824	-0.0009
Avg_EllenbergL	0.2596	-0.0012

Les 2 variables avec le plus de poids pour la fréquentation relative des individus mâles selon le résidu de la corrélation avec la fréquentation relative des femelles sont présentes dans tous les modèles déterminés par AICc sur 3.

3.3. Utilisation des patchs par des individus adultes de sexes différents

A nouveau, conformément à la technique de comparaison d'AICc, nous observons les structures des différents modèles avec un delta supérieurs à 2 pour chaque variable réponse testée :

(1) Pour l'émergence des femelles :

Tableau 7: Meilleures associations des variables explicatives pour exprimer l'émergence des femelles

Meilleurs modèles linéaires (lm)	AICc
lm(emergenceF ~ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergF + biss + somme_grand_tourad)	-563,965
lm(emergenceF~Avg_EllenbergF+biss+somme_grand_tourad)	- 563.457
lm(emergenceF ~ biss + somme_grand_tourad)	- 563.028
lm(emergenceF ~ moyenne_Ouv_Perso + Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergF + biss + somme_grand_tourad)	- 562.497
lm(emergenceF ~ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergF + biss)	- 562.300
lm(emergenceF ~ biss)	- 562.143

(2) Pour l'émergence des mâles :

Tableau 8: Meilleures associations des variables explicatives pour exprimer l'émergence des mâles

Meilleurs modèles linéaires (lm)	AICc
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + biss + somme_grand_tourad)	- 497.783
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergL+ Avg_EllenbergT + Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + somme_grand_tourad)	- 497.334
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergT + Axe1_corrRN + somme_grand_tourad)	- 497.063
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergT + Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + biss + somme_grand_tourad)	- 496.268
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergT + Axe1_corrRN + biss + somme_grand_tourad)	- 496.218
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergT + Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + somme_grand_tourad)	- 496.204
lm(emergenceM ~ moyenne_Ouv_Perso + Avg_EllenbergF + Axe1_corrRN + biss + somme_grand_tourad)	- 496.106
lm(emergenceM ~ Avg_EllenbergF + biss + somme_grand_tourad)	- 495.948
lm(emergenceM ~ biss + somme_grand_tourad)	- 495.812

Encore une fois, en utilisant le classement des poids des variables et le calcul manuel de la moyenne du modèle, nous obtenons les tableaux ci-joints : tableaux 4 et 5. Un grand nombre de modèles peut être comparé au meilleur modèle. Cela explique sans doute qu'il y a un grand nombre de facteurs

pouvant influencer ces données d'émergence, et que ces variables de qualité d'habitat sont relativement corrélées. Cependant attention, si les variables apparaissent seulement quelques fois dans les meilleurs modèles, c'est aussi que leur influence n'est pas certaine.

Pour l'indice de qualité d'habitat nous pouvons prendre les variables présentant un poids suffisant. Selon le tableau 4, l'émergence des individus femelles est influencée positivement par la couverture de bistorte (0,9346), négativement par l'indice d'Ellenberg d'humidité (0,6555) et positivement par la présence de grands touradons (0,6487). Le tableau 9 montre que l'émergence des individus mâles est influencée positivement par la présence de grands touradons (0,9919), négativement les composantes du sol en nutriments et pH (0,7514), positivement par la couverture de bistorte (0,6869), négativement par l'humidité du sol décrite par l'indice d'Ellenberg (0,6004), et négativement par la température décrite par l'indice d'Ellenberg (0,5310).

Tableau 9: Poids et influences des variables pour les modèles expliquant l'émergence des femelles selon l'utilisation du paysage

Variables	Poids_de_la_variable	Moyenne_ponderee_de_la_variable
biss	0.9346	0.0316
Avg_EllenbergF	0.6555	-0.0056
somme_grand_tourad	0.6487	0.0007
Avg_EllenbergL	0.4982	0.0035
Axe1_corrRN	0.3111	-0.0008
Avg_EllenbergT	0.3057	-0.0031
moyenne_Ouv_Perso	0.2864	-0.0003

Les 4 variables avec le plus de poids pour l'émergence des individus femelles sont présentes dans au moins 4 modèles importants déterminés par AICc sur 6.

Tableau 10: Poids et influences des variables pour les modèles expliquant l'émergence des mâles selon l'utilisation du paysage

Variables	Poids_de_la_variable	Moyenne_ponderee_de_la_variable
somme_grand_tourad	0.9919	0.0021
Axe1_corrRN	0.7514	-0.0037
biss	0.6869	0.0471
Avg_EllenbergF	0.6004	-0.0078
Avg_EllenbergT	0.5310	-0.0116
Avg_EllenbergL	0.3479	0.0033
moyenne_Ouv_Perso	0.3241	-0.0005

Les 5 variables avec le plus de poids pour l'émergence des individus mâles sont présentes dans au moins 5 modèles importants déterminés par AICc sur 9.

3.4. Apparition différée dans le temps et l'espace des individus adultes de sexes différents

Pour décrire la tendance observée sur le terrain, nous avons pris les fréquentations standardisées pour chaque patch (divisées par l'aire pour avoir la densité) selon le temps. Nous allons donc voir si, en plus de la date, le patch a une influence sur la densité de papillons présents sur l'ensemble de la période de vol à l'aide d'une fonction « lm » pour chaque sexe analysé par une « Anova ». Que ce soit pour la présence d'individus mâles ou femelles, l'interaction de l'effet de la date et du patch sont significatifs ($>0,001$), avec un R^2 supérieur à 60%.

Pour visualiser la tendance observée sur le terrain, voici ci-dessous 6 cartes réalisées avec Q-Gis. Attention, pour un même sexe, l'échelle de valeur dans la légende n'est pas séparée de la même façon. On ne peut donc pas comparer directement les couleurs entre elles. C'est pour cela que les cartes sont réalisées volontairement avec des couleurs légèrement différentes. Les numéros blancs présents sur la carte représentent l'identifiant du patch.

Tout d'abord, les figures 12, 13 et 14 représentent la densité des individus adultes femelles au début de la période de vol, au milieu et à la fin. Au début, les patches 44, 48, 51, 65, 66, 67 et 79 comprennent une très faible densité de femelles (entre 0,00021 et 0,00063 femelles par m^2). Seul le patch 78 qui montre un taux de femelles plus élevé allant de 0,00189 à 0,0021. La majorité de ces mêmes patches (44,66,67,78) montrent une augmentation au milieu de la période de vol pour se trouver entre 0,003 à 0,0089 femelles par m^2 . Par contre, les patches 51 et 65 montrent dorénavant le plus bas taux possible

de femelles (0 à 0,0015 par m²) et les patchs 48 et 79 ne sont plus parmi les patchs les plus densément peuplés avec seulement 0,0015 à 0,003 femelles par m². Les patchs 1, 46, 58, 70, 74 et 75 se voient nouvellement fréquentés par une densité semblable à ces deux derniers. D'autres nouveaux patchs, soit les patchs 37, 38, 43, 57, 59 et 69, accueillent de plus grands taux de femelles au m² allant de 0,003 à 0,0148. Pour la fin de la période de vol, les patchs ayant la plus grande densité de femelles au m² sont les patchs 33 et 37 avec un taux de 0,0094 à 0,0117. Après, ce sont les patchs 44, nouvellement le 49 et le 52, mais aussi le 58, 59, 75, 78 et 79 qui accueillent entre 0,0047 et 0,007 femelles au m². Enfin, les patchs 1,2-3-4-5, 46, 47, 50, 51, 64, 66, 67, 69, 70, 73 et 74 montrent les taux les plus faibles de cette période de 0,0012 femelles par m² à 0,0047.

Etant donné que les femelles arrivent après les mâles, il est normal que les taux du début de la période de vol des papillons adultes soient faibles. Entre la carte du début de période de vol et du milieu, il y a soit eu des déplacements soit de nouvelles émergences groupées pour les patchs 1, 37, 38, 43, 46, 57, 58, 59, 64, 69, 70, 74 et 75. De plus, en se concentrant sur la période de vol des femelles adultes plus tardives en regardant les patchs communs aux deux autres cartes (milieu et fin de période de vol), nous pouvons déduire que les patchs accueillant et intéressant le plus les femelles adultes sont les patchs 1, 38, 44, 46, 58, 59, 64, 66, 67, 69, 70, 74, 75, 78 et 79.

Les tendances d'émergences (présences) et puis de diminutions, ou inversement d'absences puis d'augmentations, sont observés pour certains patchs. Nous pouvons par exemple observer ce schéma de répartition avec, à l'origine, des présences sur le patch 65 au début de la période de vol. La densité a ensuite diminuée au milieu de la période de vol ce qui peut indiquer que les femelles sont parties pour aller vers d'autres patchs périphériques plus propices. Par contre, il y a une augmentation de densité de femelles sur les patchs 58 et 59, les patchs 70,73 et 74, les patchs 49 et 79, et les patchs 50 et 52, en fin de vol alors qu'elles n'y étaient pas présentes en début de période de vol, ce qui peut expliquer qu'elles y ont trouvé des ressources intéressantes pour leur future descendance.

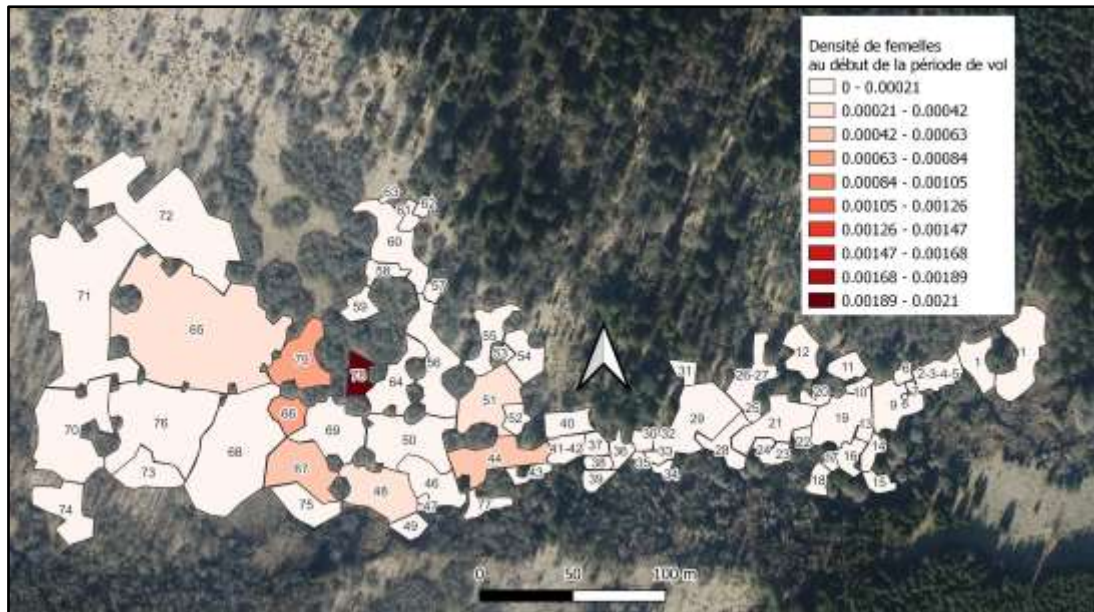


Figure12 : Représentation par patch de la densité de femelles au début de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

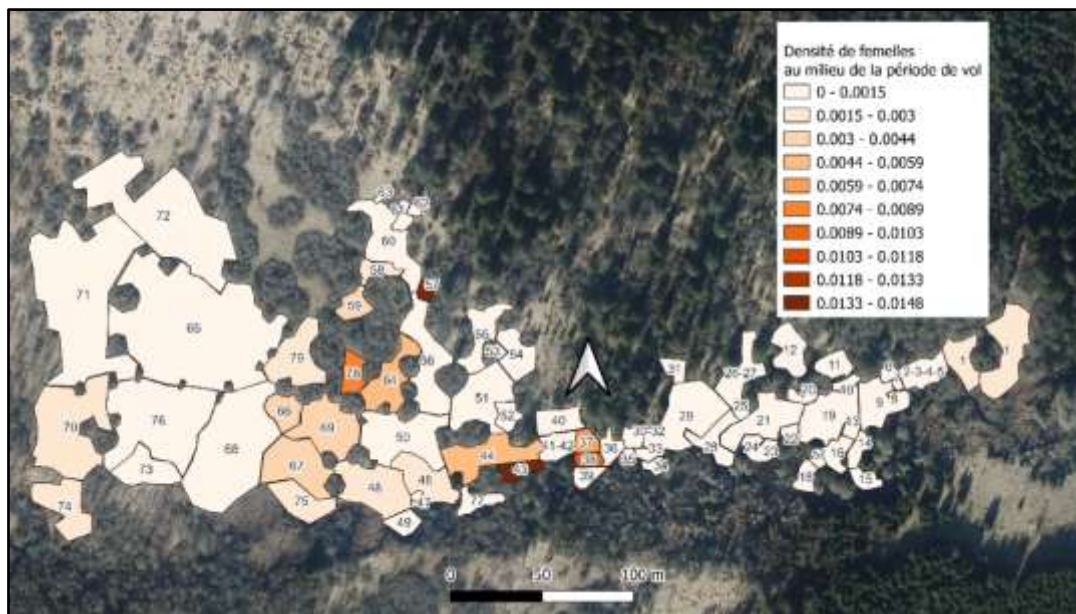


Figure13 : Représentation par patch de la densité de femelles au milieu de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

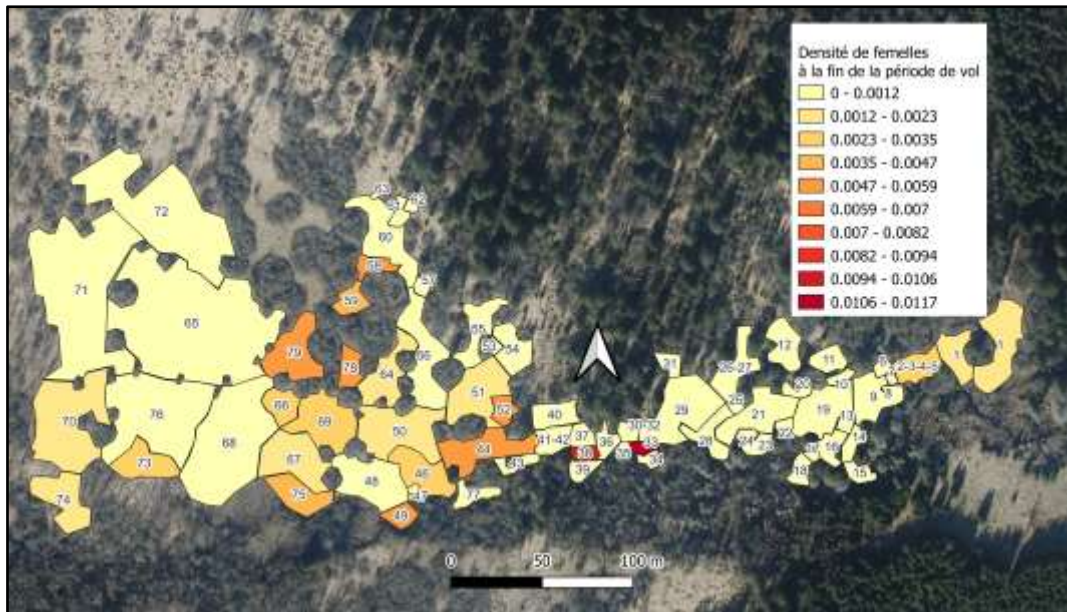


Figure14 : Représentation par patch de la densité de femelles à la fin de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

Ensuite, les figures 15, 16 et 17 représentent la densité des individus adultes mâles au début de la période de vol, au milieu et à la fin.

Au début, il y a les patches 43, 57, 66, 67, et 78 fortement peuplés allant de 0,0168 mâles par m² à 0,0336, les patches 44, 58, 59, 64, 69, 70, 74, 77, et 79 moyennement peuplés allant de 0,0067 à 0,0168 mâles par m², et les patches 1, 15, 18, 38, 46, 48, 50, 56, 60, 68, 73, 75, et 76 faiblement peuplés de 0,0034 à 0,0067 mâles par m². Au milieu de la période de vol, les patches faiblement peuplés restent dans les mêmes gammes, si pas diminuant jusqu'à 0. Il n'y a plus de grosses différences entre les patches moyennement et fortement peuplés, accueillant tous 0,0036 à 0,0108 mâles par m². En revanche, il y a une forte densité de 0,0325 à 0,0361 de mâles par m² au patch 47. On observe ensuite une diminution générale dans tous les patches à la fin de la période de vol. En effet, la majorité des patches peuplés sont les patches 1, nouvellement 8 et 9, 55, mais aussi 18, 48, 64, 66, 67, 69, 70, 73, 74, 78 et 79 avec une densité de mâles par m² allant de 0,00095 à 0,00474. Certains patches (18, 38, 43, 44, 52 et 75) montrent toujours une densité moyennement élevée allant de 0,00568 à 0,00947 mâles par m².

Les patches communs aux 3 cartes accueillant et intéressant probablement plus les adultes mâles sont les patches 1, 18, 44, 64, 66, 67, 69, 70, 74, 78, et 79.

Les tendances des variations d'occupation sont alors observées pour certains patches. Ce phénomène est observable pour les patches 70, 73 et 74. Après s'y être étendu en début de période de vol, la zone n'a pas été davantage ciblée en milieu de vol, mais l'est à nouveau en fin de période de vol lorsque les femelles l'ont aussi investie.

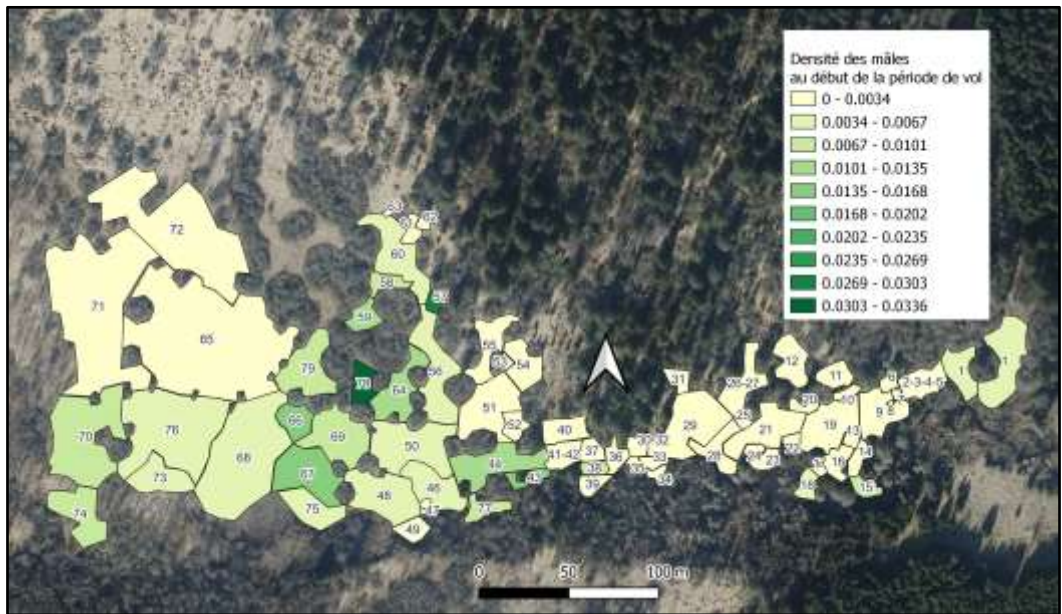


Figure15 : Représentation par patch de la densité de mâles au début de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

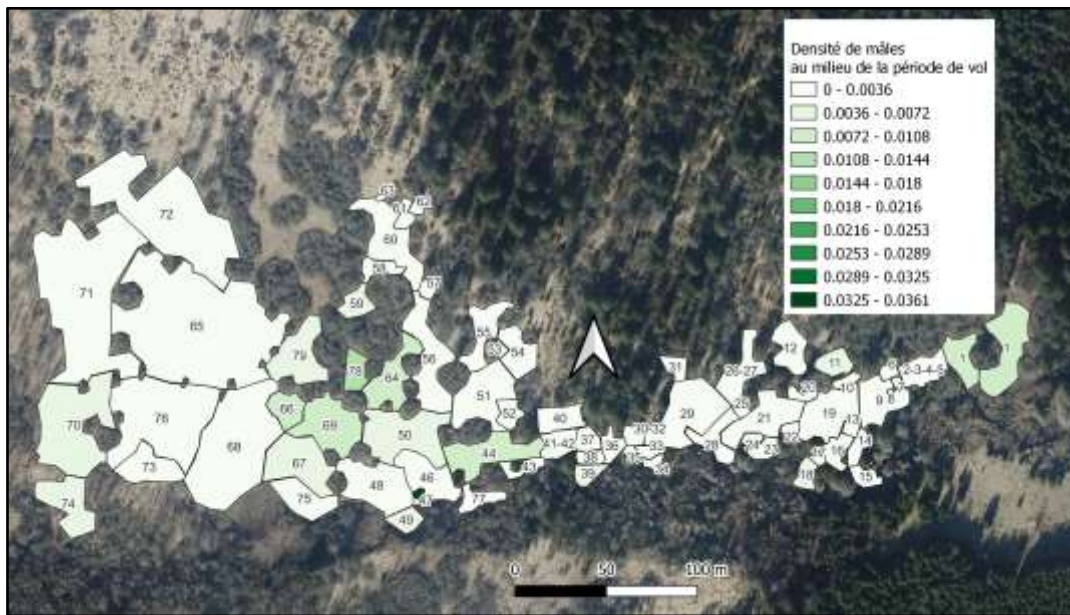


Figure16 : Représentation par patch de la densité de mâles au milieu de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

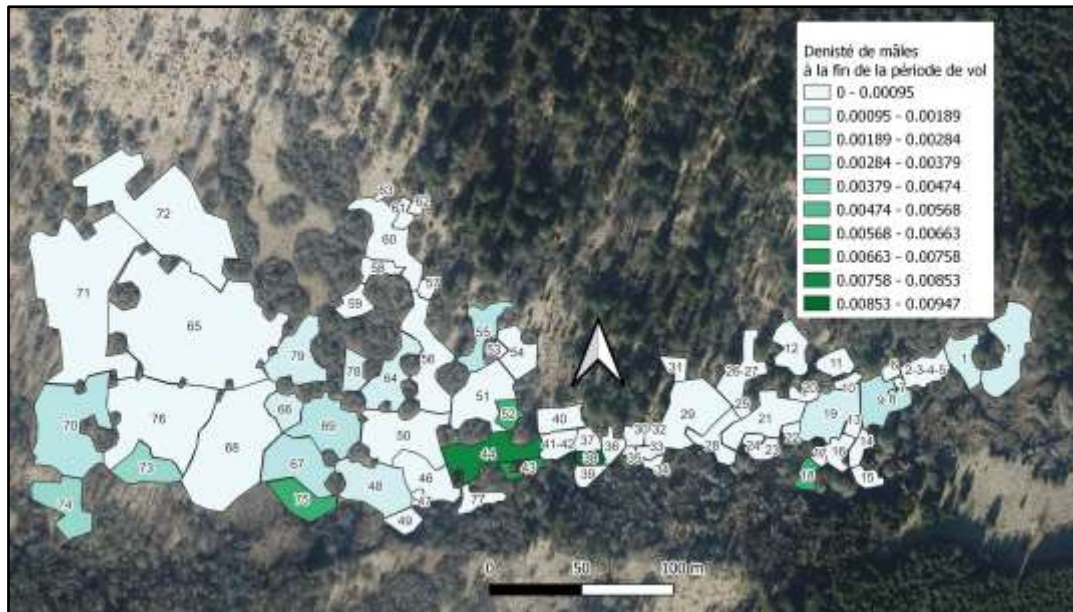


Figure 17 : Représentation par patch de la densité de mâles à la fin de la période de vol sur le site Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

Les patches accueillant et intéressant communément les adultes mâles et femelles sont donc les patches 1, 44, 64, 67, 69, 70, 74, 78 et 79. On remarque que les femelles ont un nombre plus élevé de patches d'intérêts (15) que les mâles (11). De plus, les patches convoités par les mâles sont tous, à l'exception du 18, également convoités par les femelles. Mais inversement, ce n'est pas le cas.

3.5. Variables d'intérêts

Que ce soit pour décrire la fréquentation relative ou l'émergence, certaines variables reviennent : la présence d'individus adultes femelles pour les mâles, la présence de bistorte (couverture végétale et/ou inflorescences spécialisées en fonction de ce qu'ils recherchent) pour les deux sexes, les composantes du sol en nutriments et pH pour les mâles, la présence de grands touradons et l'indice d'Ellenberg d'humidité pour les femelles lors de la fréquentation relative mais pour les deux sexes lors de l'émergence. Pour illustrer au mieux la fluctuation de ces variables d'intérêts selon les patches, nous avons réalisé des cartes sur le logiciel Q-Gis.

Tout d'abord, la figure 18 représente la variation spatiale de la corrélation entre la moyenne du nombre d'inflorescences et la moyenne de la couverture de bistorte. Pour rappel, les valeurs n'ont pas d'unité étant donné que ce sont les coordonnées de l'abscisse de l'ACP de cette corrélation qui sont exprimées. Les patches présents à l'ouest, patches 44 à 79, montrent globalement une valeur de 0,22 à 3,49. Tandis que les patches à l'est, patches 1 à 43, montrent globalement une valeur allant de -1,09 à 0,22. Par ailleurs, le patch 79 montre la valeur la plus élevée, comprise entre 4,8 et 5,46, suivit des patches 44, 68 et 69 avec des valeurs comprises entre 2,18 à 3,49.

De plus, lorsque on la compare avec les figures 22 et 23 de la répartition des femelles et des mâles, nous remarquons que les valeurs sont proportionnelles pour les mêmes patchs. Globalement les patchs avec de la bistorte montrent une présence d'individus, et inversement ceux sans bistorte ne montrent pas de présence d'individus. Il y a cependant les patchs 65 et 67 qui proposent moins de bistorte (0,85-1,53) que des patchs environnants (allant de 1,53 à 5,46) mais qui ont une proportion relative de femelles élevée (0,0784-0,0871) et de mâles élevée (0,0674-0,0866). D'autre part, nous voyons que certains patchs disposent de bistorte (2-3-4-5,6,7,8,9,10,18,19,43,49,73,75,77), même si la valeur est basse (0,22- 0,87), mais n'attirent pas les individus adultes (0-0,0087 pour les femelles et 0-0,0096 pour les mâles). Si l'on se concentre sur les patchs de fortes émergences dans les graphes 24 et 25, pour les femelles (0,0124-0,0178) et les mâles (0,0257-0,0368), on observe aussi un lien avec le graphe de présence de la plante hôte (figure 18). La bistorte est présente partout où il y a de fortes densités d'émergences de mâles et/ou de femelles à l'exception des patchs 33,37,57, 66. Si l'on vérifie dans les données de capture des individus correspondant aux caractéristiques d'émergence (C/R=C, Age=1) :

Tableau 11: Vérification des individus capturés d'âge 1 pour les patchs 33,37 et 57

C/R	ID	Sex	Patch	Age	Comportement
C	642	F	33	1	F
C	526	F	37	1	VD
C	503	F	57	1	VP

on remarque que les patchs 33, 37, 57 ne comptent chacun qu'une seule capture et donc montre un haut taux d'émergence seulement car ce sont des petits patchs. De plus, l'individu capturé en patch 37 montre un comportement de vol direct qui sert généralement à travers une zone hostile, ou en tout cas à rejoindre une autre zone plus propice. Lorsqu'on vérifie les captures correspondantes pour le patch 66, elles sont multiples, à des dates différentes et avec des comportements différents. Elles sont donc à prendre en compte. La seule zone d'exception est donc la 66.

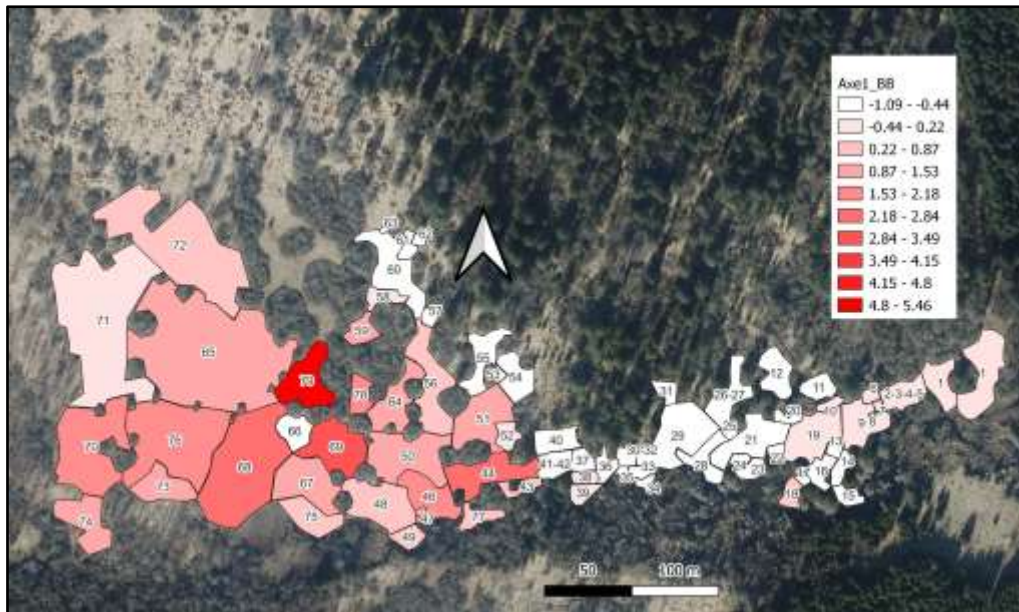


Figure 18 : Présence de *Bistorta officinalis* (couverture végétale et inflorescences confondues), décrite par le 1^{er} axe de l'ACP liant les variables, en fonction des patchs de Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

La figure 19 représente la variation spatiale de la corrélation entre les indices d'Ellenberg de pH et de composition du sol en nutriments. Tout comme pour la figure précédente, les valeurs n'ont pas d'unité étant donné que ce sont les coordonnées de l'abscisse de l'ACP de cette corrélation qui sont exprimées. On remarque alors que la tendance est l'inverse de la figure 18 car les valeurs les plus élevées (de -0,27 à 2,47) sont à l'est et les moins élevées (de -2,1 à -0,27) à l'ouest.

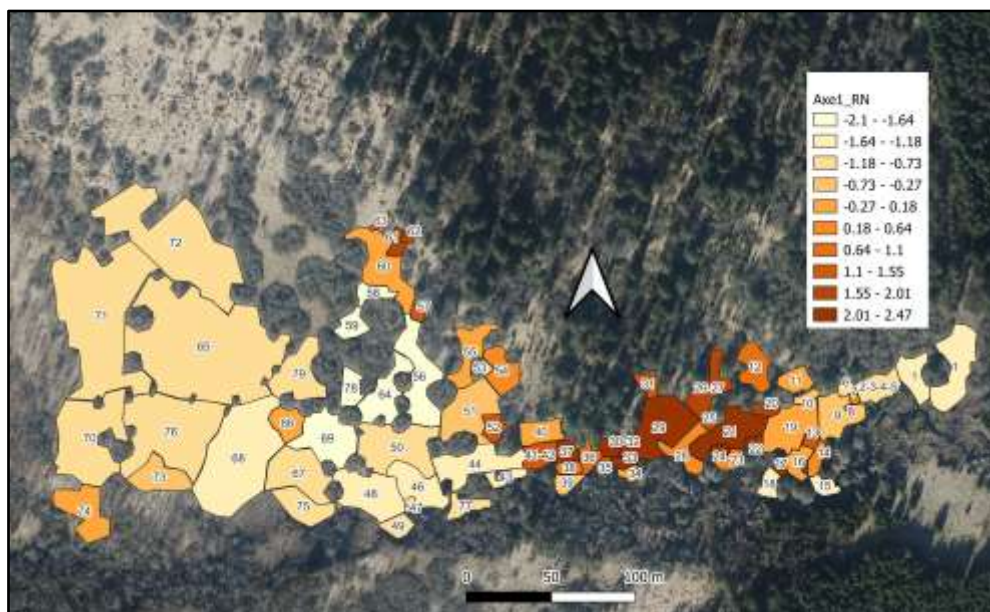


Figure 19 : Composition du sol en nutriments et pH, décrite par le 1^{er} axe de l'ACP liant les variables, en fonction des patchs de Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

En ce qui concerne la variation de l'indice d'Ellenberg décrivant l'humidité, visible à la figure 20, les sites les plus humides (6,18-6,3) sont sur les bords sud du site (patchs 16, 49, 73, 77), les zones

intermédiaires élevées (5,73-6,18) se trouvent également généralement au sud (1, 2-3-4-5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 18, 19, 28, 31, 34, 39, 43, 44, 50, 51, 54, 59, 60, 62, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 74, 75, et 76), les zones intermédiaires faibles (5,51-5,73) sont localisées généralement plus au nord du site (patchs 11, 12, 24, 25, 30-32, 33, 41-41, 56, 58, 64, 65, 78, et 79), et les moins humides (5,17-5,51) sont au globalement au nord-est (20, 21, 29, 35, 37, 38, 37, 55, 61).

Si on le compare aux figures 22 et 23 de la répartition relative des femelles et des mâles, il y a une fréquentation très faible (0-0,0087 pour les femelles et 0-0,0096 pour les mâles) dans les zones (patchs 40,49,73,77) avec la valeur d'indice la plus élevée (6,18-6,3). Les zones avec les fréquentations les plus élevées (0,0697-0,0871 pour les femelles et 0,077-0,0962 pour les mâles) se trouvent dans les zones d'humidité intermédiaire (5,51-6,18). C'est le même constat pour les patchs à fortes densité d'écloseries.

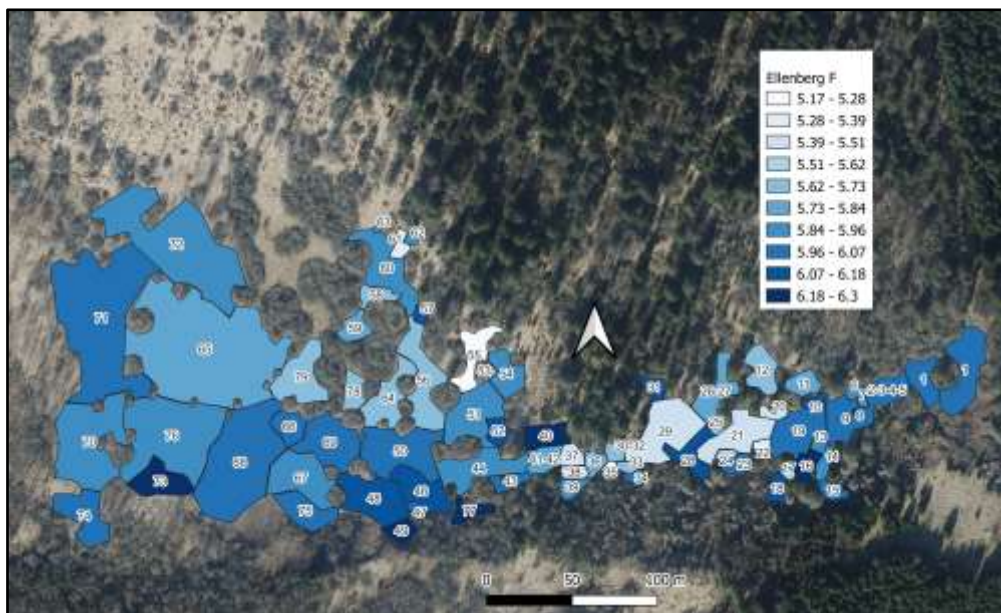


Figure 20 : Indice d'Ellenberg d'humidité en fonction des patchs de Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

Ensuite la figure 21, illustre la répartition du nombre moyen de touradons de grandes tailles (2 et 3) par quadra sur le site de Pisserotte. Ce nombre va de 5,2 à 6,5 pour les patchs 28, 66 et 71. Il est également élevé pour les patchs 18, 56, 70, 77, 78, et 79 allant de 3,9 à 5,2. Les patchs ayant un nombre moyen (1,95-3,9) de grands touradons sont les patchs 13, 14, 16, 34, 43, 44, 58, 64, 65, 67, 68 et 74. Ce nombre équivaut généralement à 0 pour les patchs à l'est.

Si l'on compare ce graphe au graphe 22 et 23, les patchs avec un taux élevé de fréquentation de femelles (de 0,0348-0,0871) et de mâles (0,077-0,0962) sont plutôt sur les patchs comprenant un nombre moyen de grands touradons (de 1,95 à 3,9). Par ailleurs, les patchs sans grands touradons et ceux avec un taux maximum de touradons ne montrent qu'un taux de présence très faible d'individus

(0-0,0261 pour les femelles et 0-0,0289). Il y a cependant des exceptions, avec des patches avec un taux de fréquence moyen pour des patches sans touradons (1, 46, 48, 50, et 69). Les patches 1, 33, 37, 48, 51, 57, 59, 69 et 73 font exceptions en montrant une certaine densité d'émergences pourtant sans grands touradons (0-0,65). Le patch 66 est aussi une exception, ayant un nombre très élevé de touradons (5,2-6,5).

Rappelons, que nous avons montré que les patches 33, 37 et 57 montrent une grande émergence mais que ce sont de petits patches et qu'ils n'ont en réalité qu'une seule capture.

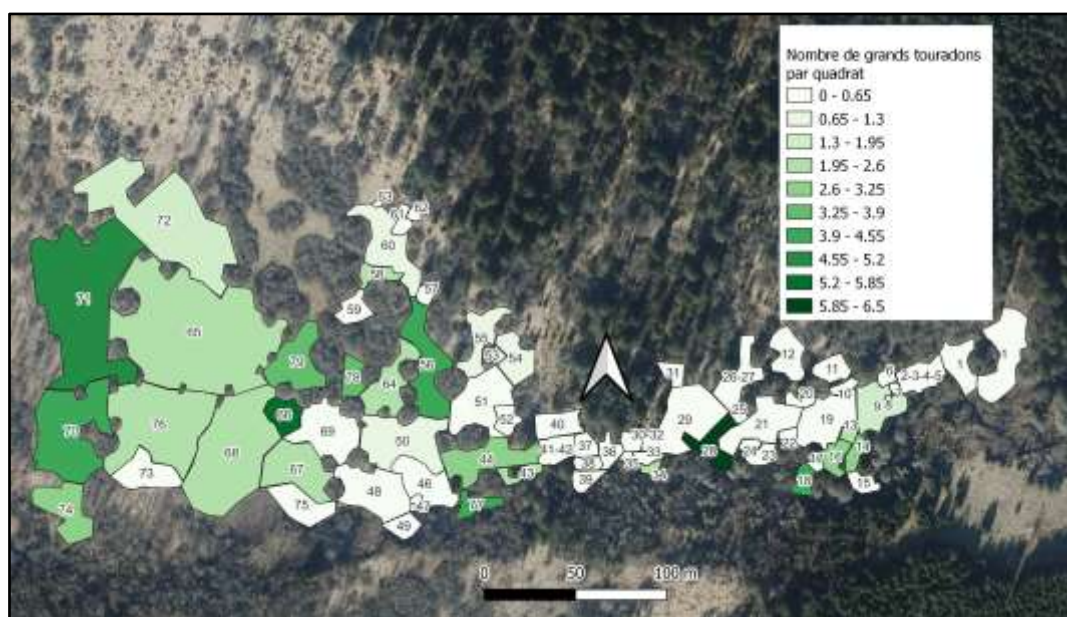


Figure 21 : Nombre de grands touradons (taille 2 et 3) en fonction des patches de Pisserotte (Auteur : Brans Victor)

Les graphes 22 et 23, de répartitions relatives des mâles et des femelles, sont répartis exactement sur les mêmes patches, avec quelques différences en termes d'abondance. Les sites avec plus ou moins d'intérêts pour les imagos seraient donc sur Pisserotte les patches 1, 44, 46, 48, 50, 51, 56, 58, 59, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 76, 78, 79.

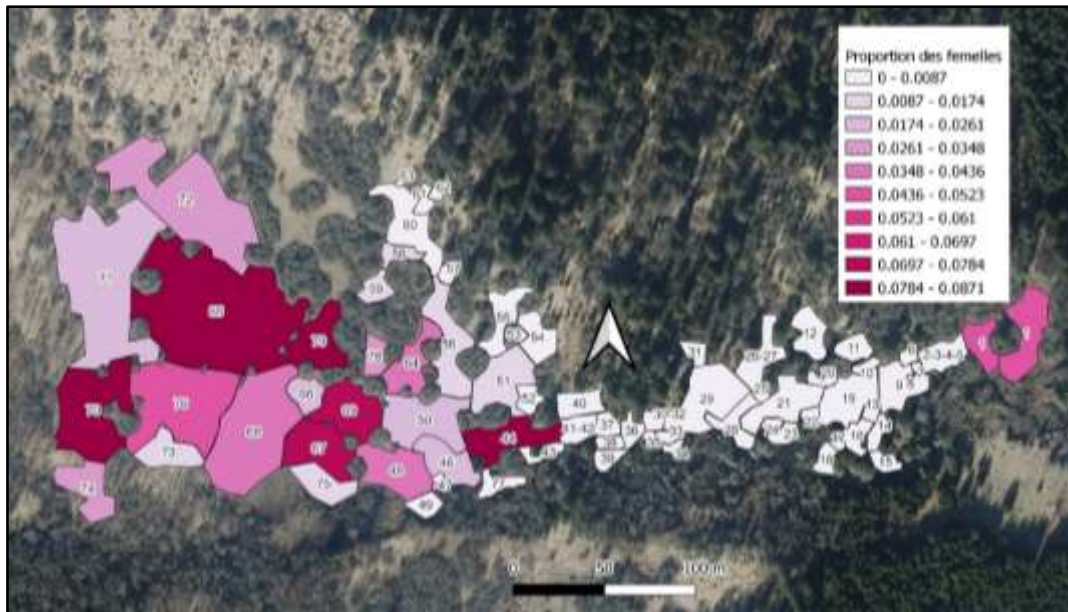


Figure 22 : Répartition relative des femelles en fonction des patches (Auteur : Brans Victor)

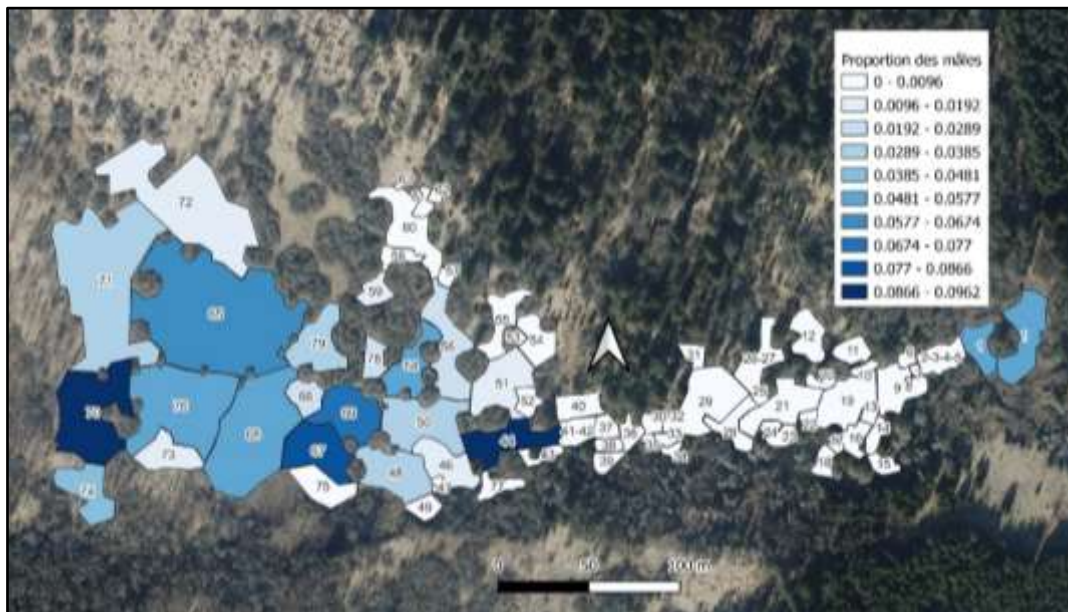


Figure 23 : Répartition relative des mâles en fonction des patches (Auteur : Brans Victor)

Attention, les échelles de densités d'abondance ne sont pas du tout similaires en fonction des sexes, il ne faut pas faire de conclusions hâtives. Par exemple, de premier abord nous pourrions penser qu'il y a une forte différence d'émergence en fonction des sexes au patch 79 au vu des palettes de couleurs, mais les densités tournent autour des mêmes valeurs pour les deux sexes (de 0,0074-0,011 pour les mâles et de 0,016-0,0178 pour les femelles). Nous pourrions plutôt comparer cela en termes de proportion relative. Par rapport à l'émergence totale des mâles, le patch 79 a des valeurs d'émergence faible, contrairement aux femelles dont l'émergence à ce même patch par rapport à l'émergence totale des femelles est élevée. C'est aussi le cas pour les patches : 33, 37, 48, 57. Dans l'autre sens, on a une

proportion d'émergences de mâles plus prononcée par rapport aux femelles pour les patches 15, 18, 38, 43.

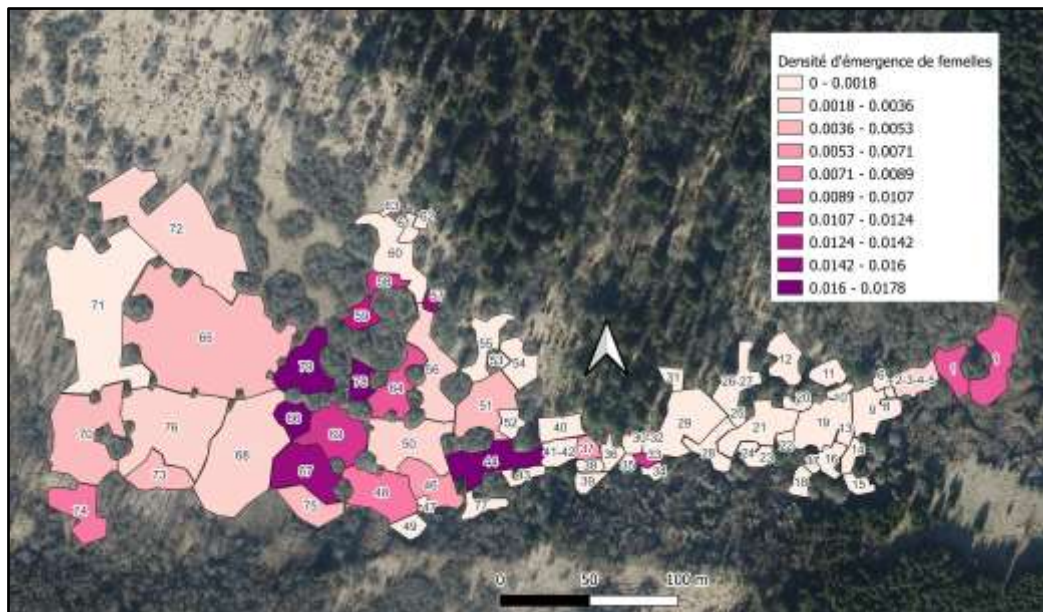


Figure 24 : Représentation de la densité d'émergence de femelles en fonction des patches (Auteur : Brans Victor)

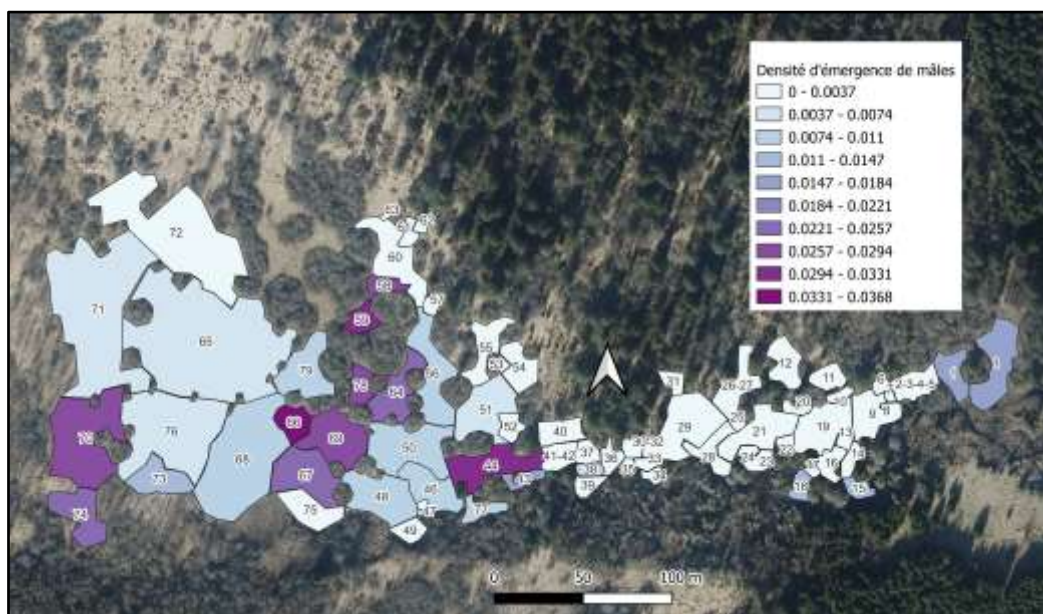


Figure 25 : Représentation de la densité d'émergence de mâles en fonction des patches (Auteur : Brans Victor)

4. Discussion

Pour rappel, l'objectif de cette recherche de mémoire est de définir les différents facteurs nécessaires à l'élaboration de l'indice de qualité d'habitat pour le stade adulte de *Boloria eunomia*. En effet, se baser uniquement sur la plante hôte surestime la taille de l'habitat et donc par conséquent la taille de la population (Turlure et al., 2010). Pour ce faire, nous avons testé l'effet des différentes variables pouvant avoir, selon nos hypothèses, un impact sur la répartition relative des adultes. Cela nous permettra de cibler les facteurs d'intérêts pouvant être considérés comme des ressources fonctionnelles nécessaires, de l'adulte en particulier. De plus, nous analysons les différentes variables exerçant potentiellement une influence sur la densité des premières captures d'adultes d'âge 1, notre meilleur proxy pour décrire l'émergence. En effet, si des papillons émergent dans certains patches, cela sous-entend que ces individus sont parvenus à réaliser l'entièreté de leur cycle en y trouvant les ressources nécessaires à ce dernier. Par la considération de ce proxy, nous supposons que les papillons capturés en âge 1 l'ont été près de leur zone d'émergence étant donné que notre espèce bouge assez peu. La discussion s'orientera donc sur l'interprétation de la signification des variables, de leur lien et de leur impact sur la répartition relative et la densité des imagos.

4.1. Interprétation des résultats de l'étude et comparaison avec les connaissances majeures accumulées.

a. Influences des variables sur la fréquentation et l'émergence des papillons adultes

Les variables ont un poids d'influence différent sur les papillons en fonction de leur sexe. De plus, si l'on cible la fréquentation (pour déterminer ce que les papillons adultes cherchent) ou l'émergence (qui reflète les ressources nécessaires au cycle complet), les variables montrent aussi une importance différente. Nous allons décrire ces variables par ordre d'importance.

Tout d'abord, on remarque une grande corrélation entre la fréquentation de femelles et celle des mâles, de même qu'entre l'émergence des femelles et des mâles. D'une part, si les individus ont une répartition analogue sur les cartes et que l'influence de la présence des femelles a un poids majoritairement élevé, c'est parce que la présence de femelles est la ressource principale que recherche les mâles. D'autre part, si les fortes émergences des jeunes imagos femelles et mâles se trouvent sur les mêmes patches, c'est parce que ces individus qui passent du stade de pupes au stade adulte ont été pondus ensemble, qu'importe leur sexe.

Ensuite, la présence de bistorte, inflorescences et/ou feuilles, est la variable qui semble avoir le plus d'influence sur la fréquentation et l'émergence des adultes, sexes confondus. Concernant l'émergence, la bistorte est présente partout dans les patches à fortes émergences. Pour la fréquentation, on remarque

alors que la proportion de bistorte n'a pas besoin d'être des plus élevée pour attirer les femelles et qu'un faible taux de plantes est déjà suffisant pour accueillir les imagos femelles. Cependant, il y a aussi certains patchs où il y a présence de la plante hôte et qui ne se montrent pas attractifs pour les femelles et, à l'inverse, des patchs qui n'ont pas de plante hôte mais qui se voient fréquentés par des femelles. Donc même si cette corrélation a un poids majoritairement élevé et qu'elle explique ainsi relativement bien la répartition des femelles, on comprend qu'elle n'explique pas à elle seule la distribution de ces dernières. Cela va dans le même sens que l'affirmation de Turlure *et al.* (2010) à propos de la surestimation de la taille de la population par l'estimation de la répartition unique de la plante hôte. De plus, cela prouve aussi que les mouvements de la femelle sont orientés par d'autres facteurs que la plante hôte. Par ailleurs, le nombre d'inflorescences explique négativement la fréquentation des papillons mâles adultes, or selon nos attentes cette variable devrait plutôt les attirer étant donné que c'est une ressource nutritive. Nous pouvons alors faire une supposition. Étant donné que la variable de répartition des femelles a un poids majoritairement élevé, il s'agit vraisemblablement d'une des variables principales qui induit la présence des mâles. Les femelles cherchent elles aussi les fleurs de bistorte. Cependant, en tentant de fuir les mâles pour éviter le harcèlement sexuel (Baguette et Nève 1994 ; Schtickzelle, 2003), elles fuient aussi les patchs caractérisés par un grand nombre d'inflorescences de bistorte. Les mâles en pourchassant les femelles fuient donc ces mêmes patchs. Ceci ne veut pas dire qu'ils fuient la bistorte en particulier. D'ailleurs, lorsqu'on compare la figure illustrant la répartition relative des mâles avec la figure représentant la présence de bistorte (par la corrélation des inflorescences et des feuilles, car même si dans ce cas seules les fleurs nous intéressent, la corrélation nous communique une information grossièrement similaire sur la présence de la plante hôte), celles-ci suivent les mêmes tendances quant à l'absence/présence des individus par rapport à l'absence/présence de la plante hôte.

En outre, le nombre de grands touradons joue un rôle important pour expliquer la fréquentation pour les femelles et d'émergence pour les deux sexes. Selon les cartes de fréquentation 22 et 23 et d'émergences 24 et 25, la préférence pour un nombre élevé de grands touradons n'est pas générale. Les patchs avec de trop grands taux ou sans touradons n'attirent pas les femelles, tandis que cela semble le cas pour ceux avec un nombre moyen. Sans être toujours le facteur principal des modèles, il a tout de même un poids conséquent : 0,6105 pour le modèle de fréquentation des femelles, 0,6487 et 0,9919 pour l'émergence des femelles et des mâles. Nous pouvons donc faire quelques suppositions quant au lien entre cette variable explicative et nos variables réponses. En cherchant des sites de pontes adéquats, qui seront les futurs sites d'émergence étant donné que les premiers stades sont peu mobiles, les femelles chercheraient, et donc fréquenteraient, une certaine catégorie de touradons répondant à

des critères microclimatiques précis (Turlure et al., 2010). Ceux-ci ne doivent pas être trop petits pour répondre aux conditions d'humidité et température. Mais si ceux-ci ne doivent pas non plus être trop gros non plus, c'est peut-être dû au fait que, dans ce cas, les graminées qui les constituent peuvent monopoliser la surface, ne laissant plus de place à la plante hôte ou d'autres types de végétations offrant des conditions microclimatiques intéressantes, pour se développer. D'ailleurs, lorsque nous comparons la carte de la présence de bistorte avec celles de touradons, les patchs avec un taux maximum de touradons ont effectivement des valeurs très faibles de corrélations inflorescences-couverture de bistorte.

Tout comme pour les touradons, l'humidité impacte la répartition des femelles et l'émergence des femelles et des mâles. En cherchant des sites de pontes adéquats, qui seront les futurs sites d'émergence, les femelles chercheraient, et donc fréquenteraient, certains patchs correspondant à des critères d'humidité précis. La variable correspondant à l'indice d'Ellenberg la traduisant montre à chaque fois une influence négative. Cela voudrait dire, soit que les imagos femelles fuient les zones trop humides, soit qu'elles n'y trouvent pas d'intérêt particulier, ou encore que cette variable illustre la présence ou l'absence d'une autre variable qui est significative pour l'espèce. Cependant, il est utile de rappeler de nos papillons résident dans une tourbière, par définition « zone humide colonisée par la végétation dans un milieu saturé en eau » (Muséum national d'Histoire naturelle, 2023). Tout comme *L. helle*, *B. eunomia* est un papillon résidant dans les prairies humides et tourbières (Chuluunbaatar, et al., 2009). Ce n'est donc pas logique de dire qu'elles fuient l'humidité. De plus, sa plante hôte est aussi rattachée à ce type de milieu : forêts alluviales et prairies humides, même si possédant une amplitude hydrique large (Jacquemart, et al., 2014). Nous devons donc nuancer l'interprétation de l'influence de cette variable. En comparant les cartes 20 et 22, nous avons compris que dans l'entièreté du site en condition humide, seule une gamme moyenne d'humidité serait optimale. Ces légères variations d'humidité pourraient, par exemple, exercer une influence sur la qualité des inflorescences et sur les conditions microclimatiques offertes par la végétation ainsi que par les touradons. De surcroît, l'information de la variation de l'humidité pourrait informer les femelles sur les zones potentiellement inondables sur le long terme qui sont donc à fuir. Si les zones de ponte se trouvent trop longtemps immergées, il y aurait un risque pour les œufs et larves peu mobiles. D'ailleurs, les sites d'émergences ne se trouvent pas directement en bordure du cours d'eau, mais à quelques mètres (au minimum 10m) plus loin.

De surcroît, la corrélation de la composition du sol en nutriments et en pH exerce une influence négative importante (0,6953 et 0,7514) sur les mâles, que ce soit pour la fréquentation ou l'émergence. L'influence de cette corrélation pourrait être un effet en cascade de la présence, des caractéristiques,

de la qualité de la plante hôte et de la végétation environnante, offrant un microclimat particulier. Effectivement, l'effet du pH peut affecter la disponibilité de certains ions dans le sol (FAO, 2023) ce qui influence directement le développement des plantes (Gondal et al., 2021). Un sol trop acide (<5.5) rend disponible des quantités toxiques d'aluminium et de manganèse et inhibe l'activité de certains organismes (FAO, 2023). Rappelons que Pisserotte est constitué en majorité d'un sol paratourbeux dont le bord sud a les caractéristiques d'un sol tourbeux. Les tourbières peuvent être classées selon différents critères, dont le pH. Il y a des tourbières acides avec un pH inférieur à 4, recouvertes majoritairement de sphaignes, « mousse de la famille des *Sphagnaceae* », et il y a des tourbières alcalines avec un pH supérieur à 6 recouvertes majoritairement de carex, « aussi appelées laïches, ces plantes font partie de la famille des Cypéracées » (Muséum national d'Histoire naturelle, 2023). Les carex étaient effectivement considérablement présents dans la zone paratourbeuse. La sphaigne n'était pas seulement présente dans la zone tourbeuse mais dispersée sur différentes zones du site, parfois même regroupée en touradons que nous avons dû classer différemment. Etant donné que le pH influence les cycles géochimiques des sols, il a une incidence sur les processus chimiques, biologiques et physiques des sol qui influence la croissance et la biomasse des plantes (Gondal et al., 2021). Dès lors, malgré les informations différentes transmises par les variables de présence de bistorte et de la composition du sol, le lien entre ces variables est donc évident. La composition du sol en nutriments et pH peut expliquer la présence et la qualité de la végétation, comme la plante hôte ou comme les touradons. Variables fondamentales étant donné que la fleur est essentielle comme ressource nutritive pour les deux sexes. Les feuilles sont nécessaires à la femelle pour pondre ses œufs et les touradons peuvent offrir des conditions thermiques nécessaires au développement des chenilles (Turlure et al., 2010). De plus, en fonction des plantes présentes influencées par la composition du sol, leurs caractéristiques jouent sur la vitesse du vent, la température et l'humidité environnante, offrant un microclimat particulier (Perrier, 1979). Ces conditions spécifiques influencent les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes à l'échelle de la feuille (Caillon, 2016). Cette même végétation peut ainsi donner des indices sur le microclimat présent dans chaque patch, dont les variations se distinguent des variations ambiantes. D'ailleurs, lorsque l'on compare les graphes de répartition et d'émergence des mâles par rapport à celui illustrant la répartition de cette variable sur les patches de Pisserotte, ils ont une répartition opposée. Cela sous-entend que les mâles ne vont pas sur les patches avec une certaine gamme de nutriments et un pH, les influençant d'une façon ou d'une autre, par exemple avec la végétation associée.

En ce qui concerne la température et la luminosité, l'un affecterait les mâles et l'autre les femelles. Cependant, ces variables sont tout de même corrélées, apportant des informations relatives entre autres

au rayonnement lumineux. Si cette corrélation n'a pas été approfondie durant la phase d'analyse c'est parce que l'axe d'ACP regroupant les informations analogues ne rassemblait « que » 77,7% et nous avons choisi arbitrairement de ne prendre en compte que les corrélations regroupant au moins 80% de l'information. Par ailleurs, il a déjà été montré que pour des insectes, la luminosité avait son importance pour la régulation des rythmes de vie quotidien et saisonnier (circadien et circannuel). D'ailleurs, même si les migrations sont souvent déclenchées plutôt par la variation des températures, des études ont pu mettre en évidence que l'horloge circadienne des papillons Monarque jouait un rôle non négligeable pour leur migration annuelle, concernant le contrôle de leur orientation (Goldbeter, 2007, p362). Il se pourrait donc que la luminosité joue un rôle essentiel dans l'émergence de nos papillons, permettant aux organismes de se synchroniser aux variations des périodes de l'environnement. Rappelons que ces mêmes processus influencent beaucoup la floraison (Goldbeter, 2007, p363). Les papillons ont tout intérêt à émerger lorsque leur plante hôte peut leur fournir les ressources fonctionnelles nécessaires. Le rôle de la température est directement compréhensible étant donné que *B. eunomia* est un organisme poïkilotherme (Schtickzelle, 2003) dont la température affecte directement leur mode de vie, développement et activités (Pernet, 2015).

Quant à l'ouverture des patchs, elle serait aussi propice à la fréquentation des femelles. Cela pourrait être lié aux besoins de luminosité pour l'émergence des femelles. La préférence pour les milieux ouverts traduit aussi un avantage pour le vol, alors facilité, ou encore une aversion pour les milieux boisés. Selon Faure (2007), la définition d'un milieu ouvert reste très subjective et liée au sujet auquel on l'applique. En ce qui concerne les *Rhopalocera*, nom aujourd'hui obsolète pour désigner les « papillons de jours », l'ouverture correspond à tout autre habitat que les milieux arborés, les manteaux pré-forestiers ou les milieux arborescents. (Demerges & Bachelard, 2002). Cependant, sur le terrain, nous avons aussi observé une tendance inverse car certains papillons avaient l'air de se réfugier dans les arbustes pour éviter la capture ou lors de fortes interactions avec leurs congénères. Dans ce cas, des patchs en situation de bordure dans des milieux semi-ouverts pourraient être davantage intéressants. C'est le cas par exemple pour l'espèce de papillons *Satyrium ilicis* qui sont plus abondant dans les sites comportant du nectar, abrités par des buissons et petits arbres et non loin de grands chênes (Maes, *et al.*, 2014). Mais aussi de *Lycaena helle*, espèce rare d'Europe centrale se nourrissant entre autres aussi de *B. officinalis*, qui malgré le fait qu'elle préfère les paysages ouverts tels que les prairies, clairières et tourbières, se retrouve aussi dans les forêts riveraines, de bouleaux, mixtes, *etc.* Cette espèce aussi semblerait aimer les paysages ouverts à proximité de broussailles et d'arbres (Chuluunbaatar, *et al.*, 2009).

Une autre variable qui devrait être prise en compte de façon importante pour qualifier la densité de l'émergence et donc la qualité des patches, est le taux de parasitisme des chenilles (Turlure *et al.*, 2010). En effet, même si le patch remplit les conditions précédentes, s'il y a du parasitisme, la mortalité augmente et certains individus ne parviennent pas à réaliser l'entièreté de leur cycle de vie. De plus, selon des études précédentes, les chenilles et les parasitoïdes se trouveraient dans les mêmes microhabitats ajoutés à une grande abondance de la plante hôte (Chouët, *et al.*, 2011). Déjà dans les premières études démographiques sur l'espèce étudiant le taux de croissance et l'abondance, il a été mis en avant une densité-dépendance liée au parasitisme (Schtickzelle, *et al.*, 2002). *Melitaea cinxia*, un autre papillon, subit aussi un parasitisme spécialisé par un insecte appartenant au genre *Cotesia*. Tout comme pour notre papillon le succès du parasitoïde dépend de la disponibilité de l'hôte mais aussi du microhabitat. Cet article nous informe aussi que la qualité de l'espèce hôte du parasite dépend de l'espèce végétale dont il se nourrit (Van Nouhuys, & Hanski, 1999). La qualité d'habitat, incluant les différentes variables citées précédemment, est donc intéressante pour comprendre au mieux le parasitisme de notre espèce.

b. Apparition différée dans le temps et l'espace

Dans la littérature, il a déjà été établi qu'il y avait une différence d'émergence temporelle entre les mâles et les femelles. Analysée jour par jour, on observe d'ailleurs que la taille de la population s'apparente à deux distributions paraboliques superposées et décalées entre les deux sexes (Schtickzelle, *et al.*, 2002). Cependant, lors de l'analyse des cartes nous voyons qu'il y a aussi un comportement d'occupation spatiale différent entre les mâles et les femelles. Les mâles ont une tendance à occuper un large nombre de patches tandis que les femelles restent concentrées sur certains d'entre eux.

En effet, les patches accueillant les femelles sont généralement constants et moins nombreux tout le long de la période de vol, fluctuant seulement en densité d'individus adultes. Toutefois, elles semblent parfois abandonner certains patches pour aller en occuper d'autres. Sachant que les stades juvéniles ont besoin de feuilles de bistorte, de touradons avec un microclimat adapté, peu de parasitisme pour réussir à survivre et pour aller au bout du cycle (Turlure *et al.*, 2010), et que les femelles adultes recherchent la plante hôte pour ses inflorescences et ses feuilles, des touradons, une gamme d'humidité spécifique et une ouverture spécifique induisant une certaine luminosité, il se peut qu'il y ait des modifications de qualité d'habitat pour les adultes d'une année à l'autre. En effet, les touradons jouent un rôle important pour les larves et sont majoritairement immuables dans le temps. Leur structure restera constante d'une année à l'autre pouvant offrir les mêmes conditions pour un microclimat adéquat. Alors que les conditions considérées de qualité pour les femelles adultes sont modifiables selon des

facteurs externes. Par exemple, le changement climatique, la présence de castors et les changements anthropiques impactent le développement et la qualité de la plante hôte. Il en est de même d'autres couvertures de végétation importantes pour le microclimat, le taux d'humidité des patchs d'habitats et la structure du paysage qui induisent des changements de conditions d'ouverture et de luminosité.

Nous proposons une structure d'organisation spatiale pour les imagos femelles en 2 temps : (1) L'émergence sur des patchs d'habitat qui ont répondu aux critères de qualité d'habitat pour la génération d'adultes passée et qui répondent aux critères de qualité d'habitat des stades peu mobiles de l'année actuelle ; (2.a) Dans le cas où le patch d'émergence est toujours de bonne qualité pour les imagos, les femelles s'y cachent et y restent ; (2.b) Dans le cas où le patch d'émergence ne répond plus aux critères de qualité d'habitat des imagos ou que les patchs environnant le sont davantage, les femelles se réorientent vers des patchs de meilleure qualité.

En ce qui concerne les mâles, ils sont répartis sur une plus grande gamme de patchs jusqu'au milieu de la période de vol. A la fin de la période de vol, on voit qu'ils se concentrent sur les mêmes patchs que les femelles. Nous pourrions expliquer cela par le fait que le milieu de la période de vol correspond au pic d'émergence des femelles, induisant un nouveau modèle de schéma de répartition pour les mâles et donc une réorganisation spatiale de ces derniers. Nous proposons donc une structure d'organisation spatiale pour les mâles en 3 temps : (1) l'émergence et l'accroissement de leur occupation spatiale en quête de partenaires sexuels, encore très rare à cette étape ; (2) la réorganisation spatiale en fonction du schéma des répartitions initiales des femelles ; (3) la concentration des mâles sur les patchs correspondant à la répartition finale des femelles.

La tendance observée sur le terrain est donc certainement un pattern de répartition spatiale exprimant l'utilisation et la recherche des patchs de qualité pour les femelles influençant la répartition des mâles. Les femelles peuvent, comme le prédisent les modèles précédemment établis, être des ressources fonctionnelles recherchées par les mâles. Des recherches antérieures prédisaient ces mêmes intérêts en fonction des sexes (Schtickzelle, *et al.*, 2002).

4.2. Piste de développement

a. Amélioration de la mise en place de l'étude et de la prise en compte des variables

Cette étude a été réalisée sur le site comprenant une grande population de *Boloria eunomia* connue au Plateau des Tailles en Ardenne belge pour avoir un assez grand nombre de données pouvant expliquer la réponse aux potentielles (ou non) variables fonctionnelles. Cependant, supposer que les conditions du site de Pisserotte seraient généralisables à l'entièreté des sites accueillant *B. eunomia* serait une erreur. Déjà par son altitude environ 565m, ce site se différencie des autres. Un autre site d'Ardenne

belge qui abritait une grande population de notre espèce, aujourd'hui éteinte, se trouve environ 350m d'altitude (Stilmant & Schtickzelle, 2020). L'altitude pourrait être un facteur important étant donné que *B. eunomia* est une espèce identifiée comme relique glaciaire (Udvardy, 1969). Des études réalisées sur un ensemble de papillons, non caractérisés comme reliques glaciaires, nous ont cependant montré que l'altitude n'avait que peu d'effet sur la taille des populations contrairement à l'effet de la fragmentation (Thomas *et al.*, 1998). Il serait intéressant d'approfondir cela pour savoir si une différence de 200m peut avoir un effet significatif sur les ressources fonctionnelles et sur *B. eunomia*. De plus, en augmentant le nombre de sites d'étude nous pourrions comparer l'effet de certaines variables qui pourraient être confirmées, réfutées ou même approfondies.

D'autres part, les patchs ont été établis selon une vision humaine structurelle du paysage. Cependant, cela peut induire un biais car l'approche qu'a un papillon adulte sur cette même structure peut être différente. Cette approche a permis de ne pas avoir une séparation binaire séparant l'habitat du non-habitat par une matrice, mais plutôt une approche intermédiaire. Cependant, on pourrait affiner l'approche en redivisant les patchs de façon plus détaillée et en réalisant des interpolations spatiales pour davantage cibler l'information de la présence des papillons mais aussi des variables pouvant impacter la qualité d'habitat. En effet, étant donné que nous avons certains grands patchs déterminés sur base d'une vision humaine fin mai avec les caractéristiques de la végétation présente à ce moment-là, il se peut que cette division ne soit pas adéquate pour le papillon et ses ressources. Par exemple, si le patch est renseigné comme intéressant pour le papillon, il se pourrait que seule une partie de celui-ci soit concerné.

Lors de cette étude nous avons pu mettre en avant le fait que nos papillons étaient sensibles à différentes variables, bon indicateur du changement climatique. Certaines recherches maintiennent que le microclimat est d'une importance cruciale, surtout pour les stades immatures moins mobiles (Stuhldreher & Fartmann, 2018). Bien que nous ayons déjà une estimation des paramètres d'humidité et de température grâce aux indices d'Ellenberg, il est important de les mesurer de façon absolue (et non de seulement les déduire) pour pouvoir comparer et comprendre les préférences microclimatiques des différentes espèces d'un même mésoclimat ou d'une même altitude (Stuhldreher & Fartmann, 2018). Il est donc important d'arriver à cibler ces variables sensibles. Boggs et Inouye (2012) soutiennent aussi cette idée étant donné que les conditions météorologiques déterminent la dynamique des populations directement ou indirectement en agissant sur les individus des populations ou des concurrents, prédateurs et proies. Selon des études antérieures, il était déjà connu que les principales sources de mortalité des adultes devaient être la prédation et les conditions météorologiques défavorables (froid et pluie) (Schtickzelle, *et al.*, 2002). Nous avons perdu des données non

négligeables pour répondre à cette question de recherche car nous avons trop peu de senseurs pour avoir des données significatives. Ceux-ci auraient pu nous renseigner sur de potentielles conditions microclimatiques sur les patchs d'habitats et de non-habitat. Par exemple, une étude a suivi 3 espèces de papillons habitant le long d'un gradient climatique en Allemagne centrale. Cette étude a révélé qu'il y avait, en plus des différences interspécifiques le long de ce gradient, une influence des caractéristiques locales de l'habitat par le chauffage radiatif de la couche d'air proche du sol (Stuhldreher & Fartmann, 2018). Il serait donc intéressant d'avoir quasi un senseur par patch pour réaliser une interpolation spatiale précise. Cela nous donnerait aussi davantage de données pour augmenter notre pouvoir statistique et réussir à expliquer nos nombreuses variables réponses.

Ensuite, bien que le nombre moyen de grands touradons dans les patchs fasse partie des variables avec beaucoup de poids dans les modèles, nous n'avons pas effectué la catégorisation des différentes tailles et types de touradons dès le début de l'expérimentation. Cette catégorisation est venue par la suite, en observant qu'il y avait des différences non négligeables entre les touradons des différents sites. Il serait intéressant de recommencer cette caractérisation dès le début de la prise de relevés pour avoir suffisamment de répliques. Nous pourrions même améliorer cette comparaison entre touradons en mesurant la circonférence et la hauteur de ce dernier. Mais aussi, nous pourrions comparer les caractéristiques des touradons présents dans les zones de grandes fréquentations ou émergences et zones où les valeurs sont quasi nulles. Par exemple, comparer la composition, la diversité, la température, l'humidité des touradons.

De plus, la prise de mesures de l'ouverture des patchs est à améliorer. En effet, l'indice par lequel on la quantifie est subjectif, dépendant de la conception personnelle de l'observateur. Il serait intéressant de quantifier objectivement cela à l'aide de méthodes cartographiques en utilisant l'analyse des grilles de cellules et/ou les métriques du paysage. La première méthode « évalue le paysage en calculant différentes propriétés spatiales au moyen de polygones en forme de grille ou de cellules raster » (Liu et al., 2020 ; p.2 ; Nijhuis, *et al.*, 2011). La seconde « effectue une analyse spatiale des parcelles d'utilisation des terres [...], dans laquelle on quantifie les métriques potentielles de compositions et configurations paysagères verticalement via raster ou vecteur » (Liu et al., 2020, p.2 ; Nijhuis, *et al.*, 2011). Après la catégorisation objective de l'ouverture, nous pourrions observer plus attentivement les comportements de *Boloria eunomia* près des bordures de milieux fermés. Il s'agirait de comprendre si les événements de vols proches ou en strates arbustives ou arborescentes se présentent sur le long terme, offrant par exemple un abri récurrent, ou s'il est occasionnel, servant de point de fuite. L'objectif serait alors de montrer si notre espèce se conduit plus qu'attendu comme un organisme écotone, dont la strate arbustive ou arborescente entrerait dans son habitat fonctionnel.

Pour améliorer la partie de l'étude concernant l'analyse de la qualité d'habitat des adultes en fonction de la fréquentation relative et de l'émergence de ces derniers, nous pourrions exclure les papillons capturés en vol direct. En effet, ce comportement de vols serait plutôt utilisé pour traverser des zones non intéressantes, voir hostiles. La capture de ces individus ne renseigne alors pas sur les ressources recherchées. Nous avons aussi regardé les différentes captures concernées par le vol direct en annexe (AnnexeIII) pour s'assurer qu'il n'y ait pas de gros biais pour notre étude. Notons qu'il ne faut pas tenir compte des analyses pour les patchs 18, 19, 37, 38, 46, 52, 60, 72, et 71 qui ont des proportions de vols directs trop élevés dans les captures (>50%).

Pour améliorer la partie de l'étude concernant l'analyse de la tendance de répartition spatio-temporelle en fonction des sexes, il serait intéressant de réaliser un modèle quadratique étant donné que l'émergence des papillons suit une dynamique « en cloche ».

b. Perspectives d'études

Il serait intéressant de relier cette étude à une étude analysant les sites de pontes. En effet, nous pourrions analyser les variables modifiées lors de changements, ou non, de site de ponte pour confirmer notre proposition d'organisation spatiale en 2 temps pour les femelles et pour cibler de façon plus appropriée les variables de qualité d'habitat pour les femelles adultes

De même, au vu de l'influence probable de la composition du sol en nutriments, en pH et en humidité sur la plante hôte et sur notre espèce, il serait intéressant de comparer notre étude à une étude analysant l'impact du castor sur les milieux. Effectivement, la zone Sud du site de Pisserotte est bordée par un cours d'eau pris d'assaut par les castors. Leur présence, activités et leurs constructions (barrages) influencent sûrement les variables préalablement citées.

Analyser en laboratoire les caractéristiques de *B. officinalis* prélevées à différents endroits sur le terrain pourrait aussi être pertinent. Cela permettrait de comparer la répartition de notre espèce en fonction de la qualité de la plante hôte. Nos hypothèses sur l'influence probable de la composition du sol en nutriments, en pH et en humidité sur la plante hôte et sur notre espèce pourraient pour être vérifiées.

4.3. Implications de l'étude dans la conservation

Comme dit précédemment, les causes anthropiques sont une réelle menace et dégradent à grande échelle de nombreuses zones naturelles. L'Union Européenne en a conscience et tente de mettre en place différentes stratégies pour préserver et restaurer notre biodiversité. La directive Habitat (Directive H., 1992) est d'ailleurs une des deux bases, avec la directive Oiseaux, de l'élaboration du réseau Natura 2000, le plus grand réseau coordonné de zones protégées au monde (Commission Européenne, 2023). Cependant, il y a deux grands problèmes à la mise en place concrète de solutions

par ces directives. Tout d'abord, ces directives n'ont pas d'effets légaux (Directive H., 1992), mais cela relève d'un autre domaine d'expertises. Ensuite, il est difficile d'évaluer la quantité, la qualité et la valeur fonctionnelle des habitats ciblés. Réussir à développer un tel outil nécessite une approche écosystémique holistique. Cette approche doit se concentrer à la fois sur les espèces et les habitats individuels, prenant en compte les diverses variables à différentes échelles spatiales et temporelles appropriées (Diaz *et al.*, 2004). Elaborer un tel outil permettrait une meilleure gestion intégrée des zones ciblées (Liao, *et al.*, 2023).

Diaz *et al.* (2004) proposent alors une liste d'objectifs auxquels cet outil doit répondre pour évaluer écologiquement les habitats :

- Classer qualitativement les habitats selon le temps et/ou l'espace en fonction de leurs caractéristiques physiques, chimiques et biologiques.
- Identifier les relations entre les perturbations anthropiques et les habitats/espèces cibles.
- Comparer l'état de la performance de l'écosystème par rapport à ses états historiques récents ou sites de références appropriés.
- Intégrer des modèles prédictifs et approches théoriques
- Être communicable, pertinent analytiquement et statistiquement parlant, répondant aux exigences environnementales des critères législatifs.

La cartographie simple, impliquant l'évaluation de la richesse spécifique ou complexe, impliquant une analyse multivariée, semble être un bon moyen de communication de la qualité d'habitat d'une zone ciblée (Diaz *et al.*, 2004). Elle participe aux objectifs de gestion écosystémique, de conservation de la biodiversité et de durabilité environnementale (Liao, *et al.*, 2023).

Pour ce faire et identifier les caractéristiques écologiques clés nécessaires à la définition de plan de conservation, une étude (Hu, *et al.*, 2019) a proposé une approche d'évaluation intégrée grâce à l'intégration d'informations spatiales complètes et un système d'index comprenant une vingtaine d'indicateurs. Ils ont d'abord séparé la sensibilité des écosystèmes en « sensibilité endogène » et « sensibilité exogène ». La première fait référence aux caractéristiques typiques de l'habitat, aux histoires biologiques des espèces importantes, aux zones de concentrations et de répartition évaluées par les indices de richesse, de biomasse ou de diversité. La deuxième fait référence aux perturbations externes de l'écosystème naturel dues aux pressions externes qu'elles soient naturelles (événements extrêmes) ou anthropiques. Grâce à cette catégorisation, ils ont pu mettre en avant les zones prioritaires pour la gestion. Comme l'on peut voir sur le graphe suivant (figure 26), la zone A présentant une sensibilité exogène et endogène a plus de possibilités de problèmes.

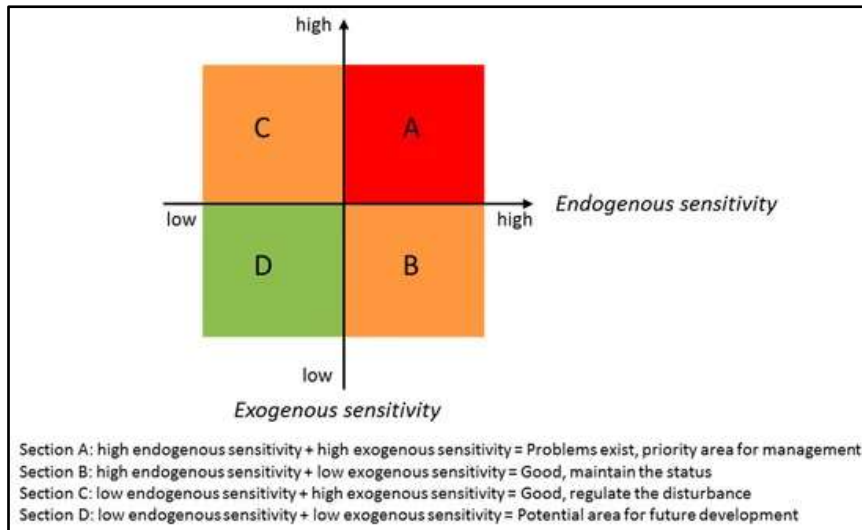


Figure 26 : Combinaisons de stratégies de sensibilités écologiques et de gestions exogènes et endogènes (Hu, et al., 2019).

Dans ce processus, les indicateurs sont spécifiques aux caractéristiques socio-écologiques de la zone d'étude. Ils possèdent aussi des unités de mesures différentes acquises de différentes façons. L'étude de Hu *et al.* (2019) proposent alors une standardisation des indicateurs sur une échelle de 0 à 1 par une analyse spatiale basée sur le SIG, suivie d'une pondération en fonction de la contribution de l'indicateur à la sensibilité. Ensuite, les zones ont été séparées selon 5 niveaux de sensibilité endogènes et exogènes pour être traitées par les mesures de gestion. Il faut cependant faire attention à ajuster la pondération des indicateurs en fonction de l'évolution dans le temps.

Appliquée à notre étude, la division de la sensibilité de l'écosystème qui inclut *B.eunomia* pourrait donner (tableau 12):

Tableau 12: Indicateurs d'évaluation de la sensibilité des écosystèmes des tourbières du Plateau des Tailles (Belgique), tableau tiré de l'étude de Hu, et al. (2019)

Niveau visé	Niveau de critère	Niveau de facteur	Niveau de l'indicateur	Source de données
Sensibilité de l'écosystème des zones humides du Plateau des Tailles, Belgique, influençant la persistance des métapopulations de <i>B. eunomia</i>	Sensibilité endogène	Caractéristiques de l'espèce ciblée et de son habitat typique	Zones de présence de <i>B. eunomia</i>	Enquête de terrain
			Indice de présence de <i>B. officinalis</i>	Enquête de terrain
			Indice de qualité des touradons	Enquête de terrain
			Présence du parasitoïde <i>Cotesia eunomiae</i>	Enquête de terrain
		Biome « zone humide » et tourbières	Indice d'humidité	Enquête de terrain
			Indice de température	Enquête de terrain
			Indice de composition du sol (nutriments et pH)	Enquête de terrain
			Indice d'ouverture	Interprétation d'images satellite de télédétection
			Indice de luminosité	Enquête de terrain
		Sensibilité exogène	Dangers et risques	Fréquence des événements météorologiques extrêmes
	Espèces envahissantes			Enquête de terrain
	Impact du castor			Enquête de terrain
	Activités anthropiques		Chasses et promenades	Interprétation d'images satellite de télédétection
			Restauration	Interprétation d'images satellite de télédétection
Protection des zones			Interprétation d'images satellite de télédétection	
Conversion des terres			Interprétation d'images satellite de télédétection	

Ce tableau nous indique donc les différents facteurs endogènes et exogènes qui peuvent impacter les tourbières, principal habitat de *B. eunomia* en Belgique et donc influencer la persistance des métapopulations. A l'heure actuelle, beaucoup d'études se sont concentrées sur les caractéristiques impactant directement les populations de l'espèce. Des premiers plans de conservation et de restauration ont déjà été élaborés. De plus, certaines études ont commencé à étudier l'impact de certaines espèces clés, comme le castor, sur la pérennité des populations. Notre étude a permis de voir que certaines caractéristiques des zones humides peuvent aussi avoir un impact sur les individus, et donc potentiellement à terme sur les populations (la zone d'étude est mise en évidence dans le tableau). Il existe de nombreuses études sur la caractérisation des tourbières et zones humides qui permettraient l'exploitation des données pour des comparaisons spatiales et affiner cette hypothèse.

La mise en commun et pondération selon l'impact sur la sensibilité des indices développés jusqu'à ce jour permettraient potentiellement d'améliorer la qualification de la qualité d'habitat fonctionnel de notre espèce

4.4. Conclusions

L'objectif de ce mémoire était de cibler les facteurs, outre la plante hôte et les touradons dont la présence était déjà connue comme très importante, qui pouvaient affiner la définition de l'habitat fonctionnel des imagos de *Boloria eunomia* de chaque sexe. Pour y répondre, nous avons analysé l'importance de différentes variables dans les modèles exprimant la répartition relative et l'émergence des adultes. Cela nous permet de cibler les facteurs d'intérêts pouvant être considérés comme des ressources fonctionnelles nécessaires, respectivement, à l'adulte en particulier, et à l'entièreté du cycle exprimé par la capture des adultes d'âge 1 proche de leur lieu d'émergence.

Notre étude a montré que les imagos des deux sexes cherchent en plus de la plante hôte des facteurs différents. Les femelles adultes cherchent aussi des touradons de tailles moyennes, une gamme précise d'humidité (en zone humide mais les zones les plus extrêmes sont évitées), et préfèrent les paysages les plus ouverts. Concernant les mâles adultes, ils traquent majoritairement les femelles et sont présents, par effet cascade de la qualité des plantes hôtes présentes, sur des zones avec des valeurs du sol en nutriments et pH spécifiques.

En ce qui concerne la qualité d'habitat pour l'entièreté du cycle, elle est assez similaire pour les deux sexes. En effet, les individus qui passent du stade de pupes au stade adulte ont été pondus ensemble, qu'importe leur sexe. Les zones d'émergences semblent rassembler des couvertures suffisantes de plantes hôtes, un nombre moyen de grands touradons, et une gamme d'humidité précise. Les seules différences étant que l'émergence des mâles est aussi caractérisée par des valeurs du sol en nutriments

et pH spécifiques ainsi qu'une température particulière. La luminosité pourrait impacter l'émergence des femelles.

Etant donné qu'il y a des différences entre les facteurs ciblés par les adultes et ceux ciblés par les stades juvéniles, les mouvements des imagos à travers le site de Pisserotte peuvent être expliqués. En effet, les éléments de préférences des adultes peuvent plus facilement être modifiables d'une année à l'autre par des facteurs externes que ceux des autres stades. S'il y a une diminution de la qualité, cela pousse alors les imagos à se déplacer vers des patches voisins plus attrayants. En prenant également en compte la différence temporelle, nous proposons donc une structure d'organisation spatiales en 2 temps pour les femelles et en 3 temps pour les mâles qui émergent avant elles sur le terrain.

Etant donné que les schémas de ces mouvements à travers le site de Pisserotte sont dus à de légères variations des caractéristiques des tourbières, et à la chasse aux ressources utilisables et consommables, on comprend alors qu'il est intéressant de développer un indice holistique comprenant toutes les variables pour tous les stades. Nous pensons qu'il serait judicieux d'y inclure les facteurs endogènes que nous venons de citer mais aussi des facteurs exogènes comme l'impact du changement climatique, celui du castor, des activités humaines, *etc.* qui peuvent avoir des effets indirects sur ces mêmes facteurs.

Bibliographie

- Akobeng, A. K. (2016). Understanding type I and type II errors, statistical power and sample size. *Acta Paediatrica*, 105(6), 605-609.
- Almond, R. E., Grooten, M., & Peterson, T. (2020). *Living Planet Report 2020-Bending the curve of biodiversity loss*. World Wildlife Fund.
- Auffret AG, Rico Y, Bullock JM, Hooftman DAP, Pakeman RJ, Soons MB, Suárez-Esteban A, Traveset A, Wagner HH, Cousins SAO (2017) Plant functional connectivity—integrating landscape structure and effective dispersal. *J Ecol* 105:1648–1656
- Baguette, M., & Goffart, P. (1991). Liste rouge des lépidoptères rhopalocères de Belgique. In *Bulletin & annales de la Société royale belge d'entomologie* (Vol. 127, No. 5-6, pp. 147-153).
- Baguette, M. & Nève, G. (1994) Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ecological Entomology*, 19, 1–5.
- Baguette, M., Convié, I. & Nève, G. (1996) Male density affects female spatial behaviour in the butterfly *Proclissiana eunomia*. *Acta Oecologica*, 17, 225–232.
- Barascud, B., & Descimon, H. (1992). Deux papillons reliques glaciaires en France: *Lycaena helle* (Lycaenidae) et *Proclissiana eunomia* (Nymphalidae). *Biogéographie, génétique et conservation. Insectes*, (87), 5-9.
- Barton, K.(2023). Package ‘MuMIn’. *Version, 1.47.5*.
- Besse, P. (2003). *Pratique de la modélisation statistique*. Publications du laboratoire de statistique et Probabilité.
- Bink, F. A. (1992). *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Haarlem: Schuyt.
- Boggs, C. L., & Inouye, D. W. (2012). A single climate driver has direct and indirect effects on insect population dynamics. *Ecology Letters*, 15(5), 502-508.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., ... Travis, J. M. J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2), 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews*, 80(2), 205-225.
- Brewer, M. J., Butler, A., & Cooksley, S. L. (2016). The relative performance of AIC, AICC and BIC in the presence of unobserved heterogeneity. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 679-692.
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, 58(2), 445–449. <https://doi.org/10.2307/1935620>
- Brunet, J., Hedwall, P. O., Lindgren, J., & Cousins, S. A. (2021). Immigration credit of temperate forest herbs in fragmented landscapes—Implications for restoration of habitat connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 58(10), 2195-2206.
- Byrne, L. B. (2007). Habitat structure: a fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystems*, 10, 255-274.
- Caillon, R. (2016). *Biogéographie du microclimat foliaire: mécanismes et conséquences sur les relations plantes-insectes* (Doctoral dissertation, Tours).
- Carlsberg, M., Cazauvieilh, C., Broc, G., Faury, S., & Loyal, D. (2016). *Stats faciles avec R: guide pratique*. De Boeck Supérieur.
- Cavanaugh, JE et Neath, AA (2019). Le critère d'information Akaike : contexte, dérivation, propriétés, application, interprétation et affinements. *Examens interdisciplinaires Wiley : Statistiques informatiques*, 11 (3), e1460.
- Chouat, J., Turlure, C., Baguette, M., & Schtickzelle, N. (2011). Parasitism cost of living in a high quality habitat in the bog fritillary butterfly. *Biodiversity and conservation*, 20, 3117-3131.
- Chuluunbaatar, G., Barua, K. K., & Muehlenberg, M. (2009). Habitat association and movement patterns of the violet copper (*Lycaena helle*) in the natural landscape of West Khentey in Northern Mongolia. *Journal of Entomology and Nematology*, 1(5), 056-063.
- Commission Européenne. (2023). « La Directive Habitats ». Consulté le 20 décembre 2023. https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/habitats-directive_en.
- Demerges D., & Bachelard, P., (2002). Proposition de mise en place d'une méthode de suivi des milieux ouverts par les Rhopalocères et Zygaenidae dans les réserves naturelles, <http://www.reserves-naturelles.org/actualites/SUIVIRHOPALO.pdf>.

- Dengler, J., Jansen, F., Chusova, O., Hüllbusch, E., Nobis, M. P., Van Meerbeek, K., ... & Gillet, F. (2023). Ecological Indicator Values for Europe (EIVE) 1.0. *Vegetation Classification and Survey*, 4, 7-29.
- Dennis, R. L. H., and H. T. Eales. 1997. Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764, Lep. Satyr.): habitat quality matters as much as patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 1 : 167 – 176.
- Dennis, R. L., & Eales, H. T. (1999). Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data. *Biological conservation*, 87(3), 295-301.
- Dennis, R. L., Shreeve, T. G., & Van Dyck, H. (2003). Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 417-426.
- Diaz, R. J., Solan, M., & Valente, R. M. (2004). A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of environmental management*, 73(3), 165-181.
- Directive, H. (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Union*, 206(7), 50.). <http://data.europa.eu/eli/dir/1992/43/2013-07-01/eng>.
- Edwards JW, Heckel DG, Guynn DC (1998) Niche overlap in sympatric populations of fox and gray squirrels. *J Wildl Manage* 62:354–363
- Ehrlich PR, Wilson EO (1991) Études sur la biodiversité : science et politique. *Sciences* 253 : 758–762
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515
- FAO, (2023). « Propriétés chimiques | Portail d'information sur les sols | Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture » Consulté le 13 décembre 2023. <https://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/classification-des-sols/systemes-numeriques/proprietes-chimiques/fr/>.
- Faure, É. (2007). Suivi de milieux ouverts dans le parc naturel régional du Luberon par des papillons de jour (Rhopalocères) bioindicateurs. *Courrier scientifique du parc naturel régional du Luberon*, (8-2007), 86-101.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjögren-Gulve, C. L. Boggs, and D. D. Murphy. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16 : 706 – 716
- Forman, R.T.T & Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Fownes, S. & Roland, J. (2002) Effects of meadow suitability on female behaviour in the alpine butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology*, 27, 457–466.
- Goffart, P., Baguette, M., & De Bast, B. (1992). La situation des Lépidoptères Rhopalocères en Wallonie ou Que sont nos papillons devenus?. *Bulletin & annales de la Société royale belge d'entomologie* (Vol. 128, No. 10-12, pp. 355-392).
- Goldbeter, A. (2007). L'horloge biologique face à l'environnement. *Bulletins de l'Académie Royale de Belgique*, 18(7), 351-368.
- Gondal, A. H., Hussain, I., Ijaz, A. B., Zafar, A., Ch, B. I., Zafar, H., ... & Usama, M. (2021). Influence of soil pH and microbes on mineral solubility and plant nutrition: A review. *International Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 5(1), 71-81.
- 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. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hanski, I. (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 17–38.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I., Breuker, C.J., Schops, K., Setchfield, R. & Nieminen, M. (2002) Population history and life history influence the migration rate of female *Glanville fritillaria* butterflies. *Oikos*, 98, 87–97.
- Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004). *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Elsevier.
- Heinrichs, J. A., Bender, D. J., & Schumaker, N. H. (2016). Habitat degradation and loss as key drivers of regional population extinction. *Ecological Modelling*, 335, 64-73.
- Heywood VH (eds) (1995) Évaluation de la biodiversité mondiale. Programme des Nations Unies pour l'environnement. Presse universitaire de Cambridge, Cambridge
- Higgins, L. G., & RILEY, N. D. Hargreaves (1983) *The butterflies of Britain and Europe*. Collins, London.
- Higgins, L. G., & Riley, N. D. (1970). *A field guide to the butterflies of Britain and Europe*.

- Hinsley, SA, Hill, RA, Bellamy, PE *et al.* Effets des lacunes structurelles et fonctionnelles de l'habitat sur les oiseaux nicheurs des bois : travailler plus fort pour moins. *Paysage Ecol* 23 , 615–626 (2008). <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9225-8>
- Holyoak, M., & Lawler, S. P. (1996). Persistence of an Extinction-Prone Predator-Prey Interaction Through Metapopulation Dynamics. *Ecology*, 77(6), 1867–1879. <https://doi.org/10.2307/2265790>
- Hu, W., Yu, W., Ma, Z., Ye, G., Dang, E., Huang, H., ... & Chen, B. (2019). Assessing the ecological sensitivity of coastal marine ecosystems: A case study in Xiamen Bay, China. *Sustainability*, 11(22), 6372.
- Jacquemart, A. L., BINARD, F., DESCAMPS, C., LHOIR, P., & QUINET, M. (2014). Flore écologique de Belgique.
- Kimberley, A., Hooftman, D., Bullock, J. M., Honnay, O., Krickl, P., Lindgren, J., ... & Cousins, S. A. (2021). Functional rather than structural connectivity explains grassland plant diversity patterns following landscape scale habitat loss. *Landscape Ecology*, 36, 265-280.
- Kudrna, O. (1986). Butterflies of Europe. Vol. 8. Aspects of the conservation of butterflies in Europe. Aula-Verlag.
- Kuussaari, M., Nieminen, M. & Hanski, I. (1996) An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology*, 65, 791–801.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., ... & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, 24(10), 564-571.
- Legrand, D., Baguette, M., Prunier, J. G., Dubois, Q., Turlure, C., & Schtickzelle, N. (2021). Congruent genetic and demographic dispersal rates in a natural metapopulation at equilibrium. *Genes*, 12(3), 362.
- Liao, J., Zhang, D., Su, S., Liang, S., Du, J., Yu, W., ... & Hu, W. (2023). Coastal habitat quality assessment and mapping in the terrestrial-marine continuum: Simulating effects of coastal management decisions. *Ecological Indicators*, 156, 111158.
- Liu, M., & Nijhuis, S. (2020). Mapping landscape spaces: Methods for understanding spatial-visual characteristics in landscape design. *Environmental Impact Assessment Review*, 82, 106376.
- Maes, D., Jacobs, I., Segers, N., Vanreusel, W., Van Daele, T., Laurijsens, G., & Van Dyck, H. (2014). A resource-based conservation approach for an endangered ecotone species: the Ilex Hairstreak (*Satyrium ilicis*) in Flanders (north Belgium). *Journal of insect conservation*, 18, 939-950.
- McGuire JL, Lawler JJ, McRae BH, Nuñez A, Theobald DM (2016) Achieving climate connectivity in a fragmented landscape. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:7195–7200
- MNHN & OFB [Ed] (2003-2023). Fiche de *Boloria eunomia* (Esper, 1800). Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). Consulté le 25 juin 2023. https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/652083
- Muséum national d'Histoire naturelle (2022), Quelles sont les cinq grandes crises de la biodiversité ?. Consulté le 9 juin 2023. <https://www.mnhn.fr/fr/quelles-sont-les-cinq-grandes-crisis-de-la-biodiversite>
- Muséum national d'Histoire naturelle, 2023 « Qu'est-ce qu'une tourbière ? ». Consulté le 16 décembre 2023. <https://www.mnhn.fr/fr/qu-est-ce-qu-une-tourbiere>.
- Neve, G., Barascud, B., Hughes, R., Aubert, J., Descimon, H., Lebrun, P., & Baguette, M. (1996). Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Applied Ecology*, 14-22.
- Nicholson, E., Westphal, M. I., Frank, K., Rochester, W. A., Pressey, R. L., Lindenmayer, D. B., & Possingham, H. P. (2006). A new method for conservation planning for the persistence of multiple species. *Ecology Letters*, 9(9), 1049–1060. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00956.x>
- Nijhuis, S., van Lammeren, R. J. A., & Antrop, M. (2011). Nijhuis, S., van Lammeren, R. J. A., & Antrop, M. (2011).
- Pernet, L. (2015). Stratégies de régulation et d'optimisation thermique chez les insectes. Université de Rennes. 15p
- Perrier, A. (1979). Variation du microclimat d'une culture en fonction de ses caractéristiques biologiques 1. *EPPO Bulletin*, 9(3), 187-203.
- Pignatti, S., Bianco, P., Fanelli, G., Guarino, R., Petersen, J., Tescarollo, P. (2001). Reliability and effectiveness of Ellenberg's indices in checking flora and vegetation changes induced by climatic variations. In: Walther, GR., Burga, C.A., Edwards, P.J. (eds) "Fingerprints" of Climate Change. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8692-4_17
- Primack, R. B *et al.* (2008). A primer of conservation biology (No. QH75 P74 2000). Sunderland: Sinauer Associates.

- Radchuk, V. (2012). Dealing with biological complexity in Population Viability Analysis: lessons from two endangered butterfly species. *Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve*.
- Radchuk, V., WallisDeVries, M. F., & Schtickzelle, N. (2012). Spatially and Financially Explicit Population Viability Analysis of *Maculinea alcon* in The Netherlands. *PLOS ONE*, 7(6), e38684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038684>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774.
- Sandström, U. G., Angelstam, P., & Khakee, A. (2006). Urban comprehensive planning—identifying barriers for the maintenance of functional habitat networks. *Landscape and urban planning*, 75(1-2), 43-57.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5(1), 18-32.
- Schtickzelle, N., Le Boulengé, E. & Baguette, M. (2002) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos*, 97, 349–360.
- Schtickzelle, N. (2003) PhD Thesis - Université Catholique de Louvain
- Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2003). Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 533–545. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00723.x>
- Schtickzelle, N., Mennechez, G., and Baguette, M. (2006). Dispersal Depression with Habitat Fragmentation in the Bog Fritillary Butterfly. *Ecology* 87, 1057–1065. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1057:DDWHFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1057:DDWHFI]2.0.CO;2).
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Van Dyck, H., & Baguette, M. (2007). Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 1-15.
- Schtickzelle, N., & Quinn, T. P. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4), 297–314. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x>
- Singer MC (1972) Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176:75–77
- Stevens, V., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2010). Prévoir l'effet des changements climatiques sur les populations animales: deux exemples.
- STILMANT, M. A., & Schtickzelle, N. (2020). " Le castor contribue-t-il au déclin des populations du nacré de la bistorte en Wallonie?.
- Stuhldreher, G., & Fartmann, T. (2018). Threatened grassland butterflies as indicators of microclimatic niches along an elevational gradient—Implications for conservation in times of climate change. *Ecological Indicators*, 94, 83-98.
- Templeton, A. R., Shaw, K., Routman, E., & Davis, S. K. (1990). The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 13-27.
- Thomas, C.D. & Kunin, W.E. (1999) The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology*, 68, 647–657.
- Thomas, JA, Simcox, DJ, Wardlaw, JC, Elmes, GW, Hochberg, ME et Clarke, RT (1998). Effets de la latitude, de l'altitude et du climat sur l'habitat et la conservation du papillon en voie de disparition *Maculinea arion* et de ses hôtes fourmis *Myrmica*. *Journal de conservation des insectes*, 2, 39-46.
- Thomas, J. A., and G. W. Elmes. 2001. Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268 : 471 – 477
- Touffet, J. (1982). *Dictionnaire essentiel d'écologie*. FeniXX.
- Turlure C, Van Dyck H, Schtickzelle N, Baguette M (2009) Resource-based definition of the habitat, niche overlap and conservation of two glacial relict butterflies. *Oikos* 118:950–960
- Turlure, C., Choutt, J., Van Dyck, H., Baguette, M., & Schtickzelle, N. (2010). Functional habitat area as a reliable proxy for population size: case study using two butterfly species of conservation concern. *Journal of Insect Conservation*, 14, 379-388.
- Turlure, C., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2010). Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. *Landscape ecology*, 25, 95-108.
- 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.

Turlure, C., Pe'Er, G., Baguette, M., & Schtickzelle, N. (2017). A simplified mark–release–recapture protocol to improve the cost effectiveness of repeated population size quantification. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), 645-656.

Turlure, C., Schtickzelle, N., Dubois, Q., Baguette, M., Dennis, R. L., & 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, 127.

Udvardy, M.D.F (1969). *Dynamic zoogeography*. Van Nostrand Reinhold, New York.

Vandewoestijne, S., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2008). Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology*, 6(1), 46. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-46>

Van Nouhuys, S. & Hanski, I. (1999). Le régime alimentaire de l'hôte affecte les extinctions et les colonisations dans une métapopulation parasitoïde. *Journal d'écologie animale*, 68 (6), 1248-1258.

Vanreusel W, Van Dyck H (2007) When functional habitat does not match vegetation types: a resource-based approach to map butterfly habitat. *Biol Conserv* 135:202–211

Wahlberg, N., Klemetti, T., Selonen, V. & Hanski, I. (2002). Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia*, 130, 33–43.

WallisDeVries, M. F. (2004). A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation biology*, 18(2), 489-499.

« WalOnMap, fichier écologique des essences, apport en eau ». (2020). Consulté le 9 novembre 2023. <http://geoportail.wallonie.be/walonmap>.

« WalOnMap, principaux types de sols en Wallonie ». 2005 “” Consulté le 9 novembre 2023. <http://geoportail.wallonie.be/walonmap>.

WALLONIE.BE, 2019; Nacré de la bistorte (*Boloria eunomia*) | Papillons diurnes | Insectes | La biodiversité en Wallonie. s. d. Consulté le 25 juin 2023. <http://biodiversite.wallonie.be/fr/boloria-eunomia.html?IDD=50333892&IDC=276>.

Wiens, J.A., Stenseth, N.C.V. & Ims, R.A. (1993) *Ecological mechanisms and landscape ecology*. *Oikos*, 66, 369–380.

Wiens, J.A. (1997) *Metapopulation dynamics and landscape ecology*. *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution* (eds I. Hanski & M.E. Gilpin), pp. 43–68. Academic Press, San Diego, London.

Wiens, J.A. (2001) *The landscape context of dispersal*. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 96–109. Oxford University Press, New York.

Wilson, S. K., Fisher, R., Pratchett, M. S., Graham, N. A. J., Dulvy, N. K., Turner, R. A., ... & Polunin, N. V. (2010). Habitat degradation and fishing effects on the size structure of coral reef fish communities. *Ecological Applications*, 20(2), 442-451.

WWF. (2020). How many species are we losing ? https://wwf.panda.org/discover/our_focus/biodiversity/biodiversity/

Annexes

I. Annexe1 : Exploration des données

a. Exploration par « ggplot »

Voici un graphe illustrant le nombre moyen de touradons de chaque type que l'on relève dans chaque patch.

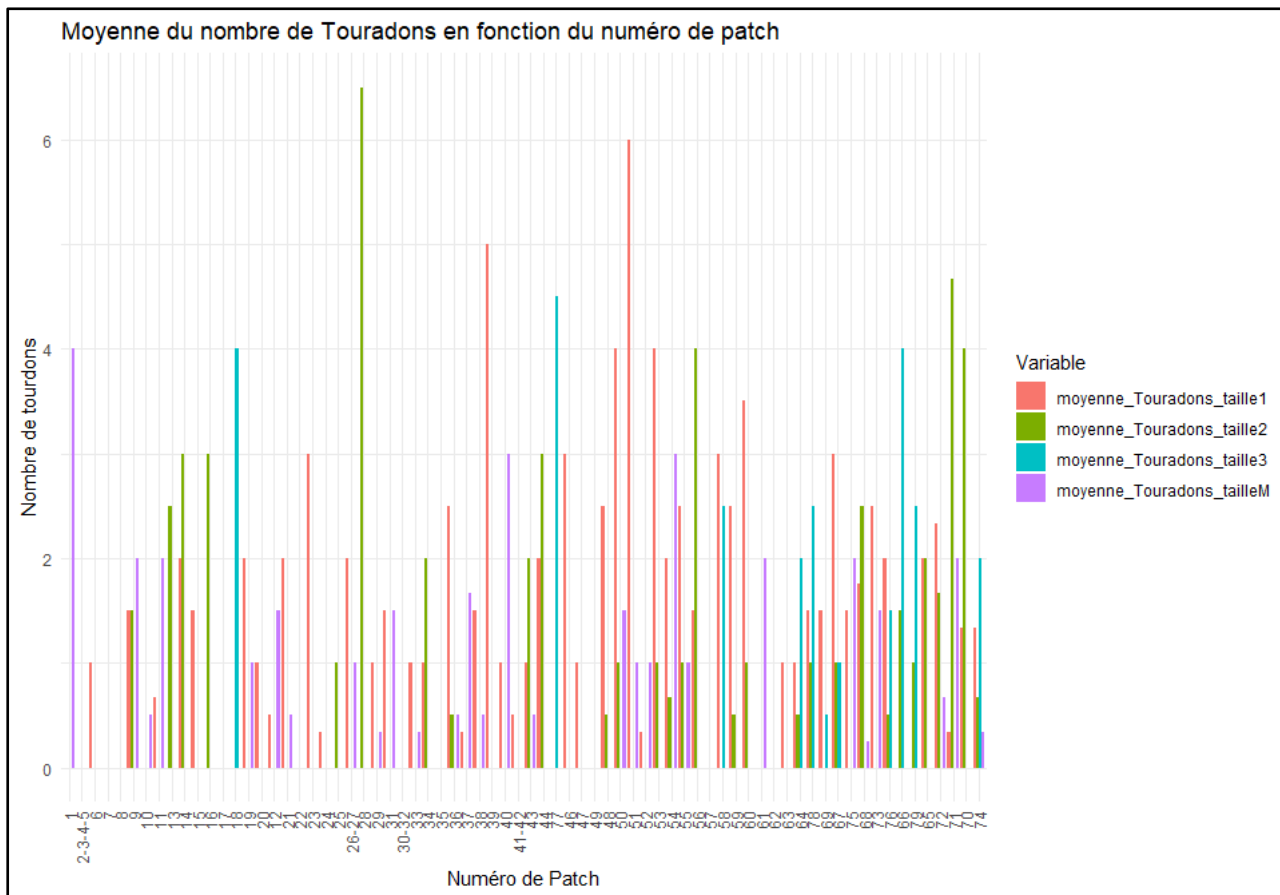


Figure27 : Moyenne du nombre de touradons de tailles et types différents en fonction du numéro de patch

Les touradons sont étudiés dans notre modèle comme un tout, en sommant les différents types. Nous voyons dans les graphes ci-dessous que la somme totale par rapport à la somme des grands touradons uniquement (taille 2 et 3) ne renseignent pas la même information. Ce ne sont pas les mêmes patches qui sont mis en avant.

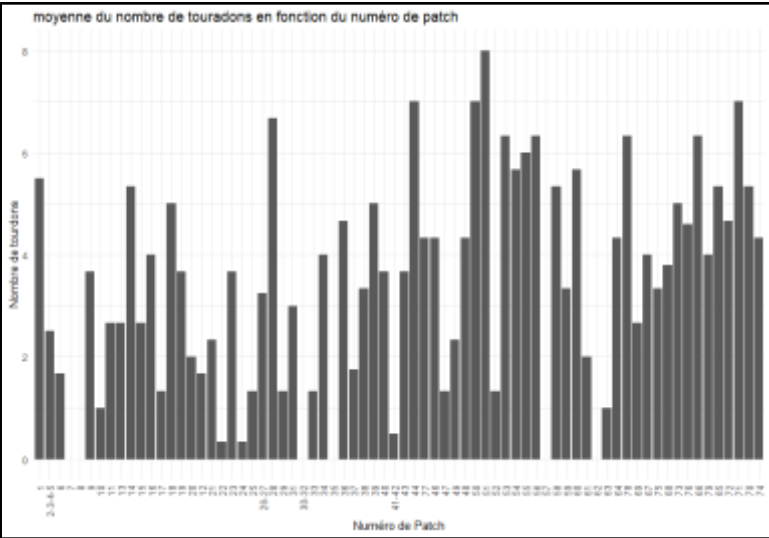


Figure 28 : Moyenne du nombre de touradons par patches

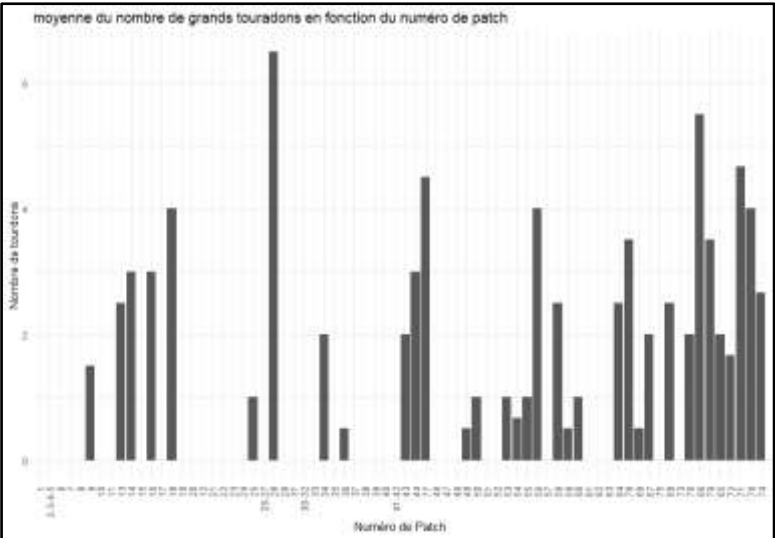


Figure 29 : Moyenne du nombre de grands touradons (taille 2 et 3) par patches

Voici des graphes comparant les indices d'Ellenberg avec et sans les incertitudes. La comparaison est faite pour l'entièreté des patches de Pisserotte pour chaque indice.

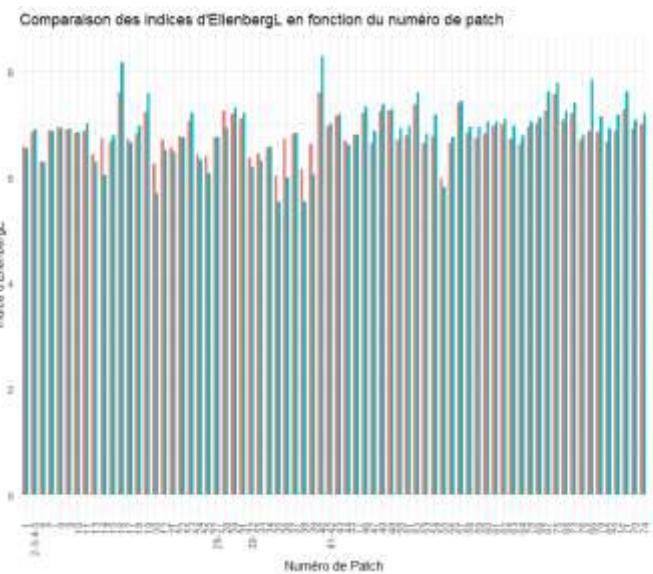


Figure 30 : Comparaison des indices d'Ellenberg de luminosité calculés avec et sans les incertitudes en fonction du numéro de patch

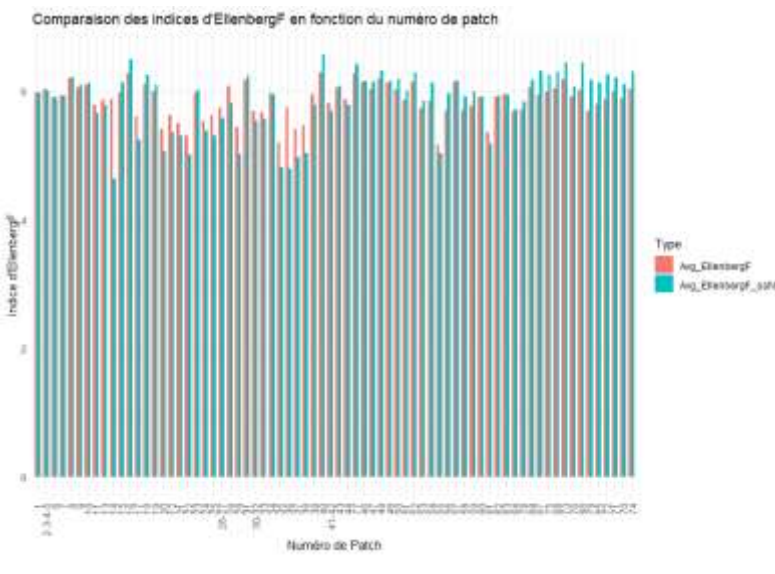


Figure 31 : Comparaison des indices d'Ellenberg d'humidité calculés avec et sans les incertitudes en fonction du numéro de patch

Comparaison des indices d'EllenbergT en fonction du numéro de patch

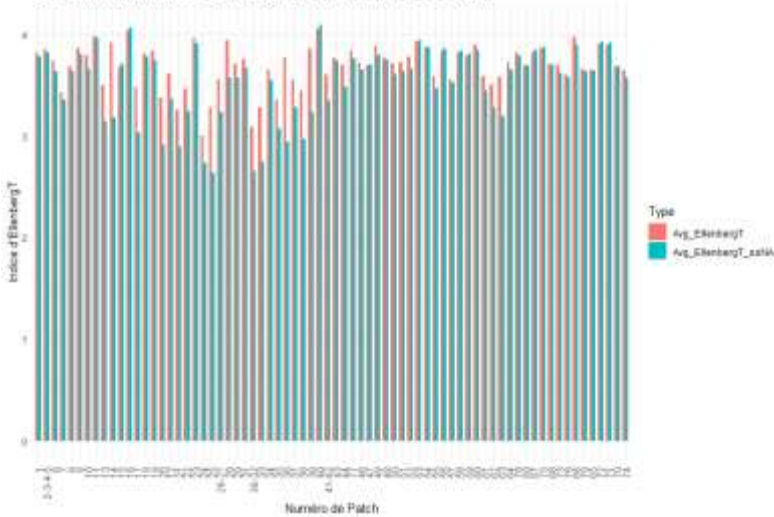


Figure 32: Comparaison des indices d'Ellenberg de température calculés avec et sans les incertitudes en fonction du numéro de patch

Comparaison des indices d'EllenbergR en fonction du numéro de patch

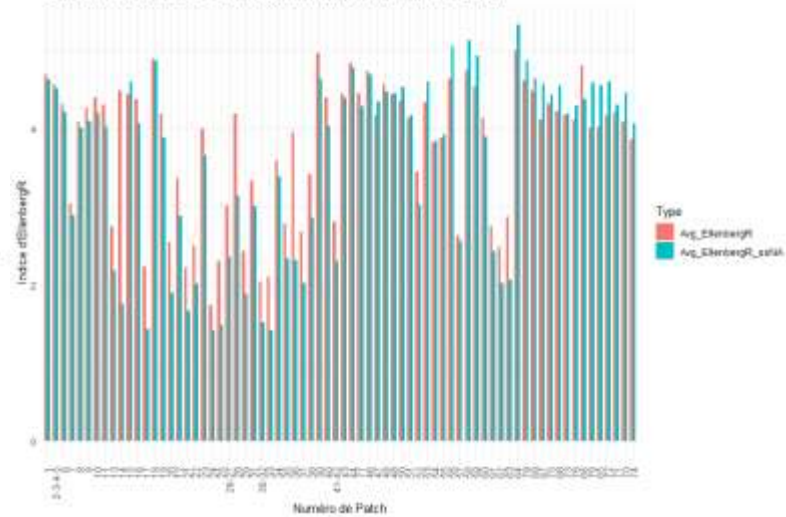


Figure 33 : Comparaison des indices d'Ellenberg de pH calculés avec et sans les incertitudes en fonction du numéro de patch

Comparaison des indices d'EllenbergN en fonction du numéro de patch

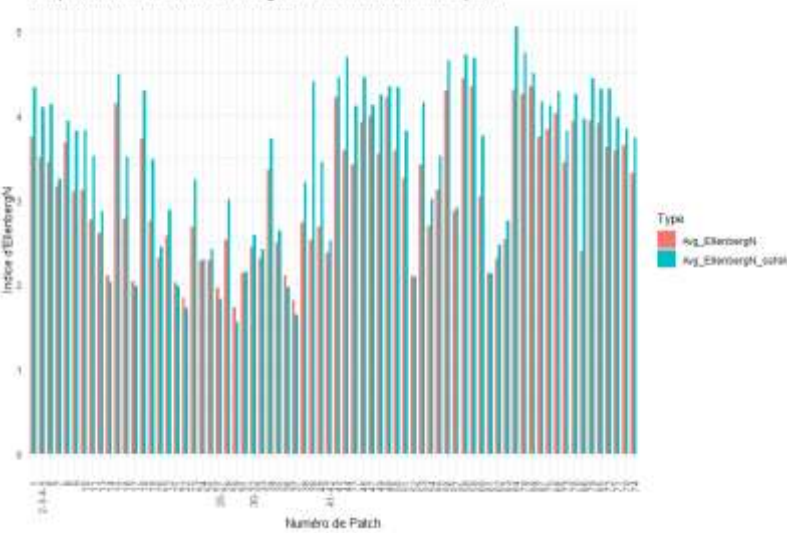


Figure 34: Comparaison des indices d'Ellenberg de composition du sol en nutriments calculé avec et sans les incertitudes en fonction du numéro de patch

Nous nous apercevons que les différences pour les indices décrivant la luminosité (L) et l'humidité (F) s'alternent. Une fois ce sont les valeurs avec les incertitudes qui sont plus élevées et une fois ce sont celles sans les incertitudes (ssNA). Pour les données de températures et de pH, nous voyons que les données avec incertitudes ont des valeurs plus élevées. Et pour les données de composition du sol en nutriments, ce sont les données sans les incertitudes qui ont des valeurs les plus élevées. Cependant, pour l'entièreté des indices, les différences restent dans la mesure du raisonnable.

Pour finir, voici un graphe illustrant la mesure de l'humidité à l'aide d'un indice de perception de l'humidité que nous avons mis en place. Nous voyons qu'il y a quelques variations qui peuvent attirer notre attention. Cependant, les valeurs sont plus moins constantes sur l'ensemble du site de Pisserotte.

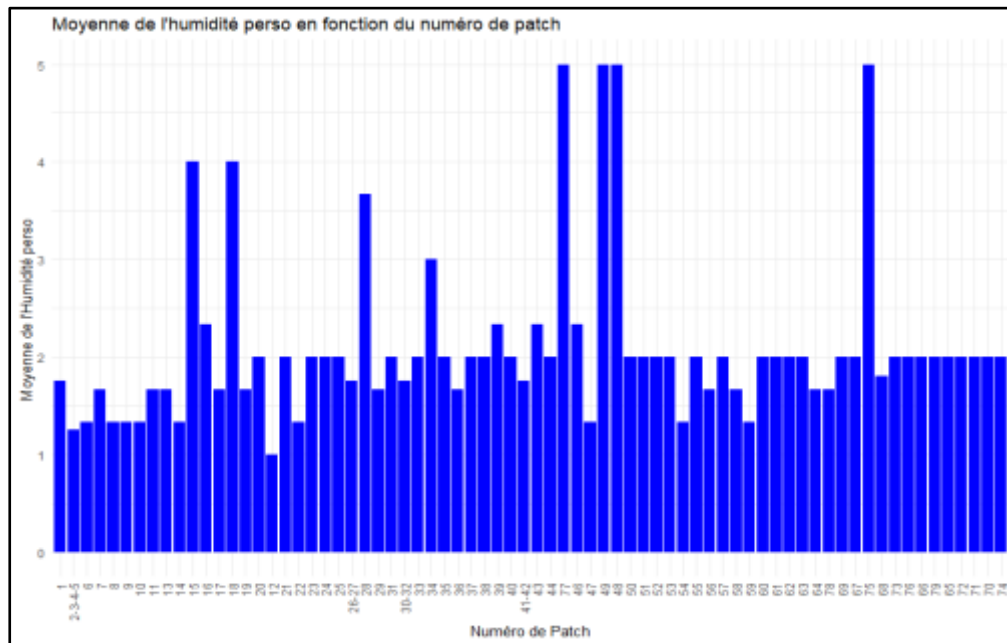


Figure 35: Moyenne de l'indice personnel de l'humidité en fonction du numéro de patch

b. Explorations par ACP

Voici les résultats de l'ACP des variables explicatives et des variables réponses de fréquentation des patches par les individus adultes des deux sexes.

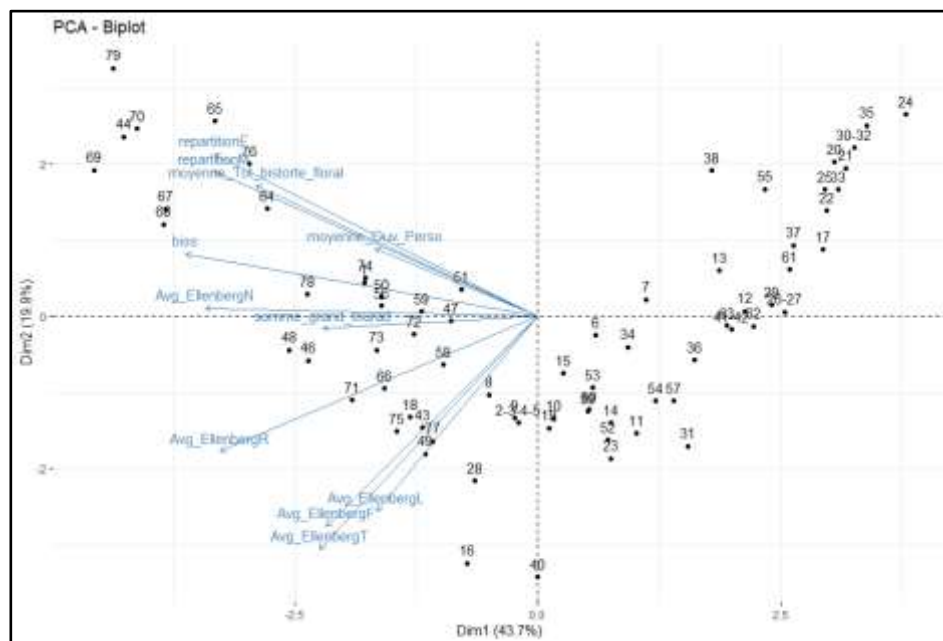


Figure36 : ACP des variables explicatives avec les variables réponses de répartition relative des mâles et des femelles

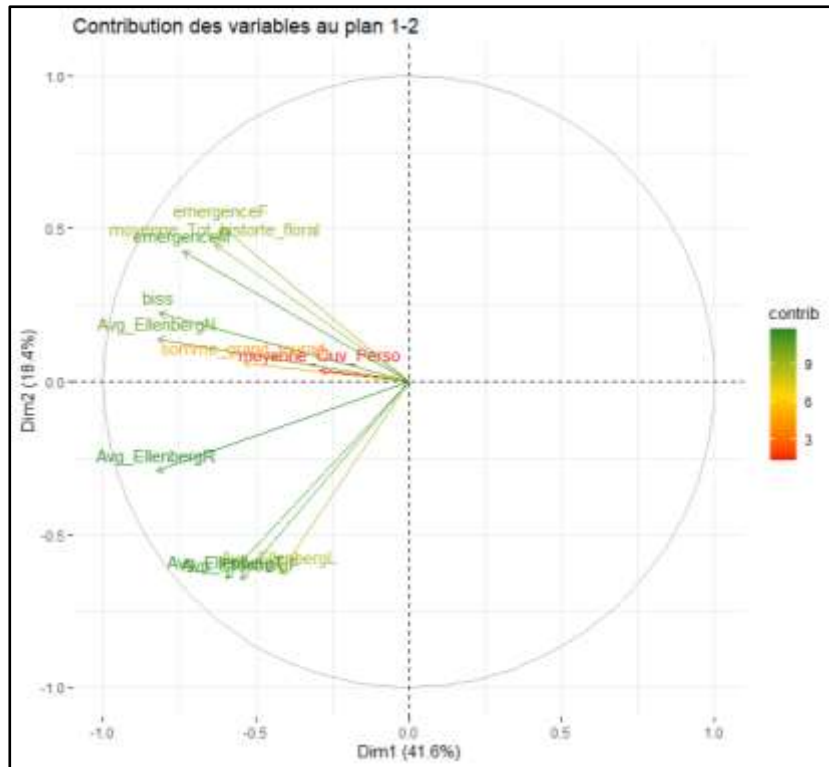


Figure 39 : Contribution des variables au plan 1-2

c. Explorations par DCA

Voici le résultat de la DCA des espèces présentes dans les quadrats de végétation et la répartition des patches selon un potentiel gradient.

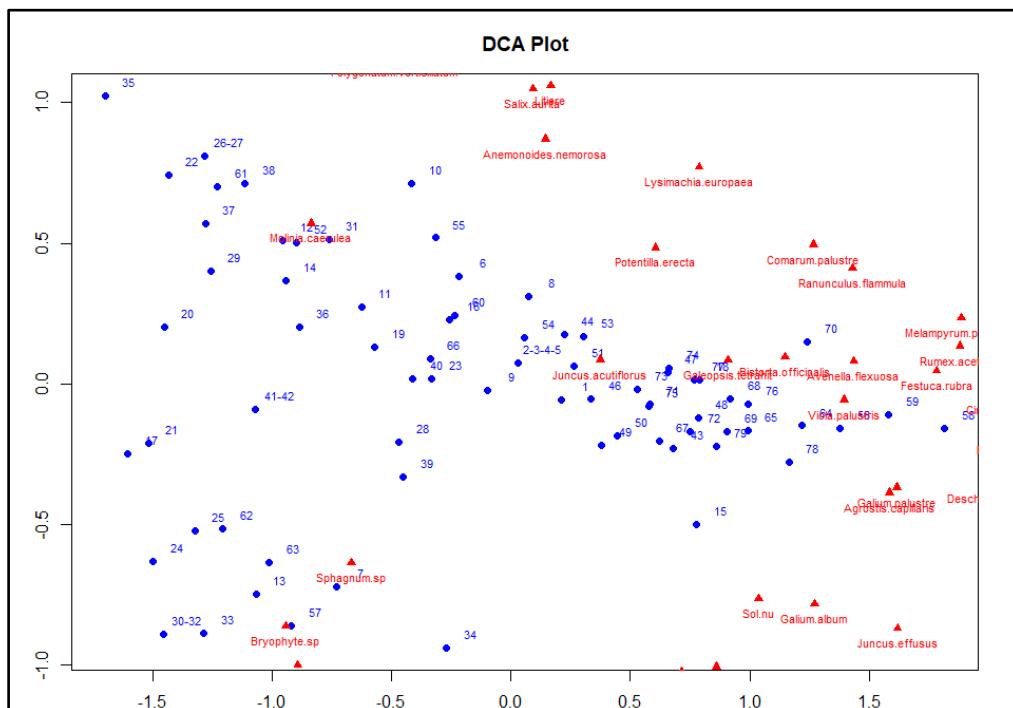


Figure 20 : DCA des espèces présentes dans les quadrats de végétation et la répartition des patches selon un potentiel gradient.

II. Annexe2 : Modèles et vérifications des conditions

a. Exemple de vérification des conditions pour le modèle « Model1.1M »

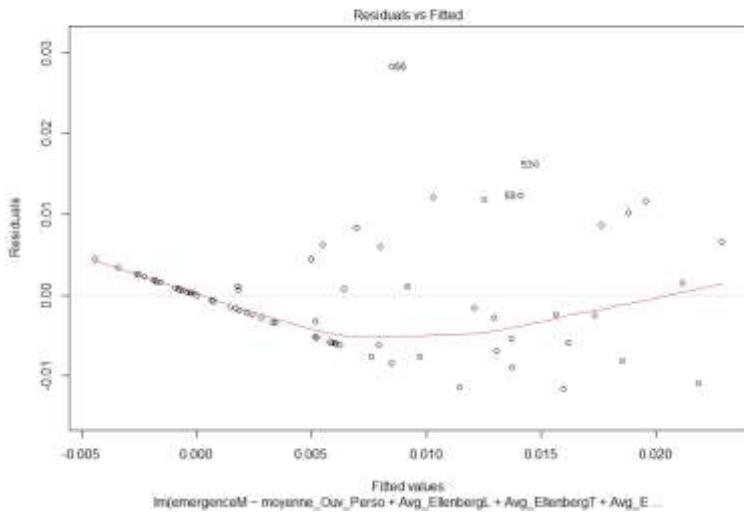


Figure 41 : Vérification des conditions d'homoscédasticité pour le modèle global 1.1M

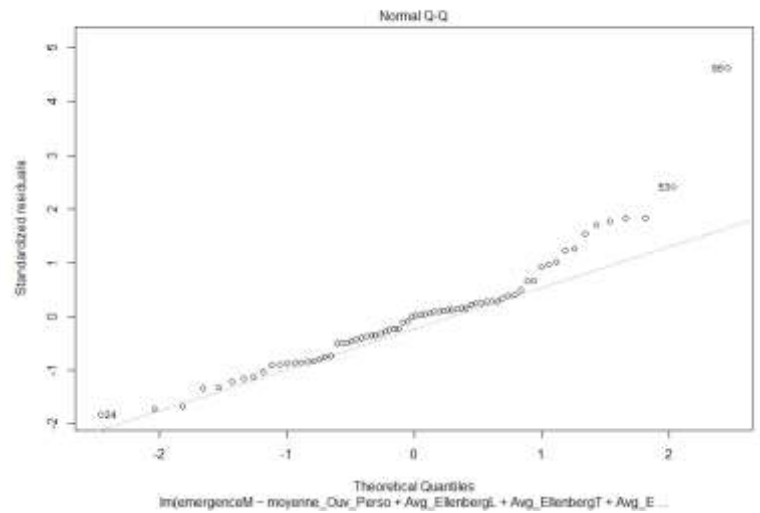


Figure 42 : Vérification des conditions de normalité pour le modèle global 1.1M

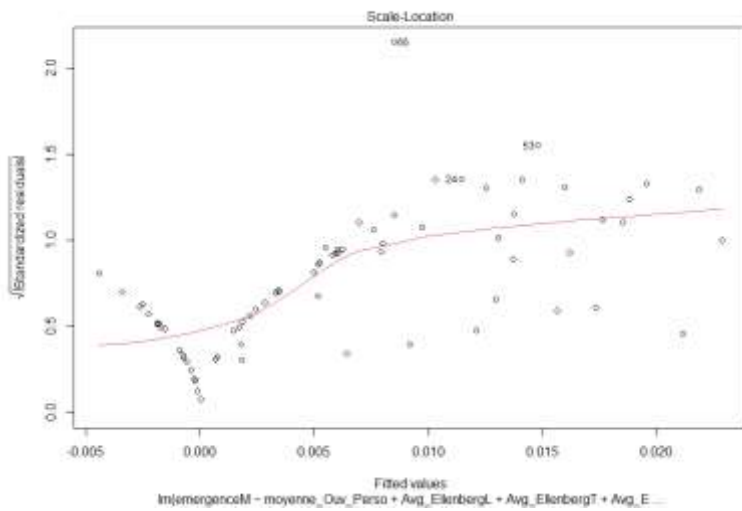


Figure 43 : Vérification des conditions d'homoscédasticité pour le modèle global 1.1M

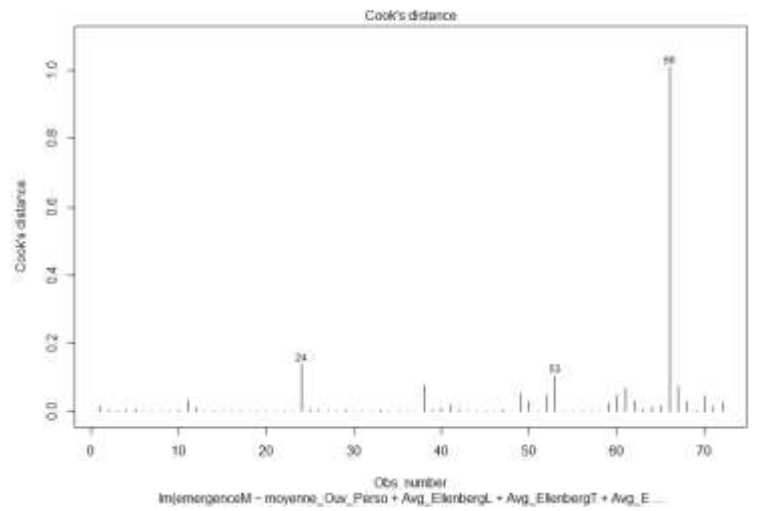


Figure 44 : Vérification de la présence de potentiels outliers pour le modèle global 1.1M

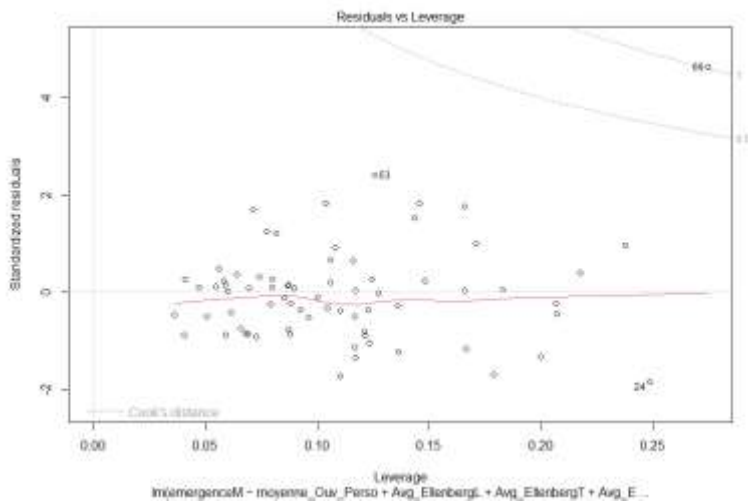


Figure45 : Vérification de la présence de potentiels outliers pour le modèle global 1.1M

Les vérifications n'ont pas été réalisées pour tous les modèles sélectionnés par AICc mais ont été générées pour les modèles globaux. L'homoscédasticité est testée deux fois avec deux graphes différents (« Residuals vs Field » et « scale-location »), puis la normalité des résidus « normalQ-Q », puis les outliers avec la distance de Cook et la méthode de Leverage.

III. Annexe3 : Proportion de vol direct dans les données de captures

Tableau 13 : Proportion de vol direct dans les données d'émergences (-uti) et dans les données de répartitions relatives

Patch	PropVD_males_uti	PropVD_femelles_uti	PropVD_males	PropVD_femelles
1	22.222	8.333	7.843	7.692
18	50.000	NaN	25.000	NaN
19	50.000	NaN	50.000	NaN
37	NaN	100.000	NaN	100.000
38	100.000	NaN	50.000	0.000000
44	4.347	0.000000	1.204	0.000000
46	40.000	50.000	11.764	33.333
48	11.111	0.000000	3.571	0.000000
50	9.090	0.000000	3.571	0.000000
51	16.666	25.000	6.666	25.000
52	NaN	NaN	0.000000	100.000
60	100.000	0.000000	50.000	0.000000
64	30.769	0.000000	7.843	0.000000
78	14.285	25.000	4.347	11.111
69	13.636	20.000	4.918	10.000
67	15.789	0.000000	4.285	0.000000
68	12.500	0.000000	6.122	0.000000
73	33.333	0.000000	12.500	0.000000
76	23.076	20.000	6.250	8.333
66	9.090	0.000000	4.000	0.000000
79	12.500	15.384	3.333	9.523
65	22.727	5.555	9.433	4.545
72	80.000	0.000000	26.666	0.000000
71	20.000	50.000	9.375	16.666
70	9.090	12.500	4.597	4.347
74	25.000	0.000000	10.256	0.000000

Grâce au tableau ci-dessus, on comprend que la prise en compte des vols directes ne faussent pas nos résultats car ils ne représentent qu'une faible proportion de l'ensemble des comportements de vols. Les patches pour lesquelles il faudrait toutefois prêter attention sont les patches 18, 19, 37, 38, 46, 52, 60, 71 et 72. C'est une réelle nécessité de prendre en compte cela pour les prochaines études.