

## Quel est le rôle de la connectivité des habitats sur les papillons en contexte agricole ?

**La dégradation et la fragmentation des milieux naturels par les activités humaines sont responsables de l'appauvrissement de la biodiversité. Les papillons de jour, espèces emblématiques des milieux naturels, ne sont pas épargnés. Des scientifiques d'Irstea ont étudié l'influence de l'organisation des paysages agricoles sur la distribution et la dispersion des papillons. Leurs travaux ont montré tout l'intérêt de préserver la connectivité écologique au sein de ces territoires. Néanmoins, d'autres facteurs, comme la qualité de l'habitat ou la composition du paysage, sont déterminants. Selon les espèces et les contextes paysagers, il convient donc de distinguer les situations où, parmi un panel d'actions envisageables, améliorer la connectivité est une solution pertinente.**



Dans un monde où les milieux naturels sont de plus en plus fragmentés par les activités humaines, les déplacements des plantes et des animaux jouent un rôle accru pour satisfaire leurs besoins en ressources, rencontrer des partenaires et disperser vers des territoires plus favorables. Dans ce contexte, les

lois Grenelle de l'Environnement 1 et 2 ont proposé la mise en place d'un réseau formé de continuités écologiques terrestres et aquatiques : la Trame verte et bleue (TVB). Celle-ci vise à maintenir et restaurer un maillage écologique fonctionnel permettant les mouvements d'espèces au sein des paysages.

Si le concept de Trame verte et bleue paraît simple sur le papier, son effectivité et les modalités de sa mise en place sur le terrain sont beaucoup moins évidentes. Dans quels contextes la connectivité est-elle importante ? Est-ce la solution la plus efficace pour protéger la biodiversité ? Quels éléments du paysage constituent une barrière, une trame ? Comment concevoir des trames qui permettent le maintien et la dispersion d'espèces aux exigences écologiques antagonistes ?

Pour apporter des éléments de réponses aux décideurs et aux gestionnaires sur la définition, la mise en œuvre et l'évaluation des actions publiques pour la Trame verte et bleue, le ministère en charge de l'écologie a notamment initié le programme DIVA3 : « Continuités écologiques dans les territoires ruraux et leurs interfaces ». Le projet

Levana « Influence de l'organisation des paysages agricoles sur la distribution et la dispersion des papillons », est un des onze projets de recherche retenus pour cet appel. Cet article propose de faire la synthèse d'une partie des résultats du projet Levana qui ont fait l'objet d'une thèse (Villemey, 2015).

### Cas d'étude : le projet Levana

#### Le groupe étudié

Les papillons de jour ont depuis longtemps suscité l'intérêt des naturalistes et des scientifiques : c'est sûrement le groupe d'insectes le plus étudié, c'est également l'un des groupes phares des programmes de sciences participatives car ils sont très appréciés du grand public (Observatoire des papillons de jardin, Observatoire agricole de la biodiversité, suivi temporel des Rhopalocères de France). Ce sont des animaux faciles à observer et à échantillonner en milieu naturel.

Les espèces diffèrent en matière d'exigences écologiques, notamment pour l'alimentation de leurs chenilles : certaines espèces dépendent d'une plante-hôte spécifique, alors que d'autres sont plus généralistes et peuvent se nourrir de nombreux végétaux. La capacité de dispersion varie de quelques dizaines de mètres pour les papillons sédentaires à plusieurs kilomètres pour les plus mobiles ; la plupart des espèces ont une distance moyenne de dispersion aux alentours de 200-250 m. Les papillons sont



❶ Les campagnes de récolte des données sur le terrain ont été réalisées dans plusieurs paysages « ateliers ».

© F. Archaux (Irstea)

présents dans de nombreux milieux. Ils sont sensibles à la composition et à la configuration du paysage, et réagissent rapidement aux changements d'utilisation des sols et aux modifications de leurs milieux, ce qui en fait un groupe indicateur de la qualité de l'environnement. La plupart des espèces de papillons de jour sont liées aux milieux herbacés tels que les prairies et les pelouses, les communautés de papillons dépendent donc des pratiques de fauche et de pâturage.

### Les terrains d'étude

Les campagnes de récolte des données sur le terrain ont été réalisées en parallèle par Irstea (centre de Nogent-sur-Vernisson), l'INRA (centre de Bordeaux) et l'ENSAT de Toulouse (photo ❶). Dans ces trois régions, six paysages ateliers de 5 x 5 km ont été sélectionnés. Ces paysages ateliers sont similaires du point de vue de la composition en habitats (proportion de prairies, boisements, de terres arables, de surfaces imperméabilisées, etc.). En Bourgogne, les paysages ont été échantillonnés dans l'Yonne, autour d'Auxerre, où le paysage est relativement plat à vallonné. Cette zone est dominée par des grandes cultures annuelles de colza, de céréales et de maïs ; les prairies sont principalement pâturées. En Aquitaine, l'étude a été réalisée dans l'Entre-deux-Mers délimité par les fleuves de la Dordogne au nord et de la Garonne au sud. Il s'agit d'un paysage de collines, de coteaux, de plateaux et de vallées, cultivé principalement pour la vigne, ainsi que quelques cultures annuelles. La plupart des prairies y sont fauchées une à deux fois dans l'année. En région Midi-Pyrénées, les échantillonnages ont été effectués dans les Coteaux de Gascogne, une zone vallonnée caractérisée par une mosaïque hétérogène de cultures, de prairies, de bois et de haies. Les prairies y sont gérées par pâturage et/ou par une ou deux fauches annuelles.

### Les méthodes utilisées

Dans le cadre du projet Levana, deux approches ont été utilisées pour évaluer l'influence du paysage sur les papillons : l'étude de communautés et la génétique du paysage.

Nous avons évalué l'influence de la connectivité des habitats sur les papillons en utilisant l'écologie des communautés et l'écologie du paysage. Pour cela, nous avons échantillonné les communautés de papillons le long de transects répartis dans les paysages d'étude. L'abondance, le nombre total d'espèces, le nombre d'espèces par groupe écologique (espèces spécialistes des prairies, espèces généralistes, espèces mobiles, espèces peu mobiles) et le degré de rareté des espèces de chaque communauté ont été mesurés. Pour chacun des transects, nous avons également caractérisé l'habitat local (type de végétation, mode de gestion...) et calculé la connectivité des éléments boisés et prairiaux. L'analyse statistique des données ainsi collectées permet d'évaluer la part de la connectivité des habitats dans la composition des communautés.

La génétique du paysage est « une discipline qui quantifie explicitement les effets de la composition, de la configuration du paysage et de la qualité du milieu dominant sur les flux de gènes et la structuration spatiale de la variabilité génétique » (Storfer *et al.*, 2007). Parmi les diverses applications de cette discipline, la génétique du paysage est une solution prometteuse pour évaluer la résistance des éléments paysagers à la dispersion des espèces. En effet, quand deux populations sont très proches génétiquement, cela signifie que des individus se sont déplacés de l'une à l'autre et se sont reproduits : il y a eu flux de gènes. En comparant la proximité génétique de nombreuses populations avec le type d'éléments

► paysagers séparant ces populations, la génétique du paysage permet donc de savoir quels sont les éléments qui facilitent les déplacements et quels sont ceux qui font au contraire barrière. Le projet Levana a permis d'appliquer cette méthode sur le Myrtil (*Maniola jurtina*), une espèce de papillon commune dans les paysages agricoles (photo ②). L'objectif était d'évaluer la résistance des milieux à sa dispersion et de mesurer l'influence de la connectivité du paysage sur sa diversité génétique, une autre composante de la biodiversité.

### Les communautés sont influencées par l'habitat local et la mosaïque prairies/bois

Dans les paysages agricoles, les éléments herbacés sont souvent fragmentés et en partie composés d'éléments linéaires. La connectivité des prairies comme celle des éléments linéaires enherbés (chemins agricoles ou bords de routes) peuvent contribuer à la préservation de la biodiversité agricole, mais leur influence respective a rarement été testée.

Nous avons échantillonné les communautés de papillons sur 286 transects de 100 m de long (moitié en prairies, moitié en éléments linéaires) répartis dans les 18 paysages ateliers du projet Levana. Nous avons analysé la réponse des communautés aux caractéristiques de l'habitat (diversité floristique, intensité de gestion) et du paysage (connectivité des éléments prairiaux et forestiers). La réponse globale des communautés a été évaluée à travers l'abondance, la richesse spécifique et un indice de rareté moyenne des espèces.

Nos analyses ont montré que la diversité des papillons est d'abord influencée par la qualité de l'habitat et dans une moindre mesure par le paysage environnant. En effet, la part des caractéristiques locales de l'habitat sur la composition des communautés de papillons des prairies est de 10,3 % alors que celle du paysage est de 4,7 % (Van Halder *et al.*, 2016). En particulier, les assemblages de papillons sont fortement influencés par

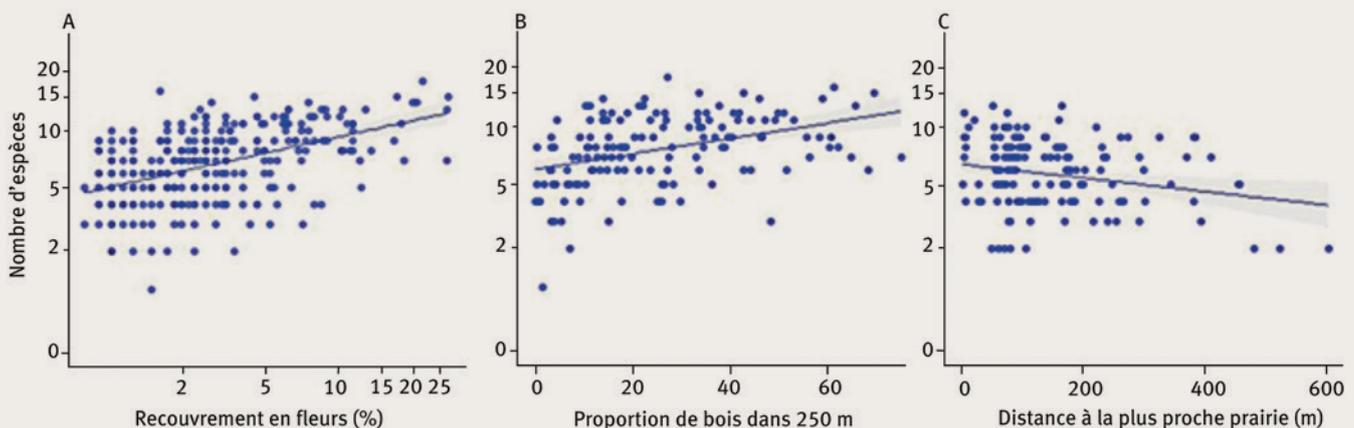


© F. Archaux (Istéo)

② Myrtil (*Maniola jurtina*),  
espèce étudiée en  
génétique du paysage.

la diversité floristique et la ressource en fleurs nectarifères (figure ①A). L'intensité de gestion tend à diminuer la diversité des papillons. Les prairies hébergent une plus forte diversité (+26 %) et surtout une plus forte abondance de papillons (+50 %) que les éléments linéaires. La réponse à la connectivité du paysage dépend de l'élément considéré (prairie vs élément linéaire) et des traits des espèces : la réponse est plus forte pour les espèces peu mobiles et spécialistes des prairies. La proportion de boisements augmente l'abondance, la richesse spécifique (figure ①B) et l'indice de rareté des communautés dans les prairies. Ce résultat peut être expliqué par des mécanismes de complémentation d'habitats : les papillons se

① Influence du recouvrement en fleurs sur le nombre total d'espèces de papillons pour les prairies et des éléments linéaires (A), de la proportion de boisements dans un rayon de 250 m pour les prairies (B), et de la distance à la plus proche prairie pour les éléments linéaires (C).



nourrissent et se reproduisent dans les prairies, et les boisements peuvent servir de refuges et offrir des conditions microclimatiques favorables. La diversité des papillons dans les éléments linéaires diminue avec la distance à la plus proche prairie (figure 1C), conformément au fonctionnement attendu réservoir-corridor où les papillons des prairies se dispersent le long des linéaires.

Même si les éléments linéaires peuvent favoriser la dispersion des papillons et la conservation d'autres taxons en milieu agricole (pollinisateurs, plantes), ils ne sont pas suffisants pour préserver les espèces de papillons sédentaires et spécialistes. Conserver une mosaïque de prairies et de boisements de bonne qualité semble être une bonne stratégie pour la conservation des papillons en contexte agricole.

**La dispersion du Myrtil est peu influencée par les milieux qu'il traverse, sa diversité génétique dépend du contexte paysager et de l'intensité de gestion**

Les espèces font face à des changements environnementaux majeurs, la dispersion est donc un processus clé dans la persistance des populations et de la distribution des espèces.

Nous avons estimé la dispersion du Myrtil en paysage agricole. Pour cela, 1 681 échantillons génétiques ont été collectés dans les dix-huit paysages d'étude. Nous avons utilisé différentes méthodes pour modéliser l'interaction entre le paysage et la dispersion des papillons (méthode des transects, chemin de moindre coût et théorie des circuits, Cushman *et al.*, 2013).

Grâce à six marqueurs génétiques développés pour le Myrtil, nous avons montré que les boisements et les terres arables réduisent très légèrement les flux de gènes alors que les éléments herbacés, surfaciques (prairies) comme linéaires (bandes enherbées, lisières forestières) semblent faciliter la dispersion. Cependant, quelque soit la méthode utilisée, le paysage explique moins de 5%

de la structuration génétique du Myrtil. La dispersion du Myrtil ne semble pas influencée par les milieux qu'il traverse, la composition et la configuration du paysage ne sont pas des facteurs prépondérants.

Si la réponse de la diversité spécifique à la fragmentation des habitats est relativement bien documentée, *a contrario*, la réponse de la diversité génétique, une autre composante de la biodiversité, a été beaucoup moins étudiée. Nous avons examiné l'influence de la composition du paysage, de la connectivité des habitats ainsi que de l'intensité de gestion des prairies, sur la diversité génétique du Myrtil.

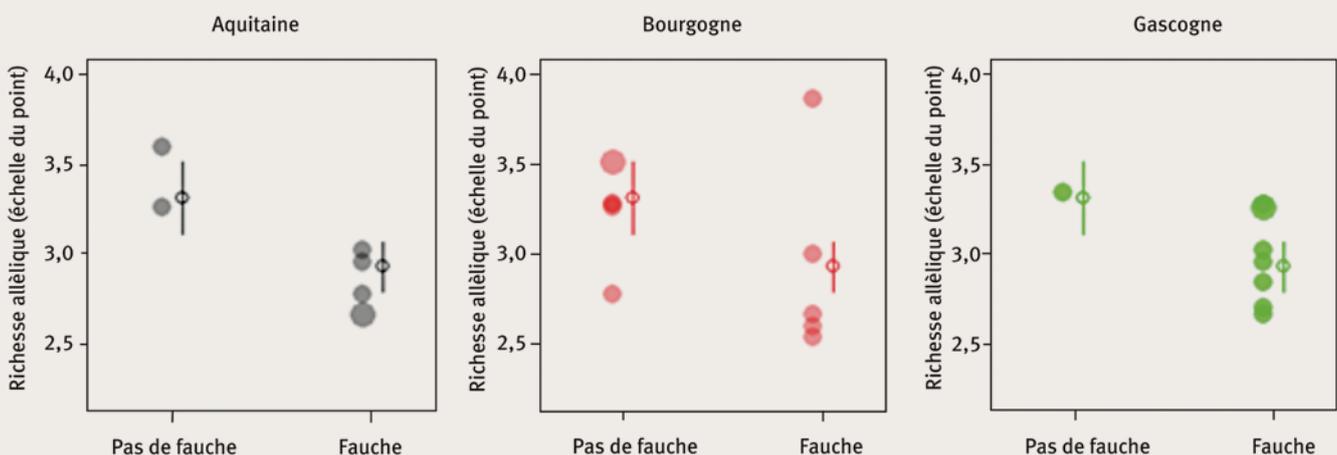
La diversité génétique augmente avec la connectivité aux boisements et décroît avec la proportion de terres arables dans un rayon de 250 m. De plus, elle diminue avec la fréquence de fauche de la prairie (figure 2). À l'échelle du paysage d'étude, la quantité d'éléments linéaires enherbés accroît la diversité génétique du Myrtil.

**La connectivité des habitats : un facteur parmi d'autres**

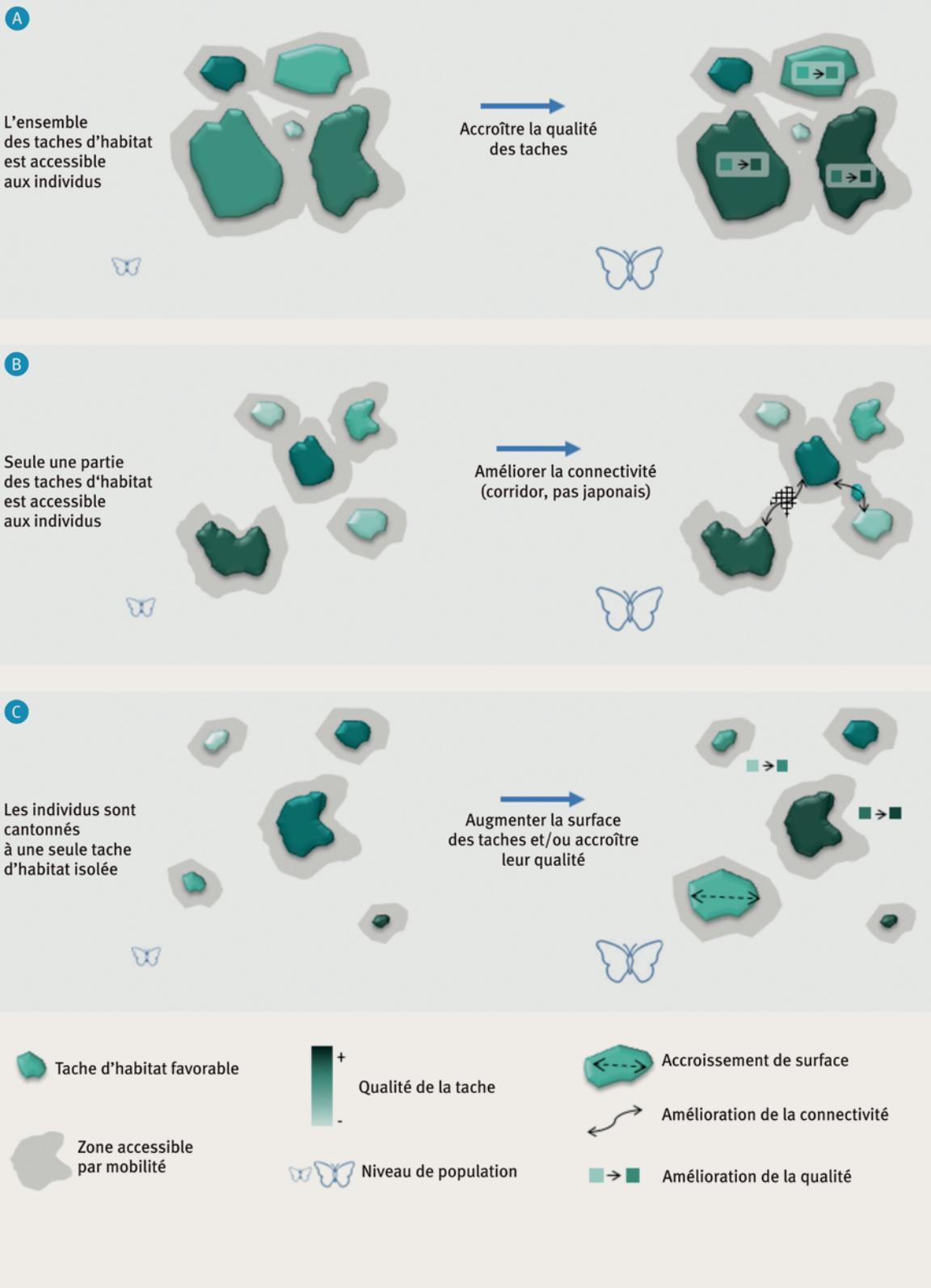
Les données récoltées dans le cadre du projet Levana montrent que la connectivité des habitats joue un rôle globalement assez faible sur la diversité des communautés de papillons et la diversité génétique du Myrtil. D'autres facteurs tels que la qualité de l'habitat ou la composition du paysage sont plus importants. Par ailleurs, la dispersion du Myrtil n'est que très faiblement impactée par le type de milieux qu'il traverse.

La confrontation de ces résultats à ceux d'autres études scientifiques nous invitent à questionner l'influence de la connectivité des habitats sur la biodiversité, laquelle semble dépendre à la fois des traits des espèces et du contexte paysager. Il est probable que la réponse des populations et des communautés à la connectivité des habitats ne soit pas linéaire et qu'il existe des niveaux de quantité d'habitat ou de proximité entre taches en-deçà et au-delà desquels améliorer la continuité écologique

2 Effet de la fréquence de fauche (ici exprimée par l'occurrence d'une fauche entre mai et août) sur la diversité génétique du Myrtil.



③ Propositions de gestion selon différents cas concrets. Quand l'ensemble des taches d'habitat est accessible aux individus, améliorer la connectivité n'aura pas d'effet (situation A), de même lorsque les individus sont cantonnés à une seule tache (situation C). Entre ces deux extrêmes, un optimum existe pour lequel accroître la connectivité en améliorant la perméabilité de la matrice aura un effet positif sur la biodiversité (situation B).



n'aura pas ou peu d'effet. La notion de seuil qui apparaît ici mérite d'être approfondie car elle a de réelles conséquences en matière de conservation : dans quelles situations faut-il restaurer les habitats dégradés ? Augmenter la surface d'habitat ? Reconnecter des taches d'habitat ?

Les actions de conservation, qui représentent des investissements financiers importants, doivent être réfléchies au cas par cas. Le modèle développé par Radchuk *et al.* (2012) pour la conservation de l'Azuré des mouillères (*Maculinea alcon*) aux Pays-Bas est exemplaire dans ce sens car, pour un budget fixé et dans quatre contextes géographiques réels, il évalue le potentiel de différents scénarii de gestion : augmenter la taille des taches, améliorer la qualité des taches, accroître la connectivité ou encore réintroduire des individus. Toutefois, les informations démographiques et comportementales détaillées qui ont été utilisées pour paramétrer ce modèle sont rarement disponibles pour d'autres espèces. Or il est parfois nécessaire d'agir en l'absence de ces informations et dans l'attente de leur acquisition.

Ainsi, de manière sûrement simpliste, dans les situations où la plupart des habitats sont accessibles aux individus et celles, à l'inverse, pour lesquelles les individus sont cantonnés à une seule tache isolée, améliorer la connectivité n'aura pas/peu d'effet (respectivement situations A et C, figure 5). Dans le premier cas (situation A, figure 5), si la viabilité des populations est menacée, améliorer la qualité des taches est certainement une solution pertinente. Lorsque les habitats sont trop fragmentés et dispersés pour que des échanges soient importants (situation C, figure 5), la priorité est sûrement de maintenir, restaurer, voire agrandir les taches existantes qui sont cruciales pour enrayer l'extinction des populations. Il faut toutefois garder à l'esprit que l'isolement de ces populations peut devenir problématique à long terme. Les actions de restauration de la connectivité doivent préférentiellement cibler les zones pour lesquelles seule une partie des taches d'habitat est accessible aux individus de l'espèce d'intérêt (ou du groupe d'espèces) et que cette situation fragilise les populations en place (situation B, figure 5). Si, seule une étude fine de l'occupation de l'espace et du déplacement des individus permet de savoir dans laquelle des trois situations on se trouve, en pratique, comparer la distance de dispersion aux distances entre taches d'habitat permet d'avoir une bonne idée.

## Conclusion

Dans le contexte actuel de déclin massif de la biodiversité et pour anticiper les besoins des espèces à se déplacer avec les changements globaux, la restauration des continuités écologiques est le nouveau paradigme en biologie de la conservation. Cependant, la connectivité a parfois un effet faible voire négligeable sur la structure des populations et des communautés. En effet, la dispersion n'est qu'un des nombreux processus qui façonnent la diversité du vivant et le fonctionnement des écosystèmes. Les interactions intra- et inter-spécifiques, la variabilité de l'environnement ainsi que la taille et la qualité locale des taches sont autant d'éléments à ne pas négliger.

Les réflexions sur la connectivité du paysage ne doivent pas occulter l'importance de la qualité des milieux qui constituent la trame. Préserver les habitats de bonne qualité et restaurer des habitats dégradés peut être plus déterminant qu'accroître leur connexion. De ce fait, la politique de Trame verte et bleue vise à une amélioration des continuités, mais également une amélioration générale de la qualité écologique des habitats et du paysage. Pour augmenter le potentiel des prairies et des éléments linéaires enherbés pour la conservation des papillons, la gestion de la végétation est primordiale. En effet, les communautés dépendent principalement des caractéristiques locales : la disponibilité en nectar, la diversité en plantes-hôtes et l'intensité de gestion. Retarder la fauche, diminuer la pression de pâturage et favoriser l'implantation naturelle de la végétation plutôt que le semis de graminées, semblent donc être des mesures favorables aux papillons. ■

## Les auteurs

**Anne VILLEMÉY et Frédéric ARCHAUX**  
Iristea, UR EFNO, Domaine des Barres,  
F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France.  
✉ [anne.villemey@gmail.com](mailto:anne.villemey@gmail.com)  
✉ [frederic.archaux@irstea.fr](mailto:frederic.archaux@irstea.fr)

## EN SAVOIR PLUS...

- 📖 CUSHMAN, S.A., MACRAE, B., ADRIAENSEN, F., BEIER, P., SHIRLEY, M., ZELLER, K., 2013, Biological corridors and connectivity, *Key Topics in Conservation Biology*, n° 2, p. 384-404.
- 📖 RADCHUK, V., WALLISDEVRIES, M.F., SCHTICKZELLE, N., 2012, Spatially and Financially Explicit Population Viability Analysis of *Maculinea alcon* in The Netherlands, *PLoS one* 7, disponible sur : <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0038684>
- 📖 STORFER, A., MURPHY, M.A., EVANS, J.S., GOLDBERG, C.S., ROBINSON, S., SPEAR, S.F., DEZZANI, R., DELMELLE, E., VIERLING, L., WAITS, L.P., 2007, Putting the 'landscape' in landscape genetics, *Heredity*, n° 98, p. 128-142.
- 📖 Van HALDER, I., THIERRY, M., VILLEMÉY, A., OUIN, A., ARCHAUX, F., BARBARO, L., BALENT, G., BENOT, M.-L., 2016, Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes, *Insect Conservation and Diversity*, n° 10, p. 64-77.
- 📖 VILLEMÉY, A., 2015, *Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés*, Manuscrit de thèse, Université d'Orléans, 200 p., disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01362048/document>
- 📖 PROJET LEVANA, Rapport scientifique et synthèse pour les décideurs, disponible sur : <https://www6.inra.fr/programme-diva/DIVA-3/Les-projets-DIVA-3-retenus/LEVANA>