

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 104 (2025)

Artikel: Lépidoptères diurnes et zygènes des prairies sèches en Suisse romande : diversité, abondance et dates d'apparition, un bilan de 11 années de suivi
Autor: Joray, Gabriela / Leubaz, Anouchka
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1092347>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 06.03.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Lépidoptères diurnes et zygènes des prairies sèches en Suisse romande: diversité, abondance et dates d'apparition, un bilan de 11 années de suivi

Gabriela JORAY^{1*}, Anouchka LEUBAZ²

JORAY G. & LEUBAZ A., 2025. Lépidoptères diurnes et zygènes des prairies sèches en Suisse romande: diversité, abondance et dates d'apparition, un bilan de 11 années de suivi. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 104: 85-107.

Résumé

Les prairies et pâturages secs (PPS) sont des hotspots de la biodiversité en Suisse, mais leur maintien est menacé par la fragmentation et les pressions environnementales. Depuis 2013, l'association A Rocha suit ces milieux en Romandie, au moyen d'inventaires annuels de lépidoptères diurnes. Nous analysons ici 11 ans d'inventaire sur 67 sites en Romandie pour y évaluer la richesse, l'abondance, la diversité spécifique et les tendances phénologiques des espèces. Au total, 99 espèces ont été recensées, incluant 32 espèces menacées et quasi menacées (Liste Rouge Suisse).

Aucun effet temporel sur la diversité ou l'abondance des espèces n'a été observé, bien que le Plateau présente une abondance plus élevée mais une diversité plus faible que le Jura et les Préalpes. En revanche, la proportion d'espèces typiques des PPS montre un déclin significatif au fil du temps. En tenant compte de l'interaction de la région avec les précipitations associées, la richesse spécifique est en moyenne plus élevée dans les sites gérés exclusivement par la pâture, qu'ils soient PPS ou hors inventaire fédéral. Quant à l'abondance selon le même modèle, elle est plus faible dans les sites pâturés-et-fauchés, plus basse sur le Plateau que dans les autres régions, et plus élevée dans les PPS inscrits à l'inventaire fédéral.

L'analyse phénologique de 17 espèces communes associées aux PPS révèle un avancement moyen d'environ un jour par an de la date d'observation au quantile 5% des abondances d'espèces par site et par année, avec des différences plus ou moins marquées, voire un léger recul selon les espèces. En accord avec la littérature, ce décalage phénologique serait lié au réchauffement climatique et permettrait aux lépidoptères de bénéficier d'un printemps plus doux, prolongeant la période favorable à leur reproduction et améliorant la synchronisation avec leur plante-hôte.

Pour finir, et afin d'approfondir la compréhension des dynamiques communautaires, il serait pertinent d'inclure d'autres groupes taxonomiques (orthoptères et flore), déjà inventoriés par A Rocha sur ces sites mais encore non analysés.

Mots-clés: Conservation, inventaires, lépidoptères, PPS, prairies sèches.

¹ Association de conservation de la nature A Rocha Suisse, Rue du Village 6, 1435 Essert-Pittet

² a.leubaz@hispeed.ch

*Correspondance: gabriela.joray@arocha.org

JORAY G. & LEUBAZ A., 2025. Diurnal lepidoptera and Burnet moths of dry grasslands in western Switzerland: species richness, abundance, specific diversity and phenological trends, during 11 years of inventories. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 104: 85-107.

Abstract

In Switzerland, dry grasslands (meadows and pastures, PPS in French) are biodiversity hotspots. Their preservation is threatened by fragmentation and environmental pressures. Since 2013, A Rocha Switzerland has been monitoring these habitats in the French-speaking part of Switzerland through annual inventories of diurnal lepidoptera. Here we analyze 11 years of inventories at 67 sites to assess species richness, abundance, specific diversity, and phenological trends. A total of 99 species were recorded, including 32 threatened and near-threatened species (Swiss Red List).

No temporal effect on species diversity or abundance was observed, although the Plateau has a higher abundance but lower diversity than the Jura and the Pre-Alps. On the other hand, the proportion of species typical of dry grasslands shows a significant decline over time. Taking into account the interaction of the region with associated precipitation, species richness is on average higher in sites managed exclusively for grazing, whether they are dry grasslands included in the federal inventory or not. According to the same model, abundance is lower in grazed-and-mowed sites, lower on the Plateau than in other regions, and higher in dry grasslands listed in the federal inventory.

Phenological analysis of 17 common species associated with dry grasslands reveal an average advance of approximately one day per year in the observation date at the 5% quantile of species abundance per site and per year, with more or less marked differences, or even a slight decline depending on the species. In line with the literature, this phenological shift is thought to be linked to global warming, allowing lepidoptera to benefit from a milder spring, extending the favourable period for their reproduction and improving synchronisation with their host plants.

Finally, in order to deepen our understanding of community dynamics, it would be relevant to include other taxonomic groups (orthoptera and flora), already inventoried by A Rocha Switzerland at these sites but not yet analysed.

Keywords: conservation, dry grasslands, inventories, Lepidoptera, PPS.

INTRODUCTION

Les prairies et pâturages secs (PPS) constituent l'un des habitats semi-naturels les plus riches en biodiversité d'Europe centrale, résultat de pratiques agricoles extensives et traditionnelles (DIPNER *et al.* 2010). En Suisse, ces milieux, aujourd'hui fragmentés et en forte régression, jouent un rôle écologique majeur: environ 40% des espèces animales, en majorité des arthropodes, et 10% des espèces végétales leur sont directement ou indirectement associées (EGGENBERG *et al.* 2001). Parmi les causes principales du déclin des PPS figurent l'intensification de l'exploitation agricole (FISCHER & STÖCKLIN 1997) tout comme l'abandon des pratiques agricoles en particulier pour l'étage subalpin (ERHARDT 1985), le reboisement, l'urbanisation (GILBERT 1989, MANNINEN *et al.* 2010), les projets d'infrastructures et les aménagements touristiques. Au vu des menaces et de la fragilité de ces écosystèmes, une ordonnance sur les prairies sèches (OPPS) a été créée en 2010 statuant un cadre de protection pour ces milieux et plus précisément pour les 3'951 objets recensés comme biotopes d'importance nationale (OPPS; RS 451.37) depuis la mise à jour de l'inventaire en 2021. Grâce à ces mesures de protection, une majorité des sites ont bénéficié d'évolution positive avec par exemple une augmentation de la proportion d'espèces spécialisées et menacées. Toutefois, la surface totale protégée ne couvre que 0.7% du territoire national et certaines problématiques telles que

l'embroussaillage ou la déprise des activités agricoles persistent pour certains objets entravant alors leur bonne évolution et leur conservation (BERGAMINI *et al.* 2025).

La particularité des milieux secs et maigres provient de conditions environnementales uniques, combinées aux pratiques agricoles extensives: terrains en pente ensoleillés, sol pauvre en nutriments (azote et phosphore) et drainant, pâture limitée dans le temps et en charge de bétail et/ou fauche avec prélèvement du foin pour éviter un enrichissement de sols en nutriments. C'est ainsi que les prairies et pâturages secs forment les associations végétales les plus diversifiées de Suisse, avec jusqu'à 100 variétés de plantes par are (EGGENBERG *et al.* 2001). En raison de cette considérable diversité floristique, ces habitats jouent un rôle crucial pour la faune, notamment pour les insectes.

Le lien avec l'agriculture est étroit: apparues majoritairement par l'exploitation humaine (BAVCON *et al.* 2024), les PPS sont également maintenues par une gestion agricole extensive. C'est dans ce contexte qu'A Rocha conduit depuis 2013 le projet «Aide à l'entretien des prairies et pâturages secs», financé en majeure partie par des donateurs institutionnels. Au travers de ce programme, l'organisation a pour but d'inventorier les lépidoptères diurnes (ainsi que les orthoptères et la flore) afin de renforcer les connaissances sur la biodiversité en présence, ainsi que d'évaluer les méthodes de gestion et réaliser des travaux d'entretien en soutien aux agriculteurs et agricultrices locaux.

Parmi la faune inféodée aux prairies et pâturages secs, les lépidoptères diurnes (Papilionoidea et Zygaenidae) occupent une place prépondérante, tant par leur diversité que par leur rôle de bioindicateurs. Près de la moitié des espèces de lépidoptères diurnes d'Europe sont associées aux prairies sèches de type *Mesobromion* (HUWYLER *et al.* 2012, DELARZE *et al.* 2015), où elles exploitent une grande variété de ressources végétales pour se nourrir, à l'état adulte comme larvaire, se reproduire ou s'abriter (VAN SWAAY *et al.* 2014). Par leurs spécificités écologiques, nécessitant souvent une mosaïque de micro-habitats, et leur rôle dans le réseau trophique, les lépidoptères diurnes sont de bons indicateurs de la qualité de leur milieu (WERMEILLE *et al.* 2014). Ce groupe faunistique bien que peu nombreux en espèces est d'ailleurs régulièrement utilisé dans le suivi de la biodiversité et dans l'évaluation de la qualité écologique des surfaces agricoles. En effet, présents même sur de petites surfaces, ils sont dans la majeure partie des cas faciles à déterminer contrairement à d'autres taxons et ont la capacité de réagir rapidement aux fluctuations de l'environnement (ERHARDT & THOMAS 1991).

Le présent article se concentre exclusivement sur les lépidoptères diurnes et zygènes recensés dans le cadre de ce suivi durant onze années d'inventaires. L'étude a pour buts: (i) d'évaluer la richesse spécifique, l'abondance et la diversité des communautés de lépidoptères dans différents contextes écologiques et géographiques, (ii) de déterminer l'influence de facteurs environnementaux (précipitations, type de gestion, milieu PPS, altitude, pente) et de facteurs écologiques (espèces typiques des PPS, espèces menacées et quasi menacées) sur ces paramètres, et (iii) d'analyser les premières apparitions et les tendances temporelles des espèces les plus communes. 17 espèces communes et pour la plupart liées aux pelouses sèches (selon DELARZE *et al.* 2015) ont été retenues pour une analyse approfondie.

Il est attendu que les espèces communes avancent leur phénologie en réponse à la floraison plus hâtive des plantes des prairies en Suisse, soit toutes les décennies deux à trois jours d'avancement pour la première pousse de l'herbe (VUFFRAY *et al.* 2016).

Une des hypothèses de cette étude est que la diversité des lépidoptères diminue sur le long terme, surtout en milieux plus fortement anthropisés (région du Plateau comparativement au Jura et Préalpes), et que la diversité est négativement corrélée avec certains facteurs environnementaux, comme la quantité de précipitations ou l'altitude, la majorité des

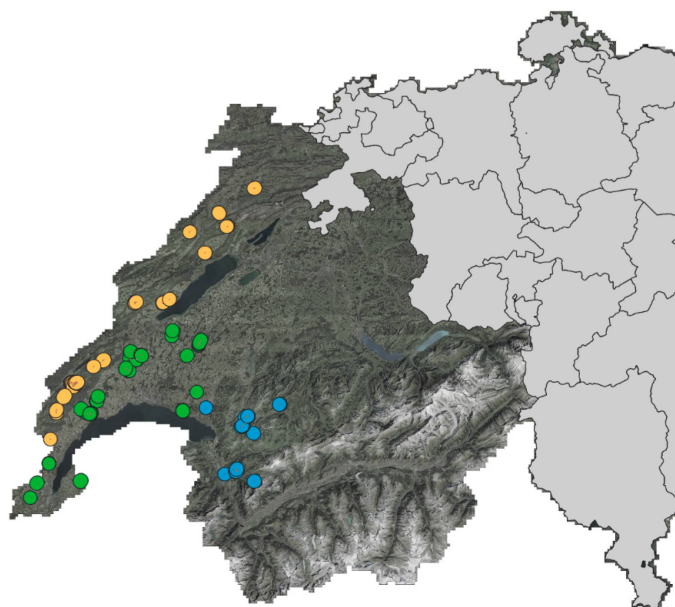
lépidoptères diurnes menacés et quasi menacés selon la liste rouge se trouvant dans les PPS de basse et moyenne altitude (WERMEILLE *et al.* 2014). Concernant l'abondance, tout comme la diversité, nous supposons qu'elle suit un même schéma négatif à travers le temps, selon les régions et en lien avec les facteurs environnementaux. Dans le cas où une différence de diversité et d'abondance serait relevée entre les types de milieux, nous nous attendons pour ces mêmes variables à observer des valeurs plus faibles pour les milieux sans protection stricte soit hors PPS.

MÉTHODES

Inventaires

Les inventaires de lépidoptères diurnes ont été réalisés selon la méthodologie de relevé élaborée en collaboration avec la Division Biodiversité et Paysage du Canton de Vaud qui se base sur celle du projet BDM Z7 (Bureau de coordination du Monitoring de la Biodiversité en Suisse 2016). Les sites d'étude comprennent 67 parcelles (figure 1) réparties dans trois régions de Suisse romande – Jura, Plateau et Préalpes – dont la majorité figure à l'inventaire fédéral des PPS d'importance nationale (art. 18a LPN; RS 451), les autres correspondant à des pelouses sèches exploitées de manière extensive ou peu intensive par des agriculteurs partenaires du programme d'A Rocha Suisse.

Figure 1. Sites du programme d'aide à l'entretien des PPS en Romandie mené par A Rocha Suisse depuis 2013. Couleurs des points selon la répartition géographique (jaune = Jura, vert = Plateau, bleu = Préalpes).



Au cours de la saison, chaque parcelle sélectionnée est visitée idéalement 5 fois en se rapportant aux fenêtres suivantes (15 mai – 30 mai; 5 juin – 20 juin; 25 juin – 10 juillet; 15 juillet – 30 juillet; 5 août – 20 août). Le programme prévoit une répétition des inventaires sur 3 années, mais diverses contraintes et aléas impactent souvent le protocole idéal. De plus, les premières années du projet incluaient un mandat complémentaire de cartographie de la flore PPS, réalisé sur un ensemble élargi de sites. Sur ces sites, un inventaire unique des lépidoptères a été effectué afin de documenter leur communauté, mais ils n'ont pas été revisités par la suite, car aucun chantier-nature n'y était prévu par le projet d'A Rocha financé en majorité par des donateurs institutionnels. A partir de 2015, seuls les sites faisant clairement partie du projet d'Aide à l'entretien des PPS d'A Rocha ont été rééchantillonnés selon le protocole standardisé.

Pour chaque parcelle, un transect a préalablement été tracé, le plus souvent zigzag (figure 2), en tenant compte de la végétation dominante afin de permettre un échantillonnage le plus homogène possible. La longueur du transect varie en fonction de la surface de la parcelle. Chaque prospection est réalisée par temps favorable soit un temps sec et ensoleillé (température minimum de 13° à l'ombre), et peu venteux (maximum 3 beaufort). Lors de

chaque visite, l'observateur, muni d'un filet, parcourt le transect d'un pas régulier à une vitesse de 2km/h environ et recense l'abondance des lépidoptères diurnes et zygènes, soit tous les individus rencontrés dans une bande de 5 mètres de part et d'autre du transect parcouru à l'aller et au retour. Les individus provenant de l'arrière de l'observateur ne sont pas comptabilisés afin d'éviter le risque de recomptage. Au terme du transect, une part de recherche active est menée (chasse à vue). Cette dernière dure entre 15-30 min selon la taille de la parcelle et cible les structures annexes telles que buissons et lisières. Les déterminations se font sur le terrain par l'observateur et sont pour la majorité vérifiées (sur photo) par un second (voire un troisième) déterminateur expérimenté. En cas d'incertitude, comme pour certains groupes ou espèces difficiles (*Pyrgus*, certaines zygènes, individus aberrants ou certains agrégats), aucune espèce n'est attribuée mais les données sont conservées, avec pour certaines l'espoir d'une validation ultérieure. Pour d'autres, le niveau de l'agrégat est suffisant dans le cadre des suivis menés par A Rocha (*Leptidea sinapis/juvernica* aggr. par exemple). Les données utilisées pour l'analyse actuelle contiennent uniquement les déterminations au niveau de l'espèce, avec une possible surreprésentation de *Melitaea athalia* pour les individus inventoriés avant 2022, en raison de la séparation récente d'avec *Melitaea celadussa*.

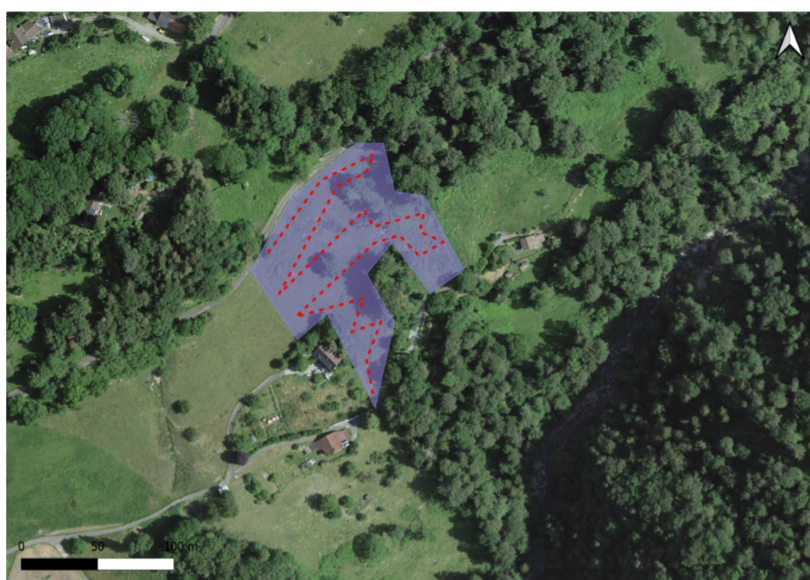


Figure 2. Aperçu de la parcelle «Moille-Saulaz» à Corsier-sur-Vevey et son transect (ligne pointillée rouge).

Provenance des données

Nous avons considéré les relevés effectués durant 11 ans (période 2013-2024, aucun relevé en 2018), dont seules les déterminations réalisées lors du transect ont été conservées pour la présente étude, afin de garder une méthode standardisée. Pour chacune des 67 parcelles étudiées, les données spécifiques à la parcelle et sur les conditions de l'habitat (surface, longueur du transect, altitude, orientation, pente, précipitations mensuelles, type de sol, type de gestion agricole, chantiers-nature d'entretien réalisés par A Rocha, annexe 1) ont été relevées, calculées et cartographiées à l'aide du logiciel QGIS (QGIS Development Team 2023) avec des données provenant du catalogue OFEV, Swisstopo (Office fédéral de topographie swisstopo). Pour simplification, les précipitations mensuelles ont été tirées de 3 stations: Lausanne pour le Plateau, Chaumont pour le Jura et Château-d'Oex pour les Préalpes (séries de mesures homogènes de MétéoSuisse). Les espèces catégorisées comme typiques PPS se basent sur le tableau Fauna indicativa (KLAIBER *et. al* 2017), en prenant en compte les «espèces vivant principalement et exclusivement dans les PPS». La sélection des 17 espèces

les plus communes (tableau 1) et liées aux prairies sèches pour l'analyse de la phénologie a été faite sur la base de discussion interne (Quentin Kohler et Gabriela Joray). Nous avons volontairement exclu certaines espèces en raison de leur écologie très spécialisée, dont les variations phénologiques seraient susceptibles d'être modulées par d'autres facteurs non mesurés.

Tableau 1. Liste de 17 lépidoptères communs et principalement liés aux PPS utiles aux analyses phénologiques. Le nom de chaque espèce ainsi que son statut Liste Rouge est indiqué.

Espèce	Statut LR (WERMEILLE et al. 2014)
<i>Aglais urticae</i>	LC
<i>Aricia agestis</i>	LC
<i>Boloria dia</i>	NT
<i>Brenthis daphne</i>	NT
<i>Brintesia circe</i>	NT
<i>Coenonympha pamphilus</i>	LC
<i>Cupido argiades</i>	NT
<i>Erynnis tages</i>	LC
<i>Lycaena phlaeas</i>	LC
<i>Lycaena tityrus</i>	LC
<i>Lysandra bellargus</i>	LC
<i>Maniola jurtina</i>	LC
<i>Melanargia galathea</i>	LC
<i>Melitaea celadussa</i>	NT
<i>Polyommatus icarus</i>	LC
<i>Spialia sertorius</i>	NT
<i>Thymelicus lineola</i>	LC

Analyses

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2025). Un tableau des questions de recherches (Q1-Q9) et hypothèses liées ainsi que les analyses effectuées résume le travail de recherche sur les données récoltées en 11 ans de suivis (tableau 2). Les communautés de lépidoptères ont été caractérisées par trois métriques: la richesse spécifique, définie comme le nombre total d'espèces observées par et site et par année; l'abondance totale, correspondant au nombre cumulé d'individus sur un transect donné; et la diversité, calculée à partir de l'indice de Shannon qui combine à la fois richesse et équitabilité des abondances (MAGURRAN 1988). Nous avons construit plusieurs modèles linéaires mixtes (LMM), en interprétant la pente estimée par les modèles et leur significativité statistique. Les tendances temporelles (exprimées en individus/an, diversité de Shannon/an, espèces/an) ont été estimées à partir des pentes des modèles adaptés, où l'année a été incluse comme covariable continue non standardisée. Nous avons prédit la variation totale sur la période 2013–2024 en multipliant la pente estimée (β) $\times$ 11 ans (ou pour les modèles en binomial négatif, en utilisant la transformation exponentielle de β moins 1).

Tableau 2. Questions, hypothèses, et analyses effectuées par A Rocha Suisse. L'étude porte sur les relevés de lépidoptères conduits entre 2013 et 2024.

Question	Hypothèse	Analyse	Modèle
DIVERSITÉ ET ABONDANCE			
Q1: Quelle est la tendance temporelle globale de l'abondance et de la diversité?	Abondance et diversité déclinent au fil du temps (crise de biodiversité)	Analyse des tendances temporelles avec prise en compte des sites pour réplification spatiale et de la longueur des transects	MLM: Abondance ~ Année (prédicteur fixe, standardisé) + Lieu-dit (effet aléatoire) + longueur du transect (terme de correction) Diversité (Shannon) ~ Année (prédicteur fixe, standardisé) + Lieu-dit (effet aléatoire)
Q2: Quel est l'effet de la région sur l'évolution temporelle?	Les milieux les plus anthropisés (Plateau) déclinent davantage par rapport au milieux moins perturbés (Préalpes/Jura)	Comparaison des tendances temporelles selon la région, en considérant l'interaction année × région	MLM: Abondance ~ Année × Région (interaction) + Lieu-dit (effet aléatoire) + longueur du transect (terme de correction) Diversité (Shannon) ~ Année × Région (interaction) + Lieu-dit (effet aléatoire)
Q3: Quel est l'effet du statut de protection (PPS à l'inventaire fédéral) sur la diversité? Les PPS abritent-ils plus d'espèces typiques que les sites hors PPS?	La diversité diminue davantage en milieux hors PPS; les milieux PPS pourraient contenir plus d'espèces typiques, c'est-à-dire vivant principalement ou exclusivement dans ces milieux (KLAIBER et. al 2017).	Comparaison de la diversité selon le type de milieu (PPS à l'inventaire vs non strictement PPS), avec prise en compte du nombre d'espèces typiques (effet fixe)	MLM: (Q3a) Diversité (Shannon) ~ Type de milieu + Année + Lieu-dit (effet aléatoire) (Q3b) Nombre d'espèces typiques PPS ~ Type de milieu + Année + Lieu-dit (effet aléatoire) + longueur du transect (terme de correction) (Q3c) Proportion d'espèces typiques PPS ~ Type de milieu + Année + Lieu-dit (effet aléatoire)
Q4: Quelle est la tendance d'abondance et richesse spécifique des espèces menacées et quasi menacées (Liste Rouge)	Le déclin de l'abondance et richesse spécifique des d'espèces menacées et quasi menacées est encore plus marqué que les autres au fil du temps	Analyse de l'évolution temporelle des espèces sensibles avec ajustement pour les sites	MLM: Abondance des espèces LR ~ Année (prédicteur fixe, standardisé) + Lieu-dit (effet aléatoire) + longueur du transect (terme de correction) Richesse en espèces LR ~ Année (prédicteur fixe, standardisé) + Lieu-dit (effet aléatoire)
Q5: Quels sont les effets des facteurs écologiques altitude, pente, type de gestion, milieu et pluviométrie sur l'abondance et la richesse?	L'abondance et la richesse varient selon l'altitude, la pente, le type de gestion, le milieu et la pluviométrie mensuelle	Modèles évaluant l'influence de plusieurs facteurs environnementaux, éventuellement avec interaction entre région et pluie	MLM: Abondance ~ Région × Pluie + Altitude + Pente + Type de gestion + Milieu + Lieu-dit (effet aléatoire) + longueur du transect (terme de correction) MLM: Richesse spécifique ~ Altitude + Pente + Type de gestion + Milieu + Pluie + Lieu-dit (effet aléatoire)
PHÉNOLOGIE			
Q6: Pour quelques espèces communes, quelle est l'évolution globale du jour de la première observation?	Le jour de la première observation au quantile 5% d'abondance avance au fil des années pour toutes espèces et sites confondus	Analyse de tendance générale avec correction pour le premier jour d'échantillonnage en covariable fixe et prise en compte des différences entre espèces et sites	MLM: date première observation au quantile 5% d'abondance ~ Année (prédicteur fixe, standardisé) + premier jour échantillonnage + intercept (constante) et pente aléatoire par Espèce + Lieu-dit (effet aléatoire)
Q7: Pour quelques espèces communes, quel est l'effet de la région sur la date de leur première observation?	L'avancement du jour de première observation au quantile 5% d'abondance varie selon la région	Comparaison des tendances temporelles selon les régions (Plateau, Jura, Préalpes)	Construit sur Q6 avec remplacement de ~ Année par ~ Année × Région (interaction)
Q8: Pour quelques espèces communes, quel est l'effet du type de gestion sur la date de leur première observation?	Les différents types de gestion (friches, pâtures, fauche) influencent l'évolution temporelle	Comparaison des types de gestion pour identifier si certains milieux accélèrent ou ralentissent l'avancement	Construit sur Q6 avec remplacement de ~ Année par ~ Année × Type de gestion
Q9: Pour quelques espèces communes, quel est l'effet de l'altitude et des précipitations sur la date de leur première observation?	L'avancement du jour de première observation au quantile 5% d'abondance est plus marqué aux altitudes élevées	Analyse de l'interaction année × altitude pour évaluer la modulation de la tendance globale par l'altitude	Construit sur Q6 avec remplacement de ~ Année par ~ Année × Altitude ainsi qu'un autre modèle avec ~ Année × Précipitations

Diversité (Shannon) et abondance et richesse spécifique

Les tendances temporelles globales (Q1) d'abondance et de diversité (indice Shannon) ont été analysées à l'aide de modèles incluant l'année comme prédicteur fixe, le site d'inventaire comme effet aléatoire afin de tenir compte de la structure hiérarchique des données (plusieurs observations par site) et pour le modèle d'abondance, la longueur du transect comme terme de correction (offset). Nous avons ensuite testé si ces tendances différaient selon la région (Plateau, Jura, Préalpes, Q2) en incluant l'interaction année x région, ou selon le statut de protection (sites inscrits à l'inventaire fédéral PPS versus autres milieux (Q3), avec un modèle supplémentaire investiguant la relation du nombre (Q3b) et proportion (Q3c) d'espèces typiques hors et dans les PPS. Nous avons aussi recherché les réponses spécifiques des espèces menacées et quasi menacées (Liste Rouge selon WERMEILLE *et al.* 2014, Q4), avec l'année en prédicteur fixe. L'effet des facteurs environnementaux (altitude, pente, type de gestion, milieu, précipitations, Q5) sur l'abondance et diversité ont été testés au moyen de modèles linéaires mixtes et ont été inclus comme effets fixes, avec un test supplémentaire de l'interaction région x précipitations mensuelles.

Analyses phénologiques

L'évolution des dates de la première observation a été étudiée chez 17 espèces communes à l'aide de modèles linéaires mixtes, en utilisant comme variable réponse la date correspondant au quantile 5% des abondances (espèce x site x année). L'année a été incluse comme prédicteur fixe, l'espèce et le site comme effets aléatoires, et le premier jour d'échantillonnage en covariable fixe (Q6). Cette dernière permet de corriger un biais de protocole: lorsque les relevés débutent plus tard dans la saison, la date de première observation est artificiellement retardée. Nous avons ensuite évalué les différences régionales et celles liées aux pratiques de gestion en intégrant les interactions année $\times$ région (Q7) et année $\times$ type de gestion (Q8). L'effet de l'altitude et des précipitations (Q9) sur les tendances de première observation a été testé au moyen de modèles linéaires mixtes intégrant respectivement les interactions année x altitude et année x précipitations. Comme le modèle général adapté (Q6) a montré une forte variabilité interspécifique, nous avons extrait la pente spécifique à chaque espèce et calculé cette dernière en jours/an, et nous avons combiné ces valeurs avec des statistiques descriptives (abondance totale, fréquence, nombre d'années observées) par espèce.

RÉSULTATS

Généraux

L'étude concerne 67 sites répartis dans 3 régions biogéographiques: 29 sur le Plateau, 22 au Jura et 16 dans les Préalpes (annexe 2). Parmi eux, 54 (81,2%) se situent dans des PPS à l'inventaire fédéral contre 13 (18,8%) hors PPS. 46 sites sont pâturés, 10 sites sont fauchés, 8 sont pâturés-et-fauchés, 2 sont en friche et 1 site n'a pas d'information de gestion (annexe 1). En moyenne, $23,7 \pm 10,8$ espèces de lépidoptères sont observées par site, et 21 espèces en médiane par site. Les 14 parcelles les plus riches en espèces (80^e percentile, arrondi à 35 espèces, cf. annexe 2) se trouvent majoritairement au Jura (6 sites) avec par exemple un pâturage au Pâquier (NE), suivi du Plateau (5 sites dont 4 figurent à l'inventaire fédéral), à l'instar d'une prairie au Bois Guyot (Arboretum du Vallon de l'Aubonne, Bière), suivi des Préalpes (3 sites) avec en tête un estivage à Rossinière et 49 espèces recensées. Lorsqu'on regarde à la diversité de Shannon, ce sont les Préalpes qui dominent avec 7 sites comprenant de hauts indices, suivi du Jura et du Plateau (respectivement 4 et 3 sites, cf. annexe 2). Le nombre d'années inventoriées par site varie entre 1 année et 6, avec une médiane de 1 car ils représentent la majorité des sites (44), alors que 23 sites ont ≥ 2 années d'inventaires. Le nombre de visites par année est généralement de 4 à 6 passages (médiane = 5), ce qui

correspond au protocole standard. Les fréquences d'inventaires pour chaque site sont détaillées en annexe 3.

Au total durant nos 11 années de suivi, 99 espèces de lépidoptères ont été identifiées, cumulant un nombre total de 16'166 individus (annexe 4). Parmi les 99 espèces, 66,7% sont non menacées (Préoccupation mineure, $n = 66$), 22,22% sont Quasi menacées ($n = 22$), suivies de 8,08% Vulnérables ($n = 8$), 2,02% En danger ($n = 2$) et 1,01% Non évalué ($n = 1$, *Cacyreus marshalli*). Les deux espèces les plus menacées sont *Euphydryas aurinia aurinia* et *Plebejus argyrognomon* (EN), suivies de huit vulnérables (p. ex. *Polyommatus thersites*, *Melitaea parthenoides*, *Zygaena ephialtes*), puis de 22 quasi menacées (p. ex. *Boloria dia*, *Brintesia circe*, *Spialia sertorius*).

Les abondances maximales comptabilisées pour une parcelle donnée reviennent à *Melanargia galathea* et *Maniola jurtina* (respectivement 150 et 105 individus recensés en 2014). Ces deux espèces sont largement distribuées, présentes respectivement sur 76 et 79% des parcelles. Des espèces typiques des PPS se trouvent parmi les espèces les plus abondantes (p. ex. *Melanargia galathea*, *Lysandra bellargus*, *Brintesia circe*, *Polyommatus dorylas*, *Lysandra coridon*).

Diversité, abondance et richesse (Q1-Q5)

Au cours de la période 2013-2024, nous n'avons pas pu démontrer de tendance significative de déclin de l'abondance ni de la diversité (indice de Shannon) des lépidoptères (Q1). Concernant l'effet temporel, la tendance annuelle de l'abondance totale est légèrement négative (-1,6%/an), correspondant à une diminution d'environ 15,8% sur la période 2013-2024 (non significatif); la tendance sur la diversité de Shannon montre une faible augmentation annuelle (+0,015/an), correspondant à +0,164 unité de Shannon sur 11 ans, mais cette tendance n'est pas significative (tableau 3).

Globalement, aucune tendance temporelle significative de la région sur l'abondance ou la diversité n'a été détectée (Q2). L'effet annuel était très faible et non significatif, correspondant à environ +0,003 unité de Shannon par an et à -0,04 unité (sur l'échelle log par an) d'abondance, avec les interactions année x région non significatives pour l'abondance et la diversité. Toutefois, nous avons constaté des différences régionales moyennes: comparativement au Jura, la diversité sur le Plateau était significativement plus faible (Effet fixe -0,213, $p < 0,05$ figure 3), alors que l'abondance sur le Plateau était significativement plus élevée (0,31, $p < 0,05$). L'indice de Shannon varie entre 1,1 et 3,55, avec des médianes de 2,89 dans le Jura, 2,72 sur le Plateau et 2,95 dans les Préalpes. Pour certaines années dans le Jura et les Préalpes, le nombre de sites échantillonné était trop faible pour estimer une variance (cf. annexe 3).

La diversité n'est pas expliquée par le type de milieu en PPS à l'inventaire versus hors inventaire fédéral, et le nombre d'espèces typiques PPS n'est pas significativement différent hors et dans les PPS (Q3a-b). Toutefois, la proportion d'espèces typiques des PPS décline significativement au cours du temps (Q3c), indépendamment du fait que le site soit hors ou dans l'inventaire (-0,0048/an, soit environ -5% en 11 ans, $p < 0,05$). Quant au nombre d'individus appartenant aux espèces menacées et quasi menacées (Q4), les modèles n'indiquent aucune tendance significative de perte ou gain au cours du temps ($p > 0,05$), avec une variabilité modérée entre sites (écart-type $\sim 0,6$), représentant environ 45% de la variation totale. La richesse spécifique des espèces de la Liste Rouge est en moyenne de $4,1 \pm 2,5$ espèces par site, sans tendance significative au cours de la période étudiée ($+0,052 \pm 0,043$, $p > 0,05$).

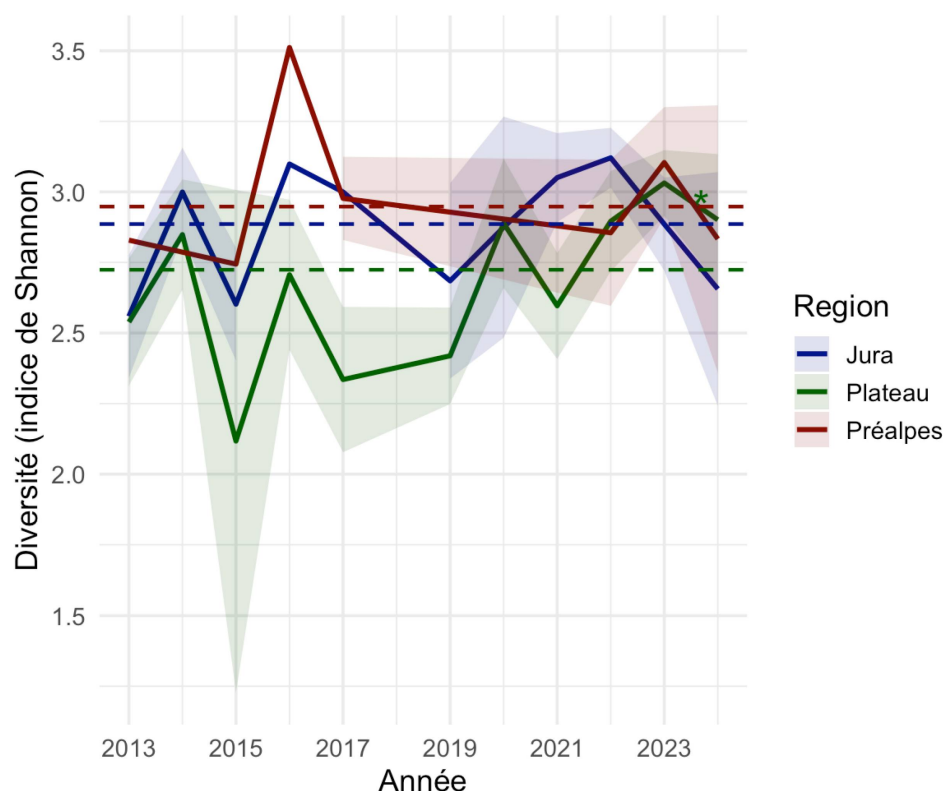


Figure 3. Evolution de l'indice de Shannon des lépidoptères par région entre 2013 et 2024. La diversité varie de 1,10 à 3,55, avec des médianes de 2,89 (Jura), 2,72 (Plateau) et 2,95 (Préalpes) indiquées par des lignes pointillées de la couleur correspondante. L'intervalle de confiance n'est pas affiché pour certaines années dans le Jura et les Préalpes car, sur ces périodes, le nombre de sites échantillonné est trop faible (parfois une seule parcelle). La diversité moindre observée sur le Plateau comparativement au Jura est statistiquement significative (effet fixe = $-0,13$, $p < 0,05$). Cette différence est marquée visuellement dans le graphique (ligne verte inférieure) par un astérisque.

L'influence des facteurs écologiques sur l'abondance des lépidoptères (Q5) montre que l'abondance moyenne par transect est moindre dans les sites plus élevés et les sites combinant pâture & fauche (tendance de l'effet altitude: $-0,133 \pm 0,077$, $p \approx 0,088$, tendance de l'effet pâture & fauche: $-0,498$, $p = 0,051$). Les autres facteurs testés (pente, précipitations, région, type de milieu) n'ont pas d'effet significatif sur l'abondance. Après prise en compte de l'interaction région x précipitations dans le modèle consécutif, nous avons observé une abondance plus élevée dans les milieux PPS que hors inventaire (effet: $+0,34$, $p < 0,05$, figure 4), mais moindre dans les sites combinant pâture & fauche (effet: $-0,58$, $p < 0,05$, figure 5). On dénombre jusqu'à 590 individus dans les parcelles PPS, alors que les sites hors PPS cumulent moins de 200 individus. Toutefois, le nombre cumulé de parcelles par années inventoriées dans les milieux hors PPS est plus faible (32 contre 92 en PPS), ce qui peut accentuer visuellement les écarts (figure 4, à gauche). L'abondance totale des papillons tend à être plus élevée dans les milieux PPS (médiane = 83 individus) que hors PPS (médiane = 73,5). Si l'on considère la richesse spécifique (figure 4, à droite), la médiane est quasiment identique dans les milieux PPS (19 espèces) que hors PPS (19,5 espèces), et la dispersion des valeurs est plus homogène, indiquant moins de sites extrêmes que pour l'abondance (bien qu'une différence de +10 espèces est possible en PPS).

Tableau 3. Principaux résultats statistiques sur l'abondance, la diversité et la richesse des lépidoptères. Pour chaque question (Q1–Q5), le tableau présente le type de modèle utilisé (modèle linéaire mixte gaussien ou à distribution binomiale négative), les prédicteurs testés et les estimations des effets ($\beta \pm \text{SE}$) ainsi que les valeurs de probabilité (p). Pour chaque modèle, le prédicteur Année (si présent) est sous sa forme standardisée, où un écart-type d'année correspond à environ 2,7 ans. Les effets significatifs sont indiqués par un astérisque (*). Les modèles de type binomial négatif ont été appliqués pour les réponses d'abondance en raison de la surdispersion observée, tandis que les modèles gaussiens ont été utilisés pour la diversité de Shannon et richesse spécifique.

Question	Modèle linéaire mixte	Prédicteur	$\beta \pm \text{SE}$	p-valeur
Q1 – Abondance au cours du temps	Binomial négatif	Année (standardisée)	-0,065 $\pm$ 0,062	0,297
Q1 – Diversité de Shannon au cours du temps	Gaussien	Année (standardisée)	0,061 $\pm$ 0,039	0,120
Q2 – Abondance $\times$ Région	Binomial négatif	Région Plateau	0,310 $\pm$ 0,146	0,034*
Q2 – Diversité $\times$ Région	Gaussien	Région Plateau	-0,213 $\pm$ 0,099	0,037*
Q3 – Diversité $\times$ Milieu PPS	Gaussien	Milieu (PPS)	0,101 $\pm$ 0,109	0,357
Q3b – Abondance sp typiques $\times$ Milieu	Binomial négatif	Milieu (PPS)	0,042 $\pm$ 0,19	0,826
Q3c – Proportion sp typiques $\times$ Milieu	Binomial	Année (standardisée)	-0,095 $\pm$ 0,04	0,038*
Q4 – Abondance espèces LR	Binomial négatif	Année (standardisée)	-0,132 $\pm$ 0,095	0,166
Q4 – Richesse espèces LR	Gaussien	Année (standardisée)	0,214 $\pm$ 0,176	0,228
Q5 – Abondance $\times$ facteurs écologiques	Binomial négatif	Altitude (standardisée)	-0,133 $\pm$ 0,077	0,083
Q5 – Richesse sp $\times$ facteurs écologiques	Gaussien	Gestion pâture	+4,642 $\pm$ 2,25	0,045*
Q5 – Abondance $\times$ facteurs écologiques avec interaction (Pluie $\times$ Région)	Binomial négatif	Gestion pâture et fauche	-0,577 $\pm$ 0,26	0,027*
Q5 – Abondance $\times$ facteurs écologiques avec interaction (Pluie $\times$ Région)	Binomial négatif	Milieu (PPS)	+0,344 $\pm$ 0,15	0,029*
Q5 – Richesse sp $\times$ facteurs écologiques avec interaction (Pluie $\times$ Région)	Gaussien	Région Plateau	-5,049 $\pm$ 2,44	0,049*

La richesse spécifique était quant à elle significativement influencée par le type de gestion, avec des effets positifs pour les pâturages (effet: +4.64, $p = 0.045$), et un effet négatif pour le Plateau après prise en compte de l'interaction région $\times$ précipitations (effet: -5,05, $p = 0,049$, tableau 3). On peut observer sur la figure 6 que la richesse spécifique médiane est plus élevée dans les sites pâturés (22 espèces) et les sites gérés par pâture et fauche (18,5 espèces) que dans les friches (15) ou les sites fauchés seulement (14). La dispersion est plus large pour les pâturages, allant de 5 à 40 espèces, indiquant une variabilité locale importante (statistiques descriptives selon le type de gestion, le type de milieu et la région disponibles en annexe 5).

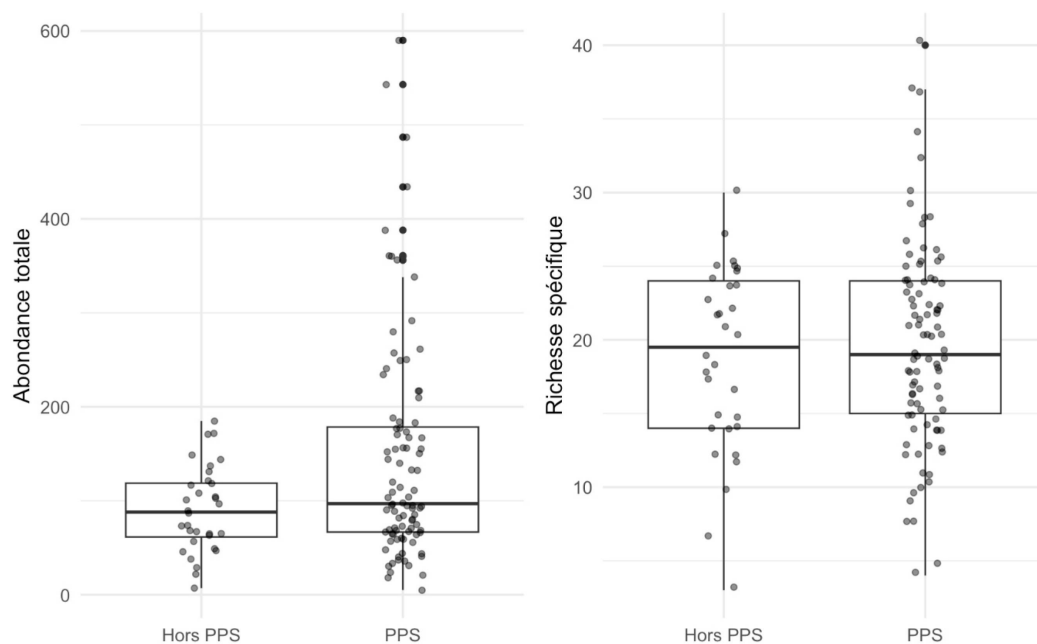


Figure 4. Abondance et richesse spécifique selon si le site est situé en PPS / hors PPS. A gauche figure l'abondance et à droite la richesse spécifique, selon nos observations de lépidoptères cumulés par parcelle et année. L'abondance totale des lépidoptères tend à être plus élevée dans les milieux PPS (médiane = 83 individus) que hors PPS (médiane = 73,5), effet significatif trouvé dans nos modèles (Q5). La richesse spécifique médiane est quasiment identique dans les milieux PPS (19 espèces) que hors PPS (19,5 espèces).

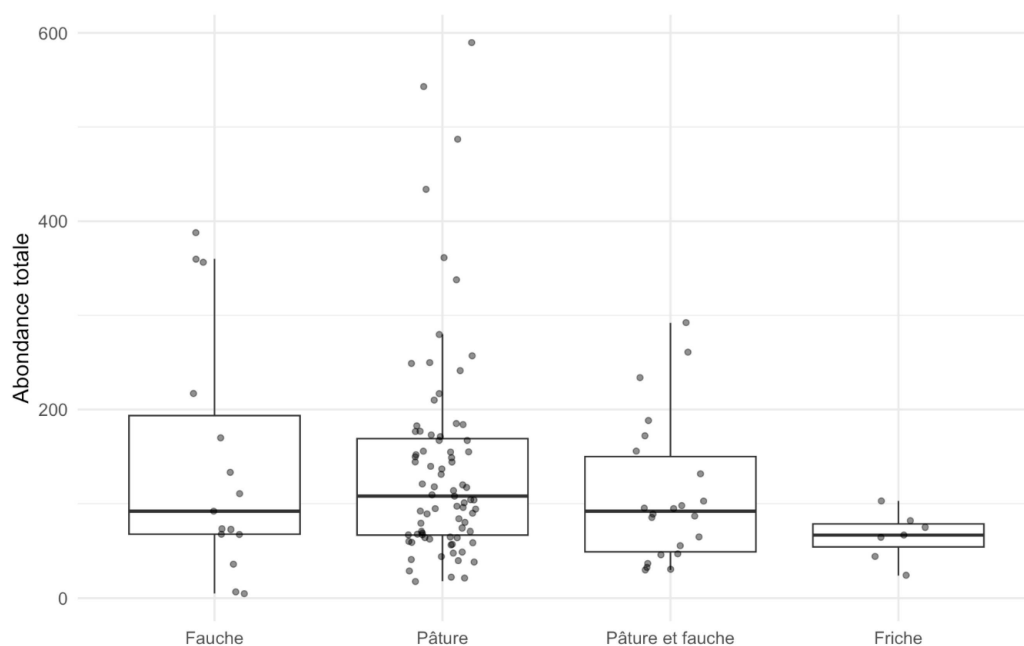


Figure 5. Abondance totale des lépidoptères cumulée par parcelle et année, en fonction du type de gestion. Les catégories de gestion sont les parcelles fauchées, pâturées, une combinaison des deux, ou un état de friche. Le type de gestion mixte (pâturage + fauche) démontre un niveau moyen d'abondance significativement moins élevé.

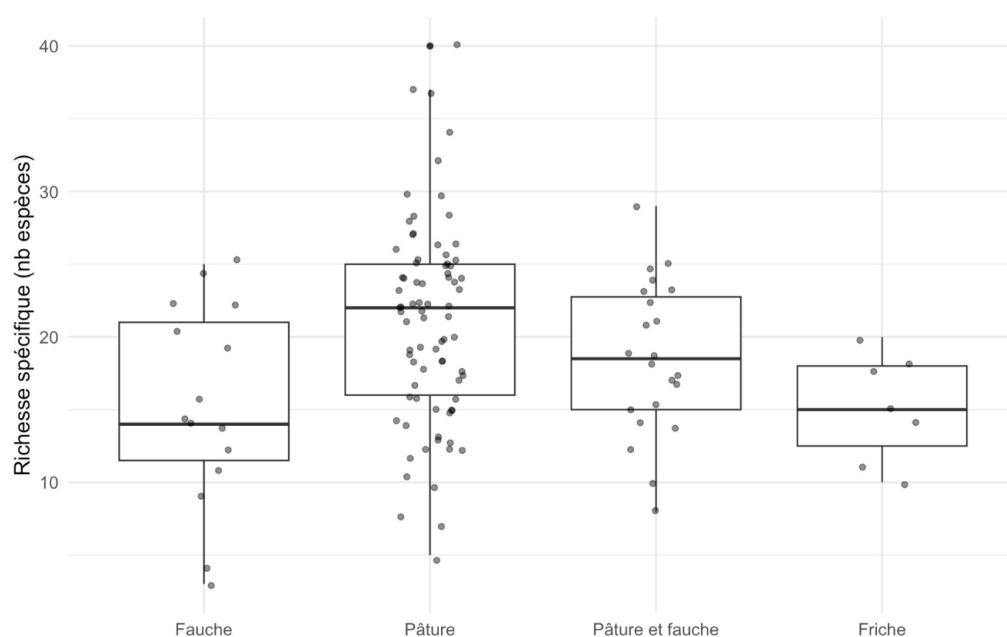


Figure 6. Richesse spécifique en lépidoptères diurnes des sites étudiés, en fonction du type de gestion. Les valeurs sont présentées à partir de données agrégées par site et par année, c'est-à-dire en additionnant toutes les observations réalisées sur un même site au cours d'une même année. Les catégories de gestion sont les parcelles fauchées, pâturées, une combinaison des deux, ou un état de friche.

Phénologie (Q6 – Q9)

Pour les modèles adressant les analyses phénologiques, un site a été exclu car il ne disposait pas d'information sur la gestion, résultant en un total de 66 sites analysés. L'analyse phénologique des 17 espèces communes principalement liées aux PPS montre un avancement de la date d'observation au quantile 5% (Q6), avec une avancée de $4,73 \pm 1,15$ jours calendaires par écart-type d'année ($p < 0,001$), et on constate l'effet attendu significatif du jour de décalage du premier jour d'échantillonnage (correcteur du biais de protocole, $p < 0,001$), utile à conserver pour les modèles subséquents (résultats résumés au tableau 4). L'avancement général observé correspond à $-1,16$ jour/an, soit un avancement d'environ 13 jours sur la période entre 2013-2024. Les effets aléatoires montrent une variabilité importante interspécifique de l'avancement (variance: 235,8, écart-type: 15,4 jours) et de la rapidité de l'avancement (écart-type: 0,67 jour/an, corrélation ordonnée à l'origine – pente: $-0,59$).

L'avancement moyen des observations par région (Q7, figure 7) est significativement marqué dans le Jura (référence du modèle, $-5,94 \pm 1,52$ jours par écart-type d'année, $p < 0,05$). Cet avancement correspond à environ 1,45 jours/an. L'avancement est plus faible dans les Préalpes ($-1,53$ jours par écart-type d'année, tendance significative de l'interaction année x Préalpes $p \approx 0,06$), tandis qu'il ne diffère pas significativement sur le Plateau ($-4,7$ jours par écart-type d'année, interaction année x Plateau $p \approx 0,5$). Les différences d'intercepts régionaux ne sont pas significatives.

Le type de gestion n'influence pas la date moyenne de première observation (effet principal non significatif, Q8), mais l'interaction année $\times$ gestion révèle une évolution temporelle différente pour les friches, avec un possible avancement de la date des premières observations (du quantile 5%) des lépidoptères dans les friches (environ -2 à -3 jours/an, $p < 0,05$), tandis qu'aucun effet n'est observé dans les parcelles pâturées ou fauchées.

Ni l'altitude ou les précipitations (Q9) n'influencent de manière significative l'avancement des observations (interaction année $\times$ altitude et interaction année $\times$ précipitations: $p > 0,05$ chacune), bien que des altitudes élevées tendent à montrer léger retard de la première observation (effet principal altitude $1,65 \pm 1,02$, $p = 0,11$). Enfin, la visualisation de la vitesse de changement calculée à partir du modèle général (tableau 5) révèle un avancement particulièrement marqué du jour de première observation (quantile 5%) pour *Cupido argiades* (-0,85 jour par an), *Brintesia circe* (-0,69), *Maniola jurtina* (-0,61), *Brenthis daphne* (-0,57), *Lycaena tityrus* (-0,54) et au contraire, un retard notable pour *Polyommatus icarus* (+0,47 jour par an), *Aglais urticae* (+0,50), *Spialia sertorius* (+0,54), *Coenonympha pamphilus* (+0,61), *Erynnis tages* (+0,66).

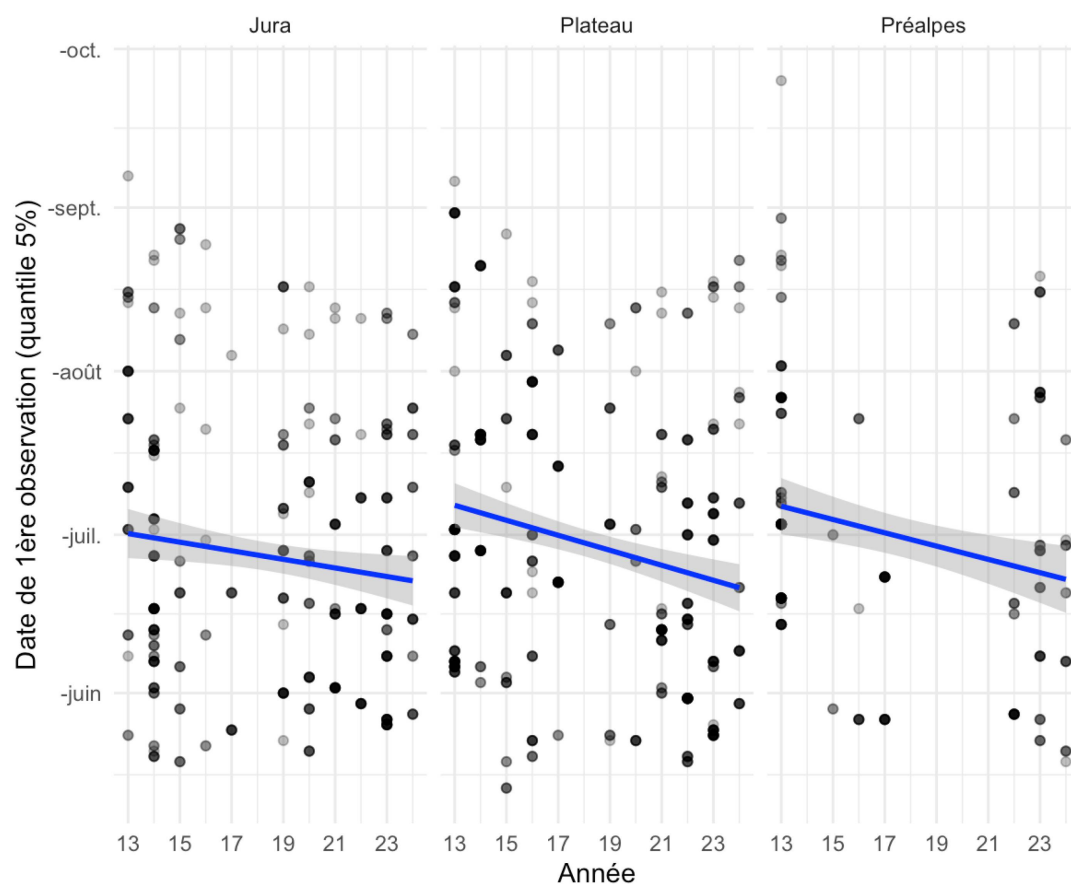


Figure 7. Evolution de la date de première observation par région au quantile 5% de l'abondance annuelle. Concerne une sélection de 17 espèces communes de lépidoptères principalement liés aux prairies et pâturages secs.

Tableau 4. Principaux résultats statistiques sur la phénologie de 17 espèces principalement liées aux PPS. Pour chaque question (Q6-Q9), des modèles linéaires mixtes gaussiens ont été utilisés, avec la date de première observation estimée par le quantile 5% de l'abondance annuelle des lépidoptères comme variable réponse. Le tableau détaille les prédicteurs testés et les estimations des effets ($\beta \pm SE$) ainsi que les valeurs de probabilité (p), avec les effets significatifs indiqués par un astérisque (*). Pour chaque modèle, le prédicteur Année est présenté sous sa forme standardisée, où un écart-type d'année correspond à environ 2,7 ans.

Question	Prédicteur	$\beta \pm SE$	p-valeur
Q6 – Date Q5 x Tendance générale	Année (standardisée)	-4,735 $\pm$ 1,151	0,0006
Q6 – Date Q5 x Tendance générale	Jour première observation (covariable)	5,745 $\pm$ 0,854	<0,001*
Q7 – Date Q5 x Région	Année $\times$ Plateau	0,304 $\pm$ 0,479	0,526
Q7 – Date Q5 x Région	Année $\times$ Préalpes	1,078 $\pm$ 0,572	0,063
Q8 – Date Q5 x Gestion	Année $\times$ Friche	-10,560 $\pm$ 4,178	0,013*
Q8 – Date Q5 x Gestion	Année $\times$ Pâture	-4,465 $\pm$ 3,099	0,158
Q8 – Date Q5 x Gestion	Année $\times$ Pâture + fauche	-4,223 $\pm$ 3,371	0,215
Q9 – Date Q5 x Altitude	Année $\times$ Altitude	-0,267 $\pm$ 0,877	0,761
Q9 – Date Q5 x Précipitations	Année $\times$ Précipitations	-0,103 $\pm$ 0,983	0,917

Tableau 5. Décalage de la première observation au quantile 5% pour une sélection de 17 espèces. Les lépidoptères choisis pour cette analyse sont communs et principalement liés aux PPS. Les pentes proviennent du modèle mixte et expriment la vitesse de changement de la date de première observation. Le tableau présente les espèces classées selon la vitesse d'avancement la plus forte à la plus faible (jours/an).

Espèce	Effet (intercept)	Pente standardisée	Pente en jours par an	Nombre individus	Nombre occurrences	Nombre années
<i>Cupido argiades</i>	23,76	-3,455	-0,85	44	19	8
<i>Brintesia circe</i>	18,84	-2,8	-0,69	287	81	11
<i>Maniola jurtina</i>	-6,03	-2,493	-0,61	2587	330	11
<i>Brenthis daphne</i>	17,5	-2,335	-0,57	33	20	8
<i>Lycaena tityrus</i>	16,44	-2,195	-0,54	80	39	9
<i>Lysandra bellargus</i>	-6,16	-0,479	-0,12	463	114	11
<i>Melanargia galathea</i>	-5,99	-0,224	-0,05	2267	243	11
<i>Lycaena phlaeas</i>	9,85	-0,217	-0,05	67	52	11
<i>Aricia agestis</i>	15,16	0,166	0,04	147	80	11
<i>Melitaea celadussa</i>	-8,51	0,665	0,16	80	30	3
<i>Thymelicus lineola</i>	5,25	0,817	0,2	140	54	11
<i>Boloria dia</i>	3,21	1,161	0,28	183	84	11
<i>Polyommatus icarus</i>	-14,41	1,92	0,47	1066	286	11
<i>Aglaia urticae</i>	-22,5	2,045	0,5	654	133	10
<i>Spialia sertorius</i>	-12,98	2,227	0,54	97	53	10
<i>Coenonympha pamphilus</i>	-23,84	2,488	0,61	1579	355	11
<i>Erynnis tages</i>	-9,57	2,71	0,66	72	45	10

DISCUSSION

Influence de la structure des données sur les résultats

Le programme d'A Rocha étant avant tout une aide aux agricultrices et agriculteurs par le biais de chantiers-nature et non un programme de recherche fondamentale, les inventaires de suivis ne sont pas toujours répartis équitablement géographiquement ou répétés plusieurs années de suite.

La sous-représentation des Préalpes (~22% contre ~40% pour Jura et Plateau) influence la comparaison régionale, mais la limite principale de notre jeu de données réside dans le fait que la plupart des sites n'ont été inventoriés qu'une seule année. De nombreux sites ont été inventoriés lors des deux premières années de mise en place du projet d'A Rocha, et cela a été possible dans le cadre d'un mandat supplémentaire de cartographie PPS, sans suivi ultérieur. Pour 23 sites, les inventaires ont cependant été répétés (≥ 2 visites), dont 14 sites suivis au moins trois années. Très sensibles aux variations météorologiques interannuelles, les lépidoptères nécessitent un suivi répété afin d'attester plus clairement de leur présence et estimer leur abondance relative, tout en limitant les non-détections et/ou les individus sporadiques (NOWICKI *et al.* 2008). Malgré les limites énoncées, les estimations de tendances temporelles ont été possibles en incluant un effet aléatoire du site dans tous les modèles mixtes (sites cumulés pour calculer la pente «Année»). La méthode rigoureuse employée sur le terrain avec parcsours de transects répétés permet de dégager des tendances générales cohérentes avec la littérature.

Effet du type de gestion (pâturage, fauche, friche)

Concernant le type de gestion, une forte majorité des sites est pâturée (68,7%). Suivent les sites fauchés (14,9%), pâturés et fauchés (11,9%), en friche (3%) et une parcelle sans information (1,5%). Ces proportions sont assez représentatives de la réalité, puisque pour le cas des objets PPS, la majorité est pâturée, et environ 15% est fauchée (OFEV 2007). Nos analyses montrent un effet significatif du type de gestion sur la richesse spécifique, les sites pâturés sont associés à une richesse plus élevée que les autres modes de gestion, tandis que les sites avec combinaison alternée pâturage-et-fauche présentent une abondance plus faible. Cependant, l'effet de la gestion n'est pas le même partout, car les variations locales liées à la région et aux précipitations modulent légèrement les réponses biologiques (modèles avec interaction région x précipitations). Ces tendances seraient en accord avec le fait que les pâturages (extensifs) abritent souvent plus d'espèces animales xérophiles et thermophiles que les prairies (selon BOLLMANN & SCHAAD 2010, JERRENTURP *et al.* 2016, BUSSAN 2022), et que des effets positifs sur les lépidoptères pourraient être expliqués par le fait que le pâturage, plus progressif que la fauche, favorise l'ouverture des milieux tout au long de la saison de croissance de végétation, ce qui diminue la concurrence entre les espèces (TÄLLE *et al.* 2016). En général, la combinaison de différentes gestions d'habitats (comme le pâturage extensif et le fauchage rotatif, ainsi que le maintien de zones-refuges) est nécessaire et complémentaire dans le paysage agricole pour favoriser différents types de communautés (GUARIENTO *et al.* 2023, BUBOVÁ *et al.* 2015, BRUPPACHER *et al.* 2016).

Pas de preuve d'un déclin de la diversité et de l'abondance en 11 ans

Tout comme dans l'étude de NEFF *et al.* (2022), aucun déclin significatif de diversité ni d'abondance n'a pu être mis en évidence lors de cette étude, bien que l'abondance des lépidoptères montre une légère baisse ($-0,016/\text{an}$, $p \approx 0,30$), tandis que la diversité présente une très faible hausse ($+0,015/\text{an}$, $p = 0,12$). Ces résultats ne sont pas si surprenants, car des variations interannuelles des fluctuations de populations peuvent masquer des tendances à long terme, notamment au regard des conditions météorologiques (STEWART *et al.* 2020). Le vol et le métabolisme des lépidoptères exigent notamment des conditions sèches et

favorables, et la disponibilité de leurs ressources notamment des plantes-hôtes peut varier rapidement selon l'évolution de la composition végétale (FORISTER *et al.* 2018).

D'autres facteurs non mesurés pourraient être analysés pour voir leur potentiel effet sur l'abondance et la diversité des lépidoptères, comme l'orientation, le type de sol, la température moyenne par mois, ou encore les dépôts azotés dans l'air. HUWYLER *et al.* (2012) indiquent que des étés faibles en précipitations et avec une température moyenne élevée favorisent un grand nombre d'espèces de lépidoptères diurnes (POLLARD 1988, STEWARD *et al.* 2020). Concernant l'azote, une expérience a montré qu'en seulement quatre années, l'enrichissement en azote réduit de façon significative la diversité végétale au profit des graminées (BASSIN 2007). Une autre étude montre pour les lépidoptères à basse altitude une perte nette de diversité due à l'augmentation des dépôts d'azote (ROTH *et al.* 2021).

L'absence de détection du déclin des lépidoptères contraste avec les déclins documentés ailleurs en Europe (HALLMANN *et al.* 2017), et suggère que les pratiques extensives locales, même hors PPS, permettent encore le maintien de populations stables (cf. paragraphe suivant).

Cependant, lorsque nous avons testé la proportion d'espèces typiques des PPS au cours du temps, nous avons trouvé un effet significatif du déclin d'environ -0,5% par an. Ce résultat suggère que la composition des communautés se modifie au cours du temps, avec moins de lépidoptères spécifiques aux PPS (sans changement global d'abondance et/ou de diversité). Ceci est en accord avec l'étude de NEFF *et al.* (2022), qui n'ont pas observé de déclin global dans la répartition de 390 espèces d'insectes, mais des augmentations et diminutions importantes dans leur répartition, les plus marquées étant pour les espèces à aire de répartition restreinte.

Les prairies et pâturages secs abritent encore de nombreux lépidoptères

Au cours de la période étudiée, aucun changement de la richesse spécifique ni du nombre d'individus figurant sur la Liste Rouge (WERMEILLE *et al.* 2014) n'est observé. Ce constat, tout comme l'absence de variation dans l'abondance/diversité générale pourrait suggérer, que les sites étudiés sont encore un refuge pour la majorité des lépidoptères. Il se pourrait que quelques espèces thermophiles en pleine expansion masquent l'effet du déclin (WARREN *et al.* 2001, HABEL *et al.* 2023). L'abondance plus élevée dans les milieux PPS (médiane = 83 individus contre 73,5 hors PPS, effet significatif) appuie le constat que les PPS abritent encore de nombreux lépidoptères, bien que tous les sites (hors PPS également) soient gérés relativement extensivement par les exploitants. Les sites «hors PPS» présentent des caractéristiques similaires aux PPS (*Mesobromion*, flore typique, par ex. orchidées, surfaces en pente ensoleillées, microstructures, etc.). N'étant pas inscrits à l'inventaire, on suppose que certains critères comme la taille ne sont pas remplis, et que la protection allant de pair avec le statut PPS n'est pas toujours garantie.

Il a été montré que pour les espèces végétales, 63% des plantes rares observées avant 1980 ont été redécouvertes après 2016 dans les surfaces échantillonnées sous protection (PPS nationales), et le taux de survie était positivement associé à la superficie de ces surfaces (DÄHLER *et al.* 2020). Toutefois les auteurs soulignent que des extinctions d'espèces typiques interviennent tout de même malgré la protection. Ils démontrent enfin que même hors aires protégées, 60% des espèces végétales liées aux PPS ont persisté, indiquant que des espaces similaires aux prairies sèches se retrouvent dans des bordures ou lisières forestières par exemple.

En se basant sur HUWYLER *et al.* (2012), qui considère un «hotspot» de biodiversité à partir de 25 espèces de prairies sèches ou plus par kilomètre carré, nous pouvons dire que, similairement, presque la moitié des parcelles inventoriées par A Rocha sont des hotspots de

biodiversité, y compris des sites hors inventaires fédéral: les surfaces sont inférieures à 1km² et comportent de nombreuses espèces, avec en moyenne environ 28% de lépidoptères vivant principalement ou exclusivement dans les PPS.

Contrastes observés

Dans l'ensemble, nos résultats indiquent un contraste pour le Plateau, avec les abondances significativement plus élevées, mais la richesse spécifique et diversité de Shannon plus faibles que dans les Jura ou les Préalpes. Les sites sur le Plateau semblent être dominés par des espèces très communes, ce qui accroît le nombre total d'individus (abondance) observé, mais appauvrit la composition spécifique. Nos données montrent que des parcelles ayant un nombre similaire d'espèces (par ex. Le Lévançhy-Préalpes: 43 sp.; Bois-Guyot-Plateau: 42 sp.) peuvent présenter des diversités différentes (Shannon, respectivement 3,12 et 2,4, cf. annexe 2), ce qui reflète des distributions d'abondances distinctes: certaines parcelles sont dominées par quelques espèces très abondantes, tandis que d'autres ont des abondances plus uniformes entre toutes les espèces.

Les sites comptabilisent en moyenne environ 24 espèces de lépidoptères, valeur notable en soi, et 14 sites contiennent ≥ 35 espèces. Tenir compte de la connectivité dans les analyses serait une piste permettant d'expliquer les richesses spécifiques élevées constatées parfois même dans des parcelles plus petites, tel que démontré par PELLET *et al.* (2013). Dans nos données, la parcelle de Châtel à Essertines-sur-Rolle figure parmi les plus petites (4003 m²) mais présente une richesse spécifique de 40 espèces. On suppose que sa situation géographique a une influence positive sur la présence des lépidoptères, étant entourée d'au moins 8 objets PPS dans un rayon de 370 m.

Phénologie: les espèces communes des prairies sèches sont observées de plus en plus tôt dans la saison

En moyenne, la date de la première observation au quantile 5% d'abondance des 17 espèces étudiées a avancé d'environ 13 jours en 11 ans. Cet avancement confirme notre hypothèse de départ, mais les causes expliquant son ampleur restent à investiguer. Pour les espèces bivoltines, il serait intéressant de chercher si ce décalage se répercute aussi à la deuxième génération. Plusieurs études en Suisse et plus largement en Europe ont déjà mis en évidence un avancement marqué de la première observation des lépidoptères, et ont étudié la réponse spécifique des secondes générations, avec des constatations d'extension de la période de vol et/ou une augmentation du nombre de générations annuelles, avec des variabilités importantes (ALTERMATT 2010, HERREMANS *et al.* 2021, VITASSE *et al.* 2021, HABEL *et al.* 2023, BIRCH *et al.* 2025). BIRCH *et al.* (2025), dans une étude incluant plusieurs taxons présents en Suisse, confirment une forte variabilité interspécifique en réponse au réchauffement climatique. *Maniola jurtina* parmi les espèces les plus avancées dans notre jeu de données présente également dans BIRCH *et al.* (2025) un décalage précoce. À l'inverse, des espèces montrant dans notre analyse un léger retard (p. ex. *Coenonympha pamphilus* et *Polyommatus icarus*), montrent au contraire une avance chez BIRCH *et al.* (2025). Malgré certains résultats contradictoires, on peut raisonnablement conclure que des dynamiques locales sont présentes mais ne contredisent pas la tendance globale. Bien que l'avancement général observé sur nos données soit modeste (~ 1 jour/an), il est similaire avec une étude en Suède faisant état de $-1,02$ jour/an pour *Anthocharis cardamines* (et un avancement général de $-0,36$ jour/an pour les 66 espèces étudiées, NAVARRO-CANO *et al.* 2015), ou encore une étude répertoriant dans les Alpes un avancement de $6,6 \pm 0,5$ jours de la première date d'observation des lépidoptères par décennie mais des variations importantes ont été reportées comme pour *Apatura iris* émergeant 10,5 jours plus tôt par décennie (VITASSE *et al.* 2021).

Les facteurs abiotiques tels que l'altitude et les précipitations n'expliquent pas l'avancement observé. Les exigences écologiques des différentes espèces seraient plus à même d'expliquer

l'avancement, avec *Cupido argiades* et *Brintesia circe*, des espèces thermophiles en expansion vers le nord et en altitude, qui peuvent illustrer la sensibilité de ces espèces au réchauffement climatique. À l'inverse, des espèces plus ubiquistes comme *Polyommatus icarus* ou *Coenonympha pamphilus* pourraient bénéficier des printemps plus doux pour réaliser une génération supplémentaire. Nous n'avons pas testé si les espèces opèrent un changement d'altitude, comme cela a été observé pour 38 espèces en Suisse, avec des gains et pertes variables selon les espèces (BIRCH *et al.* 2025), ni si les espèces opèrent un allongement de la période de vol.

La floraison précoce de certaines plantes ou familles de plantes pourraient en partie expliquer ce décalage, car les larves de la plupart des espèces dépendent d'interactions avec les plantes-hôtes, et leur période d'apparition affecterait également celles des lépidoptères (SINGER & PARMESAN 2010). Un tel décalage de l'ordre de 11 jours en un peu plus d'une décennie pourrait en effet influencer les interactions écologiques, comme des décalages phénologiques avec les plantes-hôtes (NAVARRO-CANO *et al.* 2015, KHAROUBA & VELLEND 2015, THACKERAY *et al.* 2016, VITASSE *et al.* 2021), pouvant modifier la synchronisation des lépidoptères et leurs prédateurs (SINGER & PARMESAN 2010, RAFFERTY *et al.* 2013), ce qui reste à explorer.

Données d'inventaires lépidoptères – orthoptères – végétation: perspectives

Nos données d'inventaires récoltées sur les orthoptères (présence/absence uniquement) et les plantes n'ont pas été analysées ici, mais des perspectives futures permettraient d'investiguer si la diversité des orthoptères montre une tendance temporelle différente des lépidoptères (NEFF *et al.* 2022), et si leur présence est dépendante des facteurs environnementaux ou de protection/gestion des parcelles étudiées. La présence de plantes-hôtes ne garantit pas celle des papillons associés, mais cela pourrait être vérifié par une étude plus approfondie, ainsi que le lien entre la diversité/richeesse spécifique des lépidoptères avec les milieux naturels, notamment en comparant les milieux secs et maigres caractéristiques des PPS aux milieux plus riches en nutriments, à l'aide des relevés floristiques disponibles (des relevés Braun-Blanquet ont été effectués sur plusieurs sites).

En outre, il serait intéressant de regarder plus en détail la composition des communautés de lépidoptères et orthoptères présents dans les sites étudiés, et de chercher en fonction de leur écologie, des dynamiques propres à certains lieux et d'orienter des décisions de gestion des milieux ouverts.

CONCLUSION

Nos résultats suggèrent que les PPS étudiées jouent encore leur rôle de refuge pour les lépidoptères diurnes et zygènes de Suisse, dans les régions du Jura, Plateau et des Préalpes. 14 sites sur les 67 étudiés ont comptabilisés 35 à 49 espèces de lépidoptères, et bien qu'une majorité des 99 espèces recensées au total soit non menacée, environ 22% est quasi menacée et environ 10% figure sur Liste Rouge Suisse. Nous n'avons pas détecté de déclin global en 11 ans d'inventaires, suggérant que les PPS restent des hotspots de biodiversité malgré les pressions environnementales et anthropiques extérieures. Même en l'absence de déclin global de l'abondance ou de la diversité, la diminution de la proportion d'espèces typiques des prairies et pâturages secs au cours du temps souligne l'importance d'examiner la composition spécifique plutôt que de se limiter aux indicateurs globaux, afin de mieux détecter les changements écologiques en cours et ainsi, d'axer au mieux les mesures de conservation.

Nos données ont révélé des niveaux contrastés des 3 paramètres étudiés (abondance, richesse spécifique et diversité de Shannon). L'abondance moyenne des lépidoptères est légèrement plus élevée sur le Plateau, tandis que la diversité et richesse spécifique sont

légèrement plus faibles sur le Plateau que dans le Jura et les Préalpes, sans tendance temporelle générale. En regardant l'effet de plusieurs facteurs écologiques, le nombre d'espèces (richesse) est plus élevé dans les sites pâturés, tandis que les sites pâturés-et-fauchés présentent une abondance moyenne plus faible des lépidoptères, lorsque nous prenons en compte l'effet régional des précipitations. Finalement, avec ce même effet régional, nous avons constaté une abondance moyenne plus élevée des lépidoptères dans les PPS à l'inventaire fédéral.

Compte tenu des menaces et du retard dans la mise en œuvre de la protection effective des objets par les cantons suisses, il convient de rester vigilant sur ces conclusions et de rappeler que les pratiques agricoles extensives sont les conditions obligatoires pour un maintien de la plupart des lépidoptères diurnes. Une gestion adaptée ainsi que des conditions favorables permettent le maintien d'habitats de haute valeur qui peuvent parfois exister aussi en dehors des surfaces inscrites à l'inventaire, créant un rôle de refuge comparable à celui des PPS.

Un signal fort d'un avancement phénologique a été observé pour 17 espèces étudiées liées aux PPS. Ni le type de gestion, ni l'altitude ou encore les précipitations n'expliquent l'observation avancée environ un jour par an. L'avancement varie différemment selon les espèces, et quelques lépidoptères ont même montré une tendance de recul de première observation annuelle. En ligne avec le réchauffement climatique, l'avancement de phénologie permettrait 1- aux espèces thermophiles de bénéficier de températures printanières de plus en plus douces, 2 – aux espèces multivoltines de réaliser davantage de générations annuelles 3 – aux espèces dépendantes des plantes précoces de réaliser leur cycle de vie en parallèle de leur plante-hôte.

Enfin, nous avons pu démontrer l'importance de réaliser des suivis répétés et suggérons d'intégrer d'autres taxons tels que les orthoptères et les plantes pour des études futures, afin de renforcer la compréhension des dynamiques en présence.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tous·tes les stagiaires et collaborateur·rice·s passés d'A Rocha Suisse pour leur contribution à la récolte des données (inventaires), et particulièrement Quentin Kohler pour ses nombreuses vérifications d'identification et ses conseils sur l'étude phénologique. Merci également à Timothée Schwartz d'A Rocha France pour son aide dans les analyses statistiques et son regard critique. Merci enfin à toutes les fondations et donateur·rice·s soutenant notre programme Suisse dans les prairies et pâturages secs, sans qui ce travail n'aurait pu voir le jour.

RÉFÉRENCES

- ALTERMATT, F. (2010). Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1685), 1281-1287.
- BASSIN S., VOLK M., SUTER M., BUCHMANN N. & FUHRER J., 2007. Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment. *New Phytologist* 175(3): 523-534.
- BAVCON J., MALOVRH K., TOMŠIČ M. & RAVNJAK B., 2024. In Situ Conservation of Dry Meadows. *Land* 13(3): 315.
- BERGAMINI A., GINZLER C., SCHMIDT B.R., BOCH S., ECKER K.T., PICHON N.A., 2025. Wirkungskontrolle Biotopschutz Schweiz (WBS): Zustand und Veränderungen in den Biotopen von nationaler Bedeutung nach zwei Erhebungsperioden. *WSL Berichte*. 174. 207 p.

- BIRCH R., NEBEL L., CHITTARO Y., HERMANN G., TRUSCH R., GELBRECHT J. & MARKL G., 2025. The diverse reactions of butterflies and zygaenids (Lepidoptera) to climate change — a large-scale, multi-species study. *Global Ecology and Biogeography* 34(9): e70112.
- BOLLMANN K. & SCHAAD M., 2010. Pâturages extensifs (Brochure, 16 pages). BirdLife Suisse.
- BRUPPACHER L., PELLET J., ARLETTAZ R. & HUMBERT J.Y., 2016. Simple modifications of mowing regime promote butterflies in extensively managed meadows: evidence from field-scale experiments. *Biological Conservation* 196: 196-202.
- BUBOVÁ T., VRABEC V., KULMA M. & NOWICKI P., 2015. Land management impacts on European butterflies of conservation concern: a review. *Journal of Insect Conservation* 19(5): 805-821.
- Bureau de coordination du Monitoring de la Biodiversité en Suisse, 2016. Instruction pour le travail sur le terrain de l'indicateur «Z7-Papillons diurnes». Office fédéral de l'environnement, Berne.
- BUSSAN S.K., 2022. Can cattle grazing benefit grassland butterflies? *Journal of Insect Conservation* 26: 359–374. <https://doi.org/10.1007/s10841-022-00373-8>.
- DÄHLER N.B., HOLDEREGGER R., BRAIG P., Info flora, BERGAMINI A., 2020. Les aires protégées préservent-elles la diversité des espèces? N+L Inside. Conférence des délégués à la protection de la nature et du paysage (CDPNP).
- DELARZE R., GONSETH Y., EGGENBERG S. & VUST M., 2015. Guide des milieux naturels de Suisse. Rossolis, Bussigny. 435 p.
- DIPNER M., VOLKART G. et al., 2010. Prairies et pâturages secs d'importance nationale. Aide à l'exécution de l'ordonnance sur les prairies sèches. L'environnement pratique no 1017, Office fédéral de l'environnement, Berne. 83 p.
- DUELLI P. & OBRIST M.K., 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 87-98.
- EGGENBERG S., DALANG T., DIPNER M. & MAYER C., 2001. Cartographie et évaluation des prairies et pâturages secs d'importance nationale. Rapport technique. Cahier de l'environnement no 325. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEFP), Berne. 251 p.
- ERHARDT A., 1985. Diurnal Lepidoptera: Sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology* 22: 849–861.
- ERHARDT A. & THOMAS J.A., 1991. Lepidoptera as indicators of change in the semi-natural grasslands of lowland and upland Europe. In: collins M. & thomas J.A. (Eds), *The Conservation of Insects and their Habitats*. Academic Press, London: 213–236.
- FISCHER M. & STÖCKLIN J., 1997. Local Extinctions of Plants in Remnants of Extensively Used Calcareous Grasslands 1950-1985. *Conservation Biology* 11: 727-737.
- FORISTER M.L., FORDYCE J.A., NICE C.C., THORNE J.H., WAETJEN D.P. & SHAPIRO A.M., 2018. Impacts of a millennium drought on butterfly faunal dynamics. *Climate Change Responses* 5(1): 1–9.
- GILBERT O., 1989. The ecology of urban habitats. Chapman & Hall, London
- GUARIENTO E., RÜDISSE J., FIEDLER K., PANICCIA C., STIFTER S., TAPPEINER U. et al., 2023. From diverse to simple: butterfly communities erode from extensive grasslands to intensively used farmland and urban areas. *Biodiversity and Conservation* 32(3): 867-882.
- HABEL J.C., SCHMITT T., GROS P., ULRICH W., 2023. Active around the year: Butterflies and moths adapt their life cycles to a warming world. *Global Change Biology* 30(1): e17103. <https://doi.org/10.1111/gcb.17103>.
- HALLMANN C.A., SORG M., JONGEJANS E., SIEPEL H., HOFLAND N., SCHWAN H. et al., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12(10): e0185809.
- HUWYLER S., PLATTNER M. & ROTH T., 2012. Hotspot des papillons diurnes. MBD-Facts no 5. Office fédéral de l'environnement, Berne. 5 p.

- JERRENTROP J.S., KLIMEK S., MARCHIORI E., BITTANTE G., RAMANZIN M., STURARO E. & MARINI L., 2016. Impact of dairy farming on butterfly diversity in Alpine summer pastures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232: 38–45.
- KHAROUBA H.M. & VELLEND M., 2015. Flowering time of butterfly nectar food plants is more sensitive to temperature than the timing of butterfly adult flight. *Journal of Animal Ecology* 84(5): 1311–1321.
- KLAIBER J., ALTERMATT F., BIRRER S., CHITTARO Y., DZIOCK F., GONSETH Y. et al., 2017. Fauna indicativa. WSL Berichte 54: 1-192.
- MAGURRAN A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom Helm Limited, London.
- MANNINEN S., FORSS S. & VENN S., 2010. Management mitigates the impact of urbanization on meadow vegetation. *Urban ecosystems* 13(4), 461-481.
- NAVARRO-CANO J.A., KARLSSON B., POSLEDOVICH D., TOFTEGAARD T., WIKLUND C., EHRLÉN J. & GOTTHARD K., 2015. Climate change, phenology and butterfly host plant utilization. *Ambio* 44(Suppl 1): 78–88.
- NEFF F., KORNER-NIEVERGELT F., REY E. et al., 2022. Different roles of concurring climate and regional land-use changes in past 40 years' insect trends. *Nature Communications* 13: 7611. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35223-3>.
- NOWICKI P., SETTELE J., HENRY P.Y. & WOYCIECHOWSKI M., 2008. Butterfly monitoring methods: the ideal and the real world. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 54(1): 69–88. <https://doi.org/10.1560/IJEE.54.1.69>
- OFEV, 2007. Uniques: les biotopes et sites marécageux. Magazine Environnement n° 1/07, février 2007. Office fédéral de l'environnement, Berne.
- OFEV (éd.), 2022. Etat de la mise en oeuvre des inventaires de biotopes d'importance nationale. Enquête auprès des cantons en 2021. Office fédéral de l'environnement, Berne.
- PELLET J., BAUDRAZ M., FAVRE V., FUMAGALLI L., PASCHE A., SALAMIN C. & SEREX M.-L., 2013. Les papillons des prairies et pâturages secs de Lavaux. *Entomo Helvetica* 6: 63-75.
- POLLARD E., 1988. Temperature, rainfall and butterfly numbers. *Journal of Applied Ecology* 25: 819–828.
- Qgis development team, 2023. QGIS Geographic Information System. Version 3.42.1-Münster. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core team, 2025. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- ROTH T., KOHLI L., RIHM B., MEIER R. & Amrhein V., 2021. Negative effects of nitrogen deposition on Swiss butterflies. *Conservation Biology* 35(6): 1766–1776.
- SINGER M. & PARMESAN C., 2010. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3161–3176.
- STEWART J.E., ILLÁN J.G., RICHARDS S.A., GUTIÉRREZ D. & WILSON R.J., 2020. Linking inter-annual variation in environment, phenology and abundance for a montane butterfly community. *Ecology* 101(1): e02906.
- THACKERAY S.J., HENRYS P.A., HEMMING D., BELL J.R., BOTHAM M.S., BURTHE S. et al., 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535: 241–245.
- TÄLLE M., DEÁK B., POSCHLOD P., VALKÓ O., WESTERBERG L. & MILBERG P., 2016. Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 222: 200-212.
- VAN SWAAY C.A.M., COLLINS S., MAES D., MUNGUIRA M.L., ŠAŠIĆ M. & WARREN M.S., 2014. European Red List of Butterflies. Publications Office of the European Union.

- VITASSE Y., URSENBACHER S., KLEIN G., BOHNENSTENGEL T., CHITTARO Y., DELESTRADE A. et al., 2021. Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews* 96(5): 1816-1835.
- VUFFRAY Z., DELÉGLISE C., AMAUDRUZ M. et al., 2016. Développement phénologique des prairies de fauche—21 ans d'observations. *Recherche agronomique suisse*: 322.
- WARREN M.S., HILL J.K., THOMAS J.A., ASHER J., FOX R., HUNTLEY B. et al., 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414(6859): 65–69.
- WERMEILLE E., CHITTARO Y. & GONSETH Y., 2014. *Liste rouge Papillons diurnes et Zygènes. Espèces menacées en Suisse, état 2012*. Office fédéral de l'environnement, Berne, et Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel. L'environnement pratique n° 1403, 97 p.

ANNEXES

Les annexes sont à consulter sur le site e-periodica

<https://www.e-periodica.ch/digbib/volumes?UID=bsv-002>

Annexe 1. Caractéristiques générales des parcelles inventoriées. Pour chacune des 67 parcelles étudiées et classées par région, présentation des informations géographiques (lieu-dit, commune, coordonnées), des caractéristiques topographiques et environnementales (altitude, orientation, pente, type de sol, type de milieu) ainsi que des éléments liés à la gestion du site (type de gestion, surface, longueur du transect et éventuels chantiers-nature réalisés par A Rocha Suisse).

Annexe 2. Richesse spécifique, abondance, diversité et représentation des lépidoptères par parcelle. Le tableau présente, pour chacune des parcelles inventoriées, la commune, la région et la longueur du transect. Il indique également la richesse spécifique totale, l'abondance moyenne (toutes espèces confondues), la diversité de Shannon, le nombre d'espèces typiques des prairies et pâturages secs (PPS), leur proportion relative, ainsi que la liste de toutes les espèces menacées ou quasi menacées (EN, VU, NT) recensées sur chaque parcelle.

Annexe 3. Fréquences des inventaires réalisés par A Rocha, par site et par année. Pour chaque site, le tableau indique la commune, la région, le nombre total d'années avec inventaires (ordre de classement décroissant), ainsi que la fréquence des visites par année. Ce format permet de visualiser les différences de suivi, avec 44 sites inventoriés une seule année et 23 sites inventoriés ≥ 2 ans.

Annexe 4. Résumé des abondances, présence sur les sites et de l'effort d'échantillonnage des lépidoptères. Le tableau présente la liste complète des 99 espèces recensées en 11 ans avec leur statut Liste Rouge et leur typicité PPS. Sont également indiqués le nombre et la proportion de sites sur lesquels elles ont été détectées, le nombre d'années et de visites concernées, l'abondance totale cumulée, ainsi que l'abondance moyenne par visite.

Annexe 5. Statistiques descriptives selon le type de gestion, le type de milieu et la région. L'abondance totale des lépidoptères, la richesse spécifique ainsi que la diversité de Shannon sont présentées avec leur médiane, quartiles (Q1 et Q3), minimum et maximum. Les valeurs sont calculées à partir de l'ensemble des relevés réalisés sur chaque site durant la période 2013–2024, en regroupant toutes les observations effectuées la même année. La ligne «NA» correspond à un seul site sans type de gestion assigné (inconnue), ce qui explique que tous les indicateurs statistiques soient identiques.

