

Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 66 (1993)

Heft: 3-4: @

Artikel: Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois

Autor: Gonseth, Y.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-402527>

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: 19.01.2026

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

Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois¹

Y. GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

The butterflies (Lepidoptera Rhopalocera) of forest clearings and paths in the Jura mountains of Neuchâtel. - In the Jura mountains of Neuchâtel (Switzerland) 22 clearings and 39 forest paths have been explored. The statistical analysis emphasized that among the environmental variables studied, floristical richness and altitude have a significant influence on the butterfly populations of the clearings and that the degree of opening in the canopy and floristical richness of the herbaceous stratum have a significant influence on those of the forest paths. The results also underline that the opened forest habitats are of great importance for the protection of the regional butterfly fauna.

Keywords: Rhopalocera, clearings, forest paths, Swiss Jura, species composition, environmental variables.

INTRODUCTION

En écologie le concept de forêt a une signification très précise. Il regroupe sous une même dénomination toutes les surfaces dont la strate dominante est la strate arborescente. En aménagement du territoire, ce même concept a une signification moins restrictive. Il regroupe en effet toutes les surfaces, ouvertes, semi-ouvertes ou fermées, attribuées au cadastre forestier. Dans la problématique particulière de la protection des espèces et des habitats des Lépidoptères diurnes, ces différences de conception ont une importance fondamentale.

Seules 3 espèces, sur les 118 que compte la faune du Jura neuchâtelois (GONSETH, 1991) sont strictement forestières (cycle vital complet pouvant être effectué en forêt): *Limenitis camilla*, *Lopinga achine*, *Pararge aegeria*. En étendant la notion d'espèces forestières à des espèces passant l'intégralité de leur vie larvaire et une partie seulement de leur vie adulte en ou aux abords immédiats de la forêt (voir LSPN, 1987), ce nombre passe à 8 espèces, les taxons suivants étant aussi concernés: *Argynnis paphia*, *Clossiana euphrosyne*, *Erebia ligea*, *E.aethiops* (dont certaines populations sont toutefois strictement inféodées aux milieux ouverts), *Gonepteryx rhamni*. Enfin, ce nombre passe à 17 si les espèces liées aux manteaux forestiers y sont adjointes. En définitive, une étude écofaunistique strictement dirigée sur les espèces forestières ne concernerait, au maximum, qu'une vingtaine de Lépidoptères diurnes.

Dans l'étude que nous avons entreprise, nous avons opté pour la définition la plus large possible de la notion de forêt (notion cadastrale) afin de tenter de dégager l'importance qu'elle revêt dans le contexte général de la protection des Lépidoptères diurnes de la région. En d'autres termes, cette étude devait permettre de répondre aux questions suivantes: quelles sont les espèces de Rhopalocères sus-

¹ Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNSRS N° 3.269-0.85)

ceptibles de pénétrer assez profondément en forêt, un habitat qui leur est apparemment défavorable, pour coloniser l'ensemble des milieux ouverts, semi-ouverts ou fermés qui sont disponibles, et quelles sont les mesures envisageables pour en assurer la protection.

LEPIDOPTERES DIURNES ET DOMAINE FORESTIER : DES RELATIONS COMPLEXES

Les Lépidoptères diurnes sont incapables d'augmenter significativement leur température corporelle sans un apport externe de chaleur (voir CLENCH, 1966 notamment). Ce fait explique pourquoi leur activité n'est possible qu'après une exposition prolongée aux rayons du soleil (basking) et est limitée, du moins par temps frais, aux journées bien ensoleillées.

Cette héliophilie est en apparente contradiction avec la colonisation de milieux appartenant au domaine forestier, la forêt étant un habitat par essence ombragé et en moyenne plus frais que les milieux ouverts qui la bordent. Plusieurs «stratégies» permettent toutefois aux Lépidoptères diurnes de franchir l'obstacle qu'elle représente et parfois même d'y boucler l'intégralité de leur cycle de développement.

Les travaux de DAVIES (1978) et de SHREEVE (1984), concernant *Pararge aegeria*, permettent de définir la stratégie adoptée par des espèces qui passent la majeure partie de leur vie en forêt et qui exploitent des plantes du sous-bois. Les mâles, ou du moins une partie d'entre eux, sont territoriaux et luttent pour la possession de sites ensoleillés qui leur permettent de s'exposer au soleil et d'emmagasiner ainsi la chaleur indispensable à leur activité. Ces sites représentent en outre autant de lieux de parade nuptiale. Les femelles pondent sous le couvert des arbres sur plusieurs espèces de graminées. Quand la température de l'air est fraîche, les papillons (mâles et femelles) se massent en lisière ou en clairière pour prendre leurs bains de soleil; quand elle est plus élevée, ils pénètrent profondément en forêt et utilisent les plus petites trouées de la strate arborescente. Ils se réfugient dans la couronne des arbres pour passer la nuit ou pour surmonter des périodes climatiquement défavorables. La vie du papillon est donc axée sur la recherche et l'exploitation de sites forestiers ensoleillés, préalable indispensable à l'exploitation de sites plus ombragés (ponte). Les travaux de VIELMETTER (1958), effectués sur *Argynnis paphia*, apportent des conclusions assez similaires pour une espèce qui, si elle passe une grande partie de sa vie imaginaire en milieu semi-ouvert ou ouvert, passe l'intégralité de sa vie larvaire en forêt (ponte contre des troncs; chenilles se nourrissant sur des violettes du sous-bois).

Certaines espèces (*Quercusia quercus*, *Satyrion w-album* par exemple), qui exploitent des arbres situés en lisières ou en pleine forêt, peuvent couvrir la majorité de leurs besoins sans quitter la couronne de leur plante-hôte. Elles s'y nourrissent (miellat de pucerons par ex.), s'y accouplent et y pondent. Le problème fondamental auquel les espèces de la canopée sont confrontées n'est pas le manque de soleil, mais bien au contraire le fort ensoleillement potentiel de leur habitat. Ce fait a une influence marquée sur leur comportement (qui rappelle ainsi beaucoup plus celui des espèces des milieux prairiaux que celui des espèces strictement forestières): activité limitée à la canopée durant des périodes climatiquement sous-optimales ou moyennes (le papillon étant alors relativement discret); activité décalée vers le début ou la fin de la journée en période chaude et sèche; repli marqué vers l'intérieur de la forêt en période de forte sécheresse (le papillon pouvant alors se rencontrer en sous-bois ou dans divers milieux semi-ouverts susceptibles de couvrir ses besoins en eau; durant de telles périodes le papillon peut donc s'observer

beaucoup plus facilement)². Dans tous les cas toutefois, ces espèces ne se rencontrent qu'exceptionnellement en dehors du domaine forestier. Ce fait tend à prouver que la canopée représente leur axe de déplacement privilégié pour la (re)colonisation potentielle d'habitats favorables (présentant leur arbre-hôte).

Les autres espèces de Rhopalocères «forestiers» sont intimement liées à l'écotope lisière (ourlet ou manteau). Elles profitent donc conjointement des conditions très favorables offertes par les milieux prairiaux (bon ensoleillement, abondance de nourriture) et par la forêt (refuge potentiel, lieu de parade nuptiale) comme le révèlent par exemple les travaux réalisés sur *Apatura iris* et *Apatura ilia* (WEIDEMANN, 1986, EBERT & RENNWALD, 1991 notamment). La structure et la nature des lisières et des forêts d'une région vont non seulement déterminer leur présence, mais encore canaliser leurs déplacements. Pour ces espèces aussi, forêts et lisières représentent des axes de déplacement privilégiés.

Si la forêt ne représente pas un obstacle infranchissable pour les Lépidoptères diurnes (la présence de papillons prairiaux «sédentaires» dans des clairières perdues en pleine forêt en est la preuve), les observations que nous avons faites plaident toutefois pour une stratégie de déplacement commune à la plupart des espèces recensées dans le domaine forestier: déplacements horizontaux dans les zones ensoleillées (dans les forêts de feuillus de telles zones sont largement dominantes au printemps quand le feuillage est absent ou très jeune); évitement actif des zones les plus ombragées; arrivée et/ou départ des zones ensoleillées effectués par la canopée comme nous l'avons régulièrement constaté pour les espèces suivantes: *Aglais urticae*, *Argynnis paphia*, *Apatura iris*, *Brintesia circe*, *Celastrina argiolus*, *Clossiana euphrosyne*, *Gonepteryx rhamni*, *Hipparchia fagi*, *Inachis io*, *Iphiclides podalirius*, *Pieris napi*, *P. brassicae*, *Polygonia c-album* et *Polyommatus icarus*.

Ces quelques remarques démontrent que l'héliophilie des Lépidoptères diurnes n'est pas incompatible avec la colonisation de milieux appartenant au domaine forestier.

MÉTHODE

Nous avons assimilé à la notion de «clairière» toutes les surfaces ouvertes ceinturées de forêt ne subissant aucune exploitation agricole.

Les chiffres présentés dans le Tab. 1 sont basés sur un comptage direct des papillons adultes observés le long des chemins forestiers ou dans les clairières étudiés. Quatre passages ont été réalisés dans chaque station entre les mois d'avril et de septembre, et ceci toujours par beau temps. Les individus rencontrés le long des chemins forestiers ont été comptés en effectuant un itinéraire rectiligne. Dans les clairières, ces comptages ont été effectués par un itinéraire en zig zag (10 m. d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque station à chaque passage a oscillé entre 30 et 90 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

Les variables suivantes ont été retenues pour décrire l'ensemble des stations étudiées:

² Ces constatations sont le fruit d'une synthèse des informations livrées par divers auteurs (LSPN, 1987; WEIDEMANN, 1986; EBERT & RENNWALD, 1991) et de nos propres observations de terrain

Tab. 1. Espèces par milieu (TWINSpan)

Stations	1
	24 221134442233424 233 122333433234223224 3333323 141241
Espèces	1575262277860233674766045574088789089972794470823558899562633 6631764502968212949942276659405796761868322816653708136138600
P.machaon	2--2--1-----1-1-----1-----
P.bryoniae	4213-----1-----
S.sertorius	22--1-----2-----
E.euryale	5511-----
C.pamphilus	23-----2-----1-----
T.lineolus	23-----1-----
B.ino	-42-----2-----
E.medusa	32-----1-----
L.hippothoe	1-2-1-----
A.crataegi	--1-----
C.selene	--2-----
M.parthenoides	--1-----
C.glycerion	--4-----
L.petropolitana	2-----
M.rebeli	2-----
M.arion	2-----
A.agesis	-2-----
E.eumedon	1-----
T.sylvestris	1-4-----2-22-1-----
C.semiargus	-22-----1-1-----22-----
P.dorylas	2-1---1-----12-----
P.malvae	1-----1-----
L.maera	4-12-21---3-----1-----2-----22212-----
M.aglaja	133--21-2-----2-21-1-----1-2-----
F.adippe	-11-1-1--2-----21-1-----
P.icarus	1-1-2--2-----1-21-1-----1-----
C.minimus	-2--2-22-----2-----
P.apollo	3--2--2-----
E.meolans	3--3-----
L.megera	--2--2-2-----2--2--2-----
C.palaemon	--1--2--1-----2-----2-----
H.comma	--1-----22-----
M.galathea	--4-21322-44-1-1--2-1-2--1-----
H.lucina	1-2-1-22-12212-----1-2-----
C.alfacariensis	2--2212-1-1-----1-----
L.coridon	2--2233522-----
E.tages	1--221-----
C.arcania	---44312---2--11-----
B.circe	---11221-----11-----
M.athalia	---55312-----1-----
H.fagi	---332-----1-----
L.bellargus	---22-41-----
S.spini	---211-----
I.podalaris	---21-----
L.tityrus	---1-----
P.thersites	---2-----
N.polychloros	-----1-----1-----
L.achine	-----2-----
T.betulae	-----1-----
L.virgaureae	-----1-----
L.sinapis	-----221--2--2-2-11---222-----1-----
O.aethiops	-----432--3-22-1-1-1-----1-----
E.venatus	222-22232-3212-2222-1-21222-21222-22111--1-----
A.paphia	-1--2322243-2123221122-23--22232-22--11-1-----2212-----
G.rhamni	1--11222-1121-----1111-12122212-223-----2--1-----
A.cardamines	32-2-111-12122---2-2-21-222---11--1--1-----22-----
A.hyperathus	--2-2-22223---2-----1332-1-1--11--1-22-----
C.euphrosyne	2--2221-1-11-1-----2--2--2-1-----1-----
L.camilla	---12-1-----32-22-----1-----2-----
C.rubi	11--122-2--1-----1-----
Q.querqus	---2-21--1-----2-----
E.ligea	243-1-----22-211-221--2-232-43-422131--2-----11--12-2-21-----
P.c-album	-----1-1-1-2-2-11-11-112-11--11--11--2--11-2-----
P.napi	---1--222232232232411212333225344143-4433333-3212233-22-11---
M.jurtina	-33-3221223212---1-11312-21322--1-2-21122221-----22-1---
P.aegeria	-----1-21--2-312112--12-124-32-2-2223332211-2133-2322111-
S.w-album	-----11-1-----11-2-----
C.argiolus	--1-1-----1-----11-1-----11-2-----1-----
A.iris	-----1-----1-----1-----
P.rapae	-----1-----1-----
A.urticae	5215-3111-12-----1--1--1-21--11-22-----1-----
I.io	2135-4---31-----1--1--21-41-2-2-----1-1-----1-----
V.atalanta	-----2---2-----1-1-----11-1--1-1-----1-1-----
C.cardui	-112-----32---2-----1-----1-----1-----
I.lathonia	-----1-----1-----
L.phlaeas	-----1-----
P.brassicacae	-----1-11-1---1--2--221--2--12-12--111-----2-----
A.levana	-----1-----1-----

- localisation géographique, position topographique;
- inventaire qualitatif partiel (sans graminées ni cypéracées) des plantes herbacées, dressé dans la majorité des stations lors des 4 passages effectués au cours de la saison pour inventorier les papillons;
- type de la forêt adjacente.

Pour les chemins forestiers les variables complémentaires suivantes ont été retenues:

- longueur effective;
- degré d'ouverture de la canopée de la strate arborescente adjacente évaluée tous les 10 mètres environ. 9 catégories ont été retenues pour exprimer son degré d'ouverture réel par rapport à un degré d'ouverture maximal potentiel de 100% (180°). La première catégorie (0/8) correspondant à une fermeture totale de la canopée et la cinquième (4/8) à un degré d'ouverture de 50% (90°) par exemple.

- indice global de qualité du milieu (Tab. 3: IG) correspondant à la somme de 4 indices particuliers appliqués au chemin: degré d'ouverture (DO: oscille entre 1, très fermé, et 9 très ouvert) du boisement adjacent; degré d'artificialisation (ART: oscille entre 1, très artificialisé, et 3 semi-naturel à naturel); degré d'homogénéité (HOM: oscille entre 1, très régulier, et 3 très irrégulier => jouxtant des surfaces ouvertes naturelles ou artificielles); degré d'isolement (ISO: varie entre 1, massif forestier isolé de petite surface et 3, massif forestier très important d'un seul tenant)

Pour les clairières les variables complémentaires suivantes ont été retenues:

- exposition; ensoleillement théorique; surface effective;
- recouvrement effectif des buissons et de roche apparente
- composition floristique et «taux d'occupation» des strates arbustive et arborescente des lisières adjacentes évalués par pointages effectués tous les 2 à 5 m en tenant compte de la présence de buissons, d'arbustes ou d'arbres appartenant aux classes de hauteur suivantes: 1 de 0 à 1m; 2 de 1 à 2m; 3 de 2 à 4m; 4 de 4 à 8 m; 5 de 8 à 16 m; 6 de plus de 16 m. Les résultats obtenus permettent de déduire la structure générale de la lisière ainsi que la fréquence relative des essences observées (en % du nombre total de pointages effectués) ;

Les relevés fauniques effectués dans chaque milieu ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSPAN, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Le tri effectué pour les Papillons a défini l'ordre d'apparition de chacun d'eux dans le Tab. 1.

Pour compléter les résultats de cette première analyse, des calculs de corrélation ont été réalisés entre la plupart des valeurs semi-quantitatives obtenues sur le terrain (valeurs prises par les différentes variables environnementales retenues, nombre d'individus et d'espèces inventoriés).

APPROCHE FAUNIQUE GLOBALE

Pas moins de 78 espèces (66% de la faune régionale !) ont été recensées le long des chemins forestiers et dans les clairières étudiées. Parmi ces espèces, 8 sont menacées à l'échelle nationale (*Lopinga achine*, *Brintesia circe*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclides podalirius*, *Coenonympha glycerion*, *Mellicta parthenoides*, *Maculinea rebeli*, *Satyrrium spini*) et 22 sont menacées à l'échelle régionale d'après GONSETH (sous presse).

Note : les résultats présentés se basent uniquement sur les observations faites grâce aux méthodes mentionnées au chapitre précédent. Les données complémen-

taires dont nous disposons (émanant d'autres sources ou rassemblées dans des milieux similaires mais visités une ou deux fois seulement) soulignent que les chiffres qui viennent d'être donnés sont inférieurs à la réalité. D'autres espèces colonisent effectivement les milieux ouverts ou semi-ouverts de la forêt neuchâteloise, notamment *Satyrrium acaciae* et *Satyrrium ilicis* qui sont toutes deux menacées à l'échelle nationale.

Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 13 qui forment ensemble le peuplement minimal des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois : *Pieris napi* et *Pararge aegeria*, très fréquentes (FR > 60%), et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%), *Maniola jurtina*, *Argynnis paphia*, *Ochlodes venatus*, *Erebia ligea*, *Gonepteryx rhamni*, *Anthocharis cardamines*, *Polygonia c-album*, *Pieris brassicae*, *Inachis io*, *Aglais urticae* et *Aphantopus hyperanthus*.

Ces résultats d'ensemble cachent toutefois certaines différences entre les peuplements des chemins forestiers d'une part et ceux des clairières d'autre part.

Approche faunique globale des chemins forestiers

50 espèces ont été recensées le long des 39 chemins forestiers étudiés. Parmi ces espèces 4 sont menacées à l'échelle nationale et 11 sont menacées à l'échelle régionale. Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 8 qui forment ensemble leur peuplement minimal : *Pieris napi* et *Pararge aegeria* (FR > 60%) et leurs compagnes (FR > 30%), *Argynnis paphia*, *Erebia ligea*, *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus*, *Gonepteryx rhamni* et *Polygonia c-album*. Le nombre moyen d'espèces observées le long des chemins forestiers étudiés se monte à 7.7 (min. 1 espèce; max. 25 espèces).

Approche faunique globale des clairières

75 espèces ont été recensées dans les 22 clairières étudiées. Parmi ces espèces 7 sont menacées à l'échelle nationale et 22 sont menacées à l'échelle régionale. Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 18 qui forment ensemble leur peuplement minimal: *Anthocharis cardamines*, *Aphantopus hyperanthus*, *Argynnis paphia*, *Gonepteryx rhamni*, *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus* et *Pieris napi* (FR > 60%) et leurs compagnes (FR > 30%), *Aglais urticae*, *Erebia ligea*, *Hamearis lucina*, *Inachis io*, *Melanargia galathea*, *Pieris rapae*, *Polygonia c-album*, *Clossiana euphrosyne*, *Lasiommata maera*, *Lysandra coridon*, *Pararge aegeria*, *Pieris brassicae*. Le nombre moyen d'espèces observées dans les clairières étudiées se monte à 18 (min. 5 espèces; max 33 espèces).

Ces quelques résultats sont un premier indice du rôle fondamental que jouent les clairières et les chemins forestiers pour les Lépidoptères diurnes du canton de Neuchâtel. Toutefois, comme le démontrent les différences parfois importantes qui existent entre les peuplements des stations étudiées, certaines conditions liées à la biologie des Lépidoptères diurnes, en particulier leur pouvoir de pénétration dans le domaine forestier doivent être remplies pour que ce rôle soit effectif.

TRI DES RELEVES LEPIDOPTEROLOGIQUES (TWINSPAN)

Le tri des relevés fauniques a été effectué en tenant compte de l'ensemble des stations inventoriées (chemins forestiers et clairières) et de toutes les espèces de

Tab. 2. Caractéristiques des clairières

PARC: numéro de clairière; ALT: altitude; EXPO: exposition; SURF: surface; RBU: recouvrement des buissons (%); RBO: recouvrement des boisés (%; RBT: recouvrement arbustif et arborescent tota; NSP: nombre espèces papillons; NSF: nombre espèces de fleurs; IND: nombre d'imagos observés; NSPV : nombre d'espèces très mobiles; INV: nombre d'imagos appartenant à des espèces très mobiles

PARC	LOCALITE	ALT	EXPO	SURF	PENTE	ENS	RBU	RBO	RBT	NSP	NSV	NSF	IND	INV	FORET ADJACENTE	MILIEU
16	Côte-aux-Fées	1435	NE/SO	10204	60	72	1	18	19	33	5	65	234	49	Hêtraie sapinière/Erablaie	Crête rocheuse
56	Boveresse	1185	PLAT	9700	0		0	60	60	22	4	69	280	8	Hêtraie sapinière	Clairière
73	St-Sulpice	905	N/NO	27000	22	81	2	0	2	27	5	48	162	22	Hêtraie sapinière	Clairière
251	Chasseral	1470	SE	8000	40		25	12	37	13	7	39	118	99	Hêtraie sapinière	Crête, stade préforestier
427	Fretereules	870	S/SE	810	37	63	2	0	2	15	2	36	37	3	Hêtraie	Clairière
24	Landeron	640	S/SE	2750	22	67	12	0	12	31	5	40	209	10	Chênaie	Clairière
25	Landeron	710	S/SE	2000	25	70	17	37	54	28	6	41	164	9	Chênaie	Clairière
270	Landeron	700	SE	2640	25	93	0	0	0	24	3	41	153	6	Chênaie	Clairière
272	Cressier	660	SE	1048	32	78	1	0	1	15	3	33	23	6	Chênaie	Clairière
189	St-Blaise	700	SE	1300	65		0	0	0	28	8	45	161	38	Hêtraie	Ligne hte tension
166	Dombresson	870	S	7600	35	55	11	28	39	19	7	61	96	24	Hêtraie	Carrière abandonnée
308	Cressier	680	SE	214	35	78	0	0	0	7	2	20	13	7	Chênaie	Clairière
432	Brot-Dessous	960	SE	2778	15		18	30	48	5	1	18	9	3	Hêtraie	Clairière boisée (Pins)
402	Chaumont	1100	SE	1744	13	71	0	0	0	22	7	37	60	8	Hêtraie sapinière	Clairière
47	Engollon	740	PLAT	3850	0	85	0	0	0	7	2	25	25	8	Hêtraie enrésinée	Clairière, mégaphorbiée
256	Brenets	760	O/NO	3925	35	34	0	13	13	11	3	18	36	10	Hêtraie sapinière	Clairière humide
356	Savagnier	990	O/NO	22230	37	63	0	64	64	23	5	45	88	31	Hêtraie sapinière	Ligne hte tension
49	Engollon	695	PLAT	2550	0	23	0	0	0	10	6	30	18	12	Hêtraie enrésinée	Jeune pessière
104	Chaux-de-Fonds	960	NO	14300	40	42	0	0	0	17	7	43	86	34	Hêtraie sapinière	Clairière
386	Hauts-Geneveys	1200	E/SE	6977	32	49	0	0	0	26	8	72	69	22	Hêtraie sapinière	Téléski
391	Hauts-Geneveys	1250	SE	4334	27	82	0	0	0	11	3	33	33	12	Hêtraie sapinière	Clairière replantée
376	Lignières	950	NE	7050	17	70	15	15	15	7	2	18	30	24	Hêtraie enrésinée	Clairière replantée

papillons rencontrés exception faites des plus mobiles (*Aglaia urticae*, *Cynthia cardui*, *Vanessa atalanta*, *Inachis io*, *Issoria lathonia*, *Lycaena phlaeas*, *Pieris brassicae*, *P. rapae*). Les catégories d'abondance suivantes ont été retenues 1: 1-2 ind.; 2: 3-8 ind.; 3: 9-17 ind.; 4: 18-35 ind.; 5: >35 ind. La limite inférieure de séparation d'un groupe de relevés a été fixée à 5 à l'instar du nombre maximum de niveaux de division. Le Tab. 1 présente le résultat de ce tri (classement vertical des relevés et horizontal des espèces selon leurs affinités respectives). Il a déterminé l'ordre d'apparition des stations dans les Tab. 2 et 3 qui résument leurs caractéristiques.

Tab. 3. Caractéristiques des chemins forestiers

PARC: numéro de chemin forestier; LOC: Commune concernée; ALT: altitude; DIR: axe du chemin; LNG: longueur (m); SPP: nb. espèces papillons; SPF: nb. espèces fleurs; IND: nb. imagos; O: degré d'ouverture de la canopée; O25: cumul degrés d'ouverture 2 à 5; IG: indice global de qualité du boisement adjacent (voir texte); (x %): pourcentage de conifères

PARC	LOC	ALT	DIR	LNG	SPP	SPV	SPF	IND	INV	O0	O1	O2	O25	IG	FORETS ADJACENTES
66	Noiraigue	850	E-O	1075	25	4	38	95	32	3	16	45	81	18	Hêtraie, Seslerion (0%)
422	St-Sulpice	870	NE-SO	470	17	1	47	52	1	15	20	37	65	16	Hêtraie enrésinée (55%)
431	Brot-Dessous	940	E-O	970	5	0	20	8	0	60	32	7	8	8	Hêtraie (5%)
269	Landeron	730	NE-SO	1200	12	0	25	58	0	19	42	27	39	12	Chênaie/Hêtraie/Pessière
274	St-Blaise	685	NE-SO	910	11	2		27	8	27	34	17	39	11	Hêtraie enrésinée (35%)
349	Dombresson	830	E-O	850	15	3	51	59	3	16	33	29	51	13	Hêtraie enrésinée (60%)
379	Landeron	880	E-O	300	8	2	17	8	2	21	27	45	52	13	Hêtraie enrésinée (70%)
464	Landeron	610	NE-SO	250	12	0		14	0	31	35	19	34	11	Chênaie (28%)
1262	St. Blaise	510	NE-SO	600	10	0		22	0	58	32	8	10	9	Chênaie (5%)
375	Lignièrès	885	E-O	740	14	3	37	36	4	53	28	16	19	9	Hêtraie enrésinée (50%)
280	Couvet	860	E-O	1190	16	3	45	124	3	27	26	35	47	12	Hêtraie sapinière (75%)
285	Bevaix	540	N-S	270	6	4	15	48	9	64	25	7	11	8	Hêtraie à chênes
377	Lignièrès	918	NE-SO	2200	13	3	29	80	9	27	30	24	43	12	Hêtraie enrésinée (50%)
389	Hauts-Geneveys	1216	NE-SO	1410	9	1	36	37	1	18	36	35	46	11	Hêtraie sapinière
396	Vilars-Saules	1050	NE-SO	310	7	1	35	17	1	16	12	3	72	15	Hêtraie enrésinée (60%)
407	Buttes	870	NE-SO	900	7	2	33	38	2	20	47	28	33	12	Erablaie (60%)
298	Bevaix	555	NE-SO	1030	6	2	11	28	2	54	39	6	7	8	Chênaie à hêtres (30%)
428	Fretereules	895	NE-SO	1260	8	0	35	27	0	48	38	12	14	9	Hêtraie (3%)
273	Enges	710	NE-SO	950	7	0	16	27	0	51	26	16	23	10	Chênaie à hêtres (40%)
292	Gorgier	480	N-S	400	6	1	5	31	1	59	25	14	16	8	Hêtraie
342	Boudevilliers	723	E-O	290	5	1	15	22	1	33	16	27	51	9	Hêtraie enrésinée (85%)
248	Landeron	505	E-O	200	13	2	25	28	3	36	23	23	41	13	Chênaie
271	Landeron	545	NO-SE	600	4	0		11	0	57	15	13	28	8	Hêtraie
406	Buttes	840	NE-SO	450	5	0	26	15	0	28	43	15	29	9	Hêtraie sapinière (70%)
86	Chaux-de-Fonds	941	E-O	750	6	2	12	13	2	19	60	20	21	10	Hêtraie, Erablaie (40%)
325	Montmollin	840	NE-SO	470	1	0	5	1	0	75	23	2	2	5	Hêtraie enrésinée (55%)
333	Boudevilliers	780	E-O	170	3	1	9	6	1	41	30	24	29	6	Hêtraie enrésinée (95%)
357	Dombresson	790	N-S	425	2	0		4	0	41	41	18	18	8	Hêtraie enrésinée
350	Dombresson	770	E-O	750	5	0		29	0	42	34	22	24	9	Hêtraie enrésinée
388	Hauts-Geneveys	1150	NE-SO	1310	8	2	30	33	2	18	39	37	43	12	Hêtraie sapinière
281	Bevaix	500	NO-SE	330	1	0		1	0	85	12	3	3	7	Hêtraie
393	Vilars-Saules	1060	NE-SO	580	7	1	18	16	1	46	23	20	31	11	Hêtraie enrésinée (50%)
96	Vaumarcus	460	E-O	220	9	2	5	33	2	48	38	14	14	8	Erablaie humide (5%)
151	Chaux-de-Fonds	1020	N-S	700	3	0		7	0					7	Hêtraie sapinière
463	Landeron	660	N-S	330	5	0		8	0	70	24	6	6	8	Hêtraie enrésinée (55%)
128	Colombier	434	N-S	630	2	0	9	2	0	63	25	8	12	7	Forêt riveraine
266	Marin	440	NE-SO	650	2	0	1	2	0	65	23	7	12	7	Forêt riveraine
430	Brot-Dessous	950	NE-SO	290	1	0	1	1	0	97	3	0	0	7	Hêtraie (3%)
130	Colombier	434	E-O	550	1	1	9	1	1	50	34	9	16	7	Forêt riveraine

La fig. 1 présente les principales tendances qui ressortent de cette analyse.

21 clairières (sur 22) et 16 chemins forestiers (sur 39) apparaissent dans la partie gauche de l'arbre dichotomique. Ces stations sont caractérisées par un peuplement lépidoptérologique diversifié (15 espèces en moyenne) où les espèces des milieux ouverts et des milieux de transition (lisières) sont bien représentées. A l'inverse, 23 chemins forestiers et une clairière (376) sont associés à la partie droite de l'arbre dichotomique. Ces stations sont caractérisées par un peuplement lépidoptérologique plus pauvre (5 espèces en moyenne) où les espèces forestières typiques dominent comme le souligne la présence soutenue de *Pararge aegeria*.

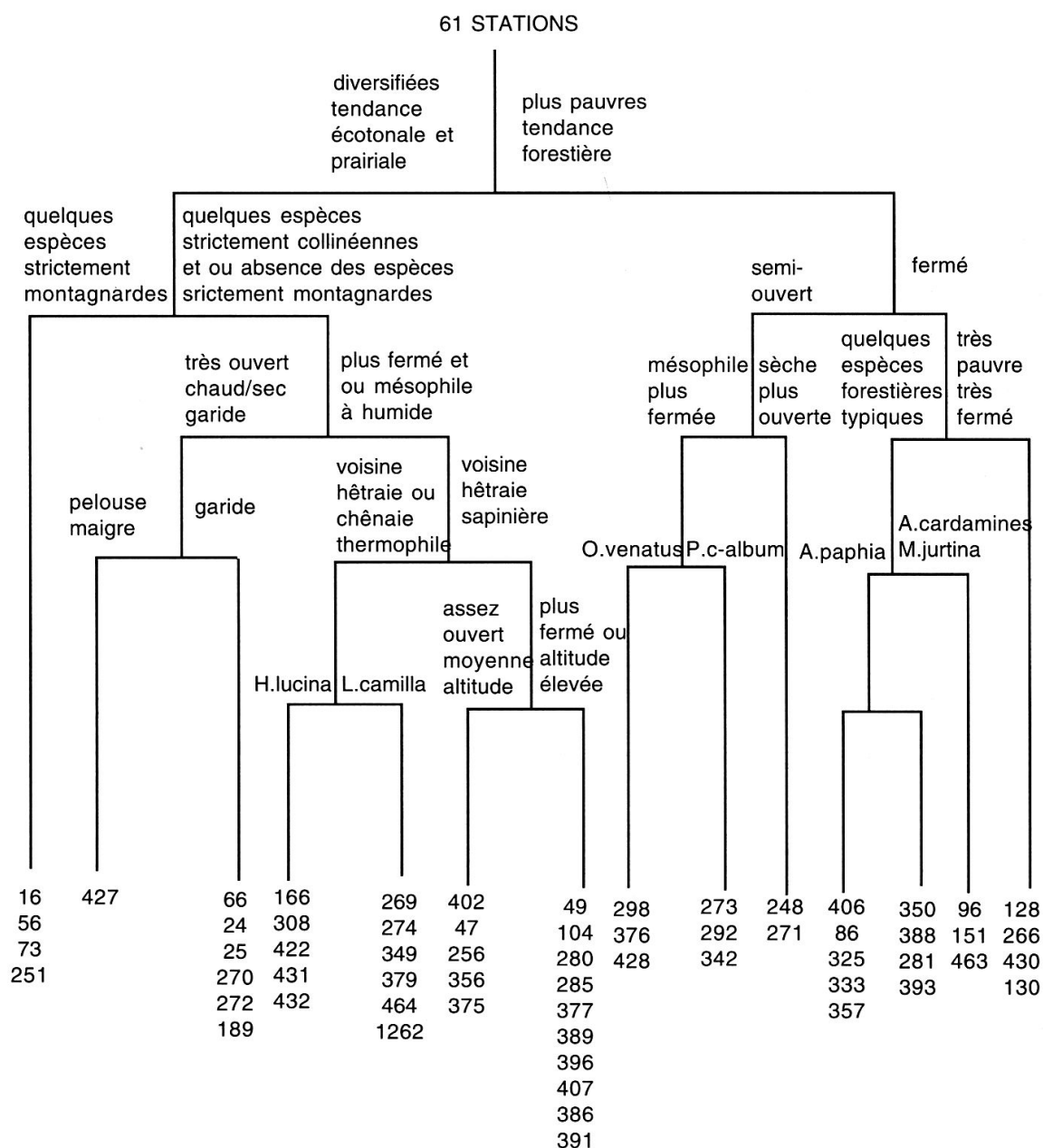


Fig. 1. Tri des relevés (TWINSPAN)

Partie gauche de l'arbre dichotomique

Quatre clairières se séparent rapidement des autres stations étudiées. Elles sont caractérisées par la présence régulière ou plus ponctuelle d'espèces strictement montagnardes (*Erebia euryale*, *Pieris bryoniae*, *Lasiommata petropolitana*, *Eumedonia eumedon*) et d'espèces caractéristiques des milieux ouverts de qualité à plus large amplitude altitudinale. En ce qui concerne ces dernières, les différences entre les relevés établis sont assez fortes et reflètent, du moins partiellement, des différences évidentes de structure d'habitat: l'observation d'espèces comme *Parnassius apollo*, *Maculinea rebeli* ou *Erebia meolans* est l'indice de la présence d'éboulis ou de vires rocheuses et celle de *Brenthis ino*, *Erebia medusa*, *Lycaena hippothoe*, *Coenonympha glycerion* ou *Fabriciana adippe* est l'indice d'un couvert végétal continu et plus homogène.

La seconde tendance qui émane clairement de l'analyse est l'individualisation des relevés effectués dans les milieux typiques de la garide jurassienne. Ces milieux (427, 66, 24, 25, 270, 272, 189) sont caractérisés par la présence d'espèces des milieux ouverts buissonneux et rocaillieux de basse ou de moyenne altitude (*Brintesia circe*, *Coenonympha arcania*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclides podalirius*) et par celle d'espèces typiques des pelouses maigres de qualité (*Cupido minimus*, *Lysandra coridon*, *Mellicta athalia* notamment). A l'instar des constations faites au paragraphe précédent, les principales différences entre les relevés concernés sont l'indice de différences de structure d'habitat: la parcelle 427 présente par exemple une strate herbacée homogène et haute alors que la strate herbacée de l'ensemble des autres parcelles est plus hétérogène et parsemée d'affleurements rocheux.

L'ensemble des parcelles restantes (16 chemins forestiers, 9 clairières, 2 trouées forestières) se divisent en deux groupes principaux. Le premier rassemble un ensemble de relevés caractérisés par la présence régulière d'espèces des forêts claires de feuillus (Chênaies ou Hêtraies) et par l'absence presque complète d'espèces caractéristiques des milieux ouverts; ces relevés ont été effectués à basse ou moyenne altitude et, dans la plupart des cas, sur des versants bien exposés. Le second groupe de relevés est caractérisé par la présence, en plus d'espèces forestières typiques, d'espèces caractéristiques des milieux ouverts mésophiles à large amplitude altitudinale (*Cyaniris semiargus*, *Mesoacidalia aglaja*, *Lasiommata maera* [présence de roches affleurantes], *Thymelicus sylvestris*); ces relevés ont été effectués soit dans des milieux ouverts ou semiouverts de haute altitude, soit dans des milieux d'altitude plus basse assez ombragés (47, 280, 285) et/ou d'exposition relativement défavorable (parc 104, 256, 356). Les différences d'altitude, d'exposition et d'ouverture des milieux concernés expliquent les différences fauniques parfois importantes entre les peuplements décrits *Lycaena virgaureae* et *Plebicula dorylas* sont des espèces dont l'amplitude altitudinale est théoriquement grande, mais qui, dans le Jura neuchâtelois, sont aujourd'hui confinées à des milieux de moyenne et de haute altitude par exemple.

Partie droite de l'arbre dichotomique

De manière générale les différences existant entre les groupes de relevés rassemblés dans cette partie de l'arbre dichotomique sont plus diffuses que celles qui viennent d'être soulignées. Ce fait est sans doute imputable au comportement particulier que les Lépidoptères diurnes adoptent pour exploiter les parties les plus denses du domaine forestier (exploitation des zones semi-ouvertes quand elles sont ensoleillées; déplacement vers d'autres zones quand leur ensoleillement diminue),

comportement qui augmente le caractère aléatoire des observations de certaines espèces.

Sept chemins forestiers et une clairière se séparent toutefois de l'ensemble des autres chemins forestiers; leurs peuplements lépidoptérologiques se caractérisent par la présence, en plus d'espèces forestières typiques, de quelques espèces des milieux ouverts et des milieux de transition; ils sont ainsi encore relativement riches (7 espèces en moyenne).

Les quinze chemins forestiers restants se divisent en deux groupes. Le premier renferme trois relevés effectués en forêts riveraine (128, 266 et 434) et un relevé effectué en hêtraie pure très dense (430); leurs peuplements lépidoptérologiques sont particulièrement pauvres. Le second renferme onze relevés, pour la plupart effectués en hêtraie, dont les peuplements lépidoptérologiques sont caractérisés, à deux exceptions près (325, 333), par la présence, en plus de *Pararge aegeria*, d'une ou deux espèces forestières complémentaires (*Erebia ligea*, *Argynnis paphia* ou *Clossiana euphrosyne*) parfois associées (96, 151, 464) à une ou deux espèces des milieux de transition (*Gonepteryx rhamni*, *Polygonia c-album* ou *Anthocharis cardamines*).

CORRELATIONS

Pour compléter cette première analyse, nous avons effectué certains calculs de corrélation entre les variables environnementales retenues et les nombres d'espèces et d'individus répertoriés. Ces calculs ont été effectués en tenant compte de la totalité des espèces et des individus observés. Le tab. 4 résume les résultats obtenus.

Chemins forestiers

Les chemins forestiers parcourus étaient de longueur variable. Il n'existe toutefois aucune corrélation entre cette variable, le nombre d'espèces recensées et le nombre pondéré de papillons inventoriés. La longueur de chemin parcourue pouvant être assimilée à un effort de prospection, cette absence de corrélation souligne que les différences de peuplements entre les stations sont essentiellement tributaires de différences de structure ou de nature d'habitat.

Une corrélation très significative (pente négative de la droite de régression) existe entre le nombre d'espèces de fleurs recensées et les degrés 0 à 1 (cumulés) d'ouverture de la canopée. En d'autres termes, la richesse floristique des chemins forestiers diminue proportionnellement à la diminution de l'éclairement de la strate herbacée. A l'inverse, la richesse floristique augmente très significativement avec l'augmentation de l'éclairement de la strate herbacée à partir du degré 1.5 et avec le cumul des degrés d'ouverture (très significatif à partir du cumul des degrés 1.5 à 3.5).

Les constatations concernant les nombres d'espèces de papillons recensées et les nombres pondérés d'individus observés sont assez similaires. Ces valeurs diminuent avec la diminution de l'éclairement de la strate herbacée (degrés d'ouverture 0 à 1) et augmentent significativement ou très significativement à partir du degré 2 (respectivement du degré 1.5) d'ouverture de la canopée.

Il existe une corrélation hautement significative entre la richesse faunistique et la richesse floristique des chemins forestiers étudiés et une corrélation très significative entre cette dernière variable et le nombre pondéré de papillons adultes observés.

Tab. 4 : Corrélations entre les diverses variables retenues

VARIABLES COMPAREES	N	R2	%	RESULTATS
Chemins forestiers				
nombre espèces papillons / nombre d'individus	38	0.682	<0.1	hautement significatif
nombre espèces papillon / longueur	38	0.143	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / longueur	38	0.277	>5	non significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 0+0.5 canopée	38	0.541	<0.1	hautement significatif (-)
nombre espèces papillon / degré ouverture 0 à 1 canopée	38	0.489	<1	très significatif (-)
nombre espèces papillon / degré ouverture 1 canopée	38	0.037	>5	non significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 1.5 à 2 canopée	38	0.432	<1	très significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 2 canopée	38	0.479	<1	très significatif
nombre espèces papillon / degré ouverture 1.5 à 3 canopée	38	0.491	<1	très significatif
nombre espèces papillon / indice de qualité (not)	39	0.685	<0.1	hautement significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 0 + 0.5 canopée	38	0.475	<1	très significatif (-)
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 0 à 1 canopée	38	0.379	<5	significatif (-)
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1 canopée	37	0.071	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1.5 canopée	33	0.361	<5	significatif
ln(nombre individus +1) / degré ouverture 1.5 à 2.5 canopée	38	0.423	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / indice de qualité (not)	39	0.449	<1	très significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 0 + 0.5 canopée	30	0.488	<1	très significatif (-)
nombre espèces fleur / degré ouverture 0 à 1 canopée	30	0.488	<1	très significatif (-)
nombre espèces fleur / degré ouverture 1 canopée	30	0.006	>5	non significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 1.5 canopée	30	0.424	<5	significatif
nombre espèces fleur / degré ouverture 1.5 à 3.5 canopée	30	0.476	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / nombre espèces fleur	30	0.535	<1	très significatif
nombre espèces papillon / nombre espèces fleur	30	0.588	<0.1	hautement significatif
Clairières				
nombre espèces papillons / ensoleillement théorique	22	0.019	>5	non significatif
nombre espèces papillon / surface	22	0.071	>5	non significatif
nombre espèces papillon sédentaire / nombre espèces fleur	22	0.447	<5	significatif
nombre espèces papillon / nombre espèces fleur	22	0.550	<1	très significatif
nombre espèces fleurs / surface	22	0.090	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) / surface	22	0.094	>5	non significatif
ln(nombre individus +1) sédentaires / nombre espèces fleurs	22	0.545	<1	très significatif
ln(nombre individus +1) / nombre espèces fleurs	22	0.550	<1	très significatif

Enfin, il existe une corrélation hautement significative, respectivement très significative, entre les nombres d'espèces et d'individus observés et l'indice global de qualité du milieu.

Clairières

Il n'existe aucune corrélation entre l'ensoleillement théorique ou entre la surface des clairières étudiées et les nombres d'espèces de fleurs, d'espèces de papillons ou d'individus observés

Il existe par contre une corrélation très significative entre le nombre d'espèces de fleurs et le nombre d'espèces de papillons ou entre le nombre pondéré d'individus observés. Les indices de corrélations augmentent si les espèces mobiles sont associées aux espèces sédentaires.

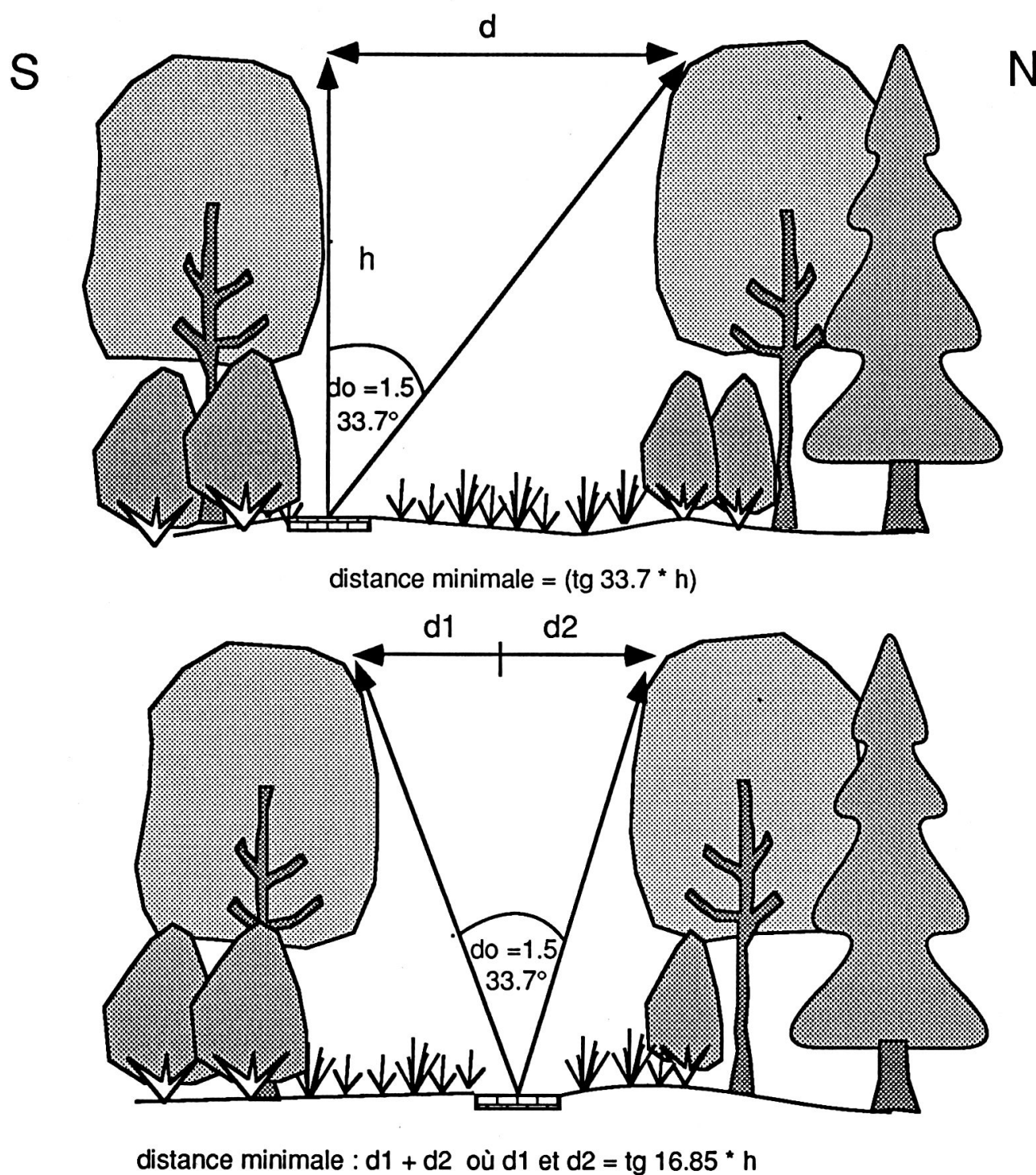
DISCUSSION

Les indices de corrélations calculés indiquent que, quel que soit le type de milieu considéré, l'effort d'échantillonnage ne prend pas une place importante dans

l'explication des différences, parfois très fortes, existant entre les peuplements des stations étudiées. Toutefois, nos campagnes de terrain ayant généralement débuté à la fin du mois d'avril pour les stations de basse altitude et fin mai début juin pour les stations de haute altitude, il est probable que certaines espèces, exclusivement printanières (*Anthocharis cardamines*) ou plus facilement observables au printemps que plus tard dans la saison (*Iphiclides podalirius*, *Nymphalis antiopa*, *N. polychloros*), ont été quelque peu sous-échantillonnées.

D'un point de vue qualitatif, nos résultats montrent que les milieux semi-ouverts ou ouverts appartenant au domaine forestier ont une réelle importance pour la faune lépidoptérologique de la région. Les espèces suivantes n'ont été rencontrées que dans ce type de milieux: *Lopinga achine* (deux stations connues dans le canton de Neuchâtel; en bordure de plantations d'épicéas), *Hipparchia fagi* (3 stations connues dans le canton de Neuchâtel; exclusivement en clairière naturelle de chênaie), *Hipparchia alcyone* (2 stations connues sur tout l'Arc jurassien dont une dans le canton de Neuchâtel: éboulis ceinturé de forêt; pas retenu dans nos analyses) et *Satyrium ilicis* (6 stations connues dans le canton de Neuchâtel, toutes en chênaie). En outre, les espèces suivantes, menacées dans la région, ont été principalement observées dans ce type de milieux: *Apatura iris*, *Iphiclides podalirius*, *Lasiomata petropolitana*, *Lycaena virgaureae*, *Nymphalis polychloros* et *Satyrium spini*. Enfin, de nombreuses espèces, primitivement liées aux prairies extensives collinéennes et montagnardes, trouvent refuge dans les milieux les plus ouverts du domaine forestier (clairières naturelles). Face à l'intensification généralisée des pratiques agricoles, ces refuges ont aujourd'hui une signification extrêmement importante pour la pérennité de certaines d'entre elles dans la région et pourraient représenter à terme autant de centres de recolonisation.

L'ouverture de la canopée de la strate arborescente qui borde les chemins est une variable environnementale importante pour les Lépidoptères diurnes qui exploitent le domaine forestier. Son action est double: elle favorise la présence de certaines espèces en leur procurant des sites favorables de bain de soleil et de parade nuptiale et elle augmente sensiblement l'offre de plantes à fleurs, source potentielle de nourriture pour les chenilles ou pour les adultes. Le fait que le degré 0 et que le cumul des degrés 0 à 1 d'ouverture de la canopée sont significativement ou très significativement, mais négativement, corrélés à la diversité faunique des peuplements décrits, sous entend que des tronçons de chemins forestiers très ombragés ne sont que peu exploités par les Lépidoptères diurnes et qu'ils représentent des barrières à leurs déplacements horizontaux. Si, à l'inverse, l'accroissement du degré d'ouverture de la canopée est significativement corrélé à la diversité faunistique des peuplements décrits (les indices de corrélation augmentent avec le cumul des degrés d'ouverture), une inversion significative de tendance (changement de la pente de la droite de régression) intervient au degré 1.5 (angle de 33.5°). Sur la base de ces indications et de l'application de fonctions trigonométriques simples, il est ainsi possible d'évaluer la distance minimale théorique devant séparer la couronne des arbres situés de part et d'autre d'un chemin forestier pour qu'il soit exploité par les Lépidoptères diurnes (voir fig. 2): cette distance oscille grossièrement entre 60 et 65% de leur hauteur à maturité (12 à 14 m. pour des arbres de 20 m. de haut; 24 à 26 m pour des arbres de 40 m. de haut). Si, dans la réalité, de telles conditions ne sont remplies que sur de courts tronçons de chemin forestier (les tronçons intéressants sont souvent bordés de boisement d'âges et donc de hauteurs très différents), certains faits plaident toutefois pour la cohérence des résultats obtenus par ce mode de calcul. Ils émanent des observations faites dans les trouées forestières étudiées (parc 189, 356, 386), dont la structure rappelle celle des



En appliquant cette dernière formule aux valeurs évaluées pour la parcelle 386 ($d1 + d2 = 11.7$ m.; min. 8 m.; max. 25 m.) la hauteur des arbres adjacents peut être estimée à 19 m. (min. 13 m.; max. 41 m.), ce qui correspond aux conditions globales du milieu (28 % d'arbres entre 8 et 16 m.; 42% plus hauts que 16 m.)

Fig. 2. Structure théorique d'un chemin forestier, degré d'ouverture de 1.5

chemins forestiers, et plus particulièrement des observations réalisées dans la parcelle 386. Cette dernière abrite en effet 26 espèces de papillons (!) confinées sur une bande de terrain de 11.7 mètres de largeur moyenne (écart type de 0.7 m, min. 8 m., max. 25 m.) et bordée de part et d'autre d'une strate arborescente où les catégories de hauteur 5 (8 - 16 m.; 28%) et 6 (> 16 m.; 42%) dominent nettement. Or en admettant que le degré d'ouverture de cette parcelle est proche de 1.5, la hauteur moyenne des arbres qui la bordent serait égale à 19 m. (min. 13 m.; max. 41 m.), ce qui correspond assez bien aux conditions réelles du milieu.

Si le degré d'ouverture de la canopée est une variable fondamentale pour expliquer les différences existant entre les peuplements décrits, nos résultats semblent souligner que les autres facteurs retenus dans le calcul de l'indice de qualité global du milieu (degrés d'artificialisation, d'homogénéité et d'isolement du massif forestier adjacent) tendent à amplifier son effet (les coefficients de corrélation existant entre la richesse faunistique ou le nombre d'individus observés et l'indice global de qualité du milieu sont supérieurs à ceux existants entre ces mêmes variables et le seul degré d'ouverture de la canopée). Très schématiquement, ce fait sous-entend qu'un chemin forestier situé dans un massif forestier de petite surface, isolé, fortement artificialisé et très homogène (parc 325, 333) a de fortes chances d'avoir une richesse faunistique nettement plus faible qu'un chemin forestier situé dans un massif forestier de grande surface, naturel et de structure très irrégulière (parc 422, 66).

La raison de la corrélation très significative existant entre richesse faunistique et floristique des parcelles étudiées paraît évidente: un milieu riche en plantes permet à un nombre important d'espèces de s'y développer. Cette évidence cache toutefois, à notre sens, un phénomène complémentaire d'agrégation. Ce postulat est basé sur la présence régulière, dans les clairières et le long des chemins forestiers les plus ouverts, d'espèces mobiles ou très mobiles, essentiellement nectarivores (GONSETH, 1992), qui sont, pour la plupart, issues de milieux où l'offre en nectar est très faible (forêts pour *Argynnis paphia*, *Clossiana euphrosyne*) ou très fluctuante (cultures intensives, ourlets nitrophiles, végétation rudérale pour *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io*, *Issoria lathonia*, *Pieris rapae*, *P. brassicae*, *Vanessa atalanta* par exemple). La présence d'une abondante source de nourriture serait donc à l'origine, à certaines périodes de l'année du moins, d'une concentration d'espèces et d'individus dans les milieux ouverts et semi-ouverts du domaine forestier. Le fait que les indices de corrélation entre richesse floristique et faunistique des milieux étudiés augmentent avec la prise en compte de ces espèces très mobiles étaye cette hypothèse.

Les remarques émises aux paragraphes précédents soulèvent quelques questions importantes: compte tenu de la mobilité de nombreuses espèces et du caractère parfois fluctuant des conditions écologiques qui règnent dans les milieux semi-ouverts du domaine forestier, quels sont les habitats qui méritent une réelle attention et quelles sont les mesures qu'il faudrait envisager pour en assurer la pérennité? Pour répondre à ces questions il est important de classer les milieux étudiés en fonction de leur nature et de leur évolution potentielle (Tab. 5).

Les informations fournies dans le tableau 5 appellent certains commentaires.

Clairières naturelles sur sol superficiel

Ces clairières sont très riches en espèces, notamment en espèces menacées et sédentaires, ce qui est un indice certain d'ancienneté. Les conditions écologiques extrêmes qui y règnent (sol superficiel, roches affleurantes) contrecarrent leur recolonisation naturelle par la forêt et dissuadent toute exploitation forestière (rende-

Tab. 5 : Classification sommaire des milieux

SP: nombre moyen d'espèces; LR: espèces menacées (en %); FOR: espèces forestières (en %); MOB: espèces mobiles (en %); N: nombre de milieux concernés; IG: indice global de qualité

Type de milieu	SP	LR	FOR	MOB	N	Evolution
Clairière naturelle sur sol superficiel	23	32	26	15	6	très lente
Clairière naturelle sur sol profond	19	20	24	27	7	lente
Trouées forestières (ligne él., télési)	26	16.7	31	27	3	contrôlée
Coupes rases replantées	8	2.5	42	35	5	assez rapide
Stade préforestier naturel	13	15	23	54	1	lente
Chemins forestiers	8	9	54	20	39	variable
Chemins forestiers IG > 8	10	10	54	14	23	variable
Chemins forestiers IG ≤ 8	4	1	58	0.7	16	stable

ment trop faible). Leur pérennité à long terme est donc théoriquement assurée. Une question reste toutefois en suspens: l'isolement actuel de ces clairières est-il le reflet exact de la situation passée ou est-il au contraire le fruit du morcellement progressif, par l'avance de la forêt dans des zones à sol relativement profond, d'un milieu ouvert autrefois beaucoup plus vaste? En d'autres termes, les populations actuelles des différentes espèces sédentaires qui colonisent ces clairières sont-elles le fruit d'une colonisation progressive de tous les milieux ouverts disponibles d'un vaste domaine forestier ou ne représentent-elles plus que des populations relictuelles de populations ancestrales beaucoup plus importantes? Si certains faits plaident pour cette seconde hypothèse — la parcelle 166, aujourd'hui noyée dans une hêtraie dense parsemée de pins noirs, appartenait au XIX^e siècle (OSTERWALD, 1845) à un vaste système prairial qui, compte tenu des multiples affleurements rocheux de la région, devait être particulièrement xérique³; de nombreux sites de la garide neuchâteloise sont aujourd'hui en phase avancée de recolonisation forestière — aucune information ne nous permet toutefois d'affirmer qu'elle est généralisable à toutes les parcelles étudiées (les parcelles 24, 25 et 270 par exemple ont de tous temps appartenu au domaine forestier). Sur la base de ces constatations, il est possible d'affirmer qu'aucune intervention importante ne doit être envisagée dans les clairières à sol superficiel pour qu'elles gardent leurs potentialités pour les Lépidoptères. Il serait toutefois judicieux de contrôler sporadiquement l'avance des jeunes buissons dans les parties de pelouse à sol profond qui les jalonnent pour empêcher qu'elles ne se referment trop. En outre, la réouverture de certaines clairières fortement embuissonnées permettraient d'augmenter sensiblement les surfaces disponibles pour ces insectes héliophiles.

Clairières naturelles sur sol profond

Ces clairières présentent une faune riche en espèces, dont certaines sont menacées. Par rapport aux clairières traitées au paragraphe précédent, leurs peuplements lépidoptérologiques sont toutefois plus riches en espèces mobiles. Leur évolution est lente mais se caractérise par une densification progressive de la strate herbacée qui tend à diminuer leur diversité floristique, puis par l'avance des buissons. A terme elles risquent donc de totalement disparaître au profit de la forêt. Le fauchage parcellaire

³ Ce fait explique sans doute pourquoi la faune lépidoptérologique de la région de Dombresson était si riche à la fin du siècle dernier (voir DE ROUGEMONT, 1904)

périodique (par rotation tous les 5 ans par ex.) des clairières les plus intéressantes doit être envisagé pour assurer le maintien de leurs caractéristiques actuelles.

Trouées forestières

Ces milieux rectilignes (le long de lignes électriques ou de téléskis) présentent un haut intérêt pour les Lépidoptères diurnes. Leurs peuplements se caractérisent par une forte proportion d'espèces mobiles et/ou forestières (près de 60%) et ressemblent ainsi beaucoup à ceux des chemins forestiers les plus ouverts. La présence d'espèces prairiales sédentaires est toutefois la preuve que la recolonisation progressive de milieux relativement jeunes est possible. Les jeunes arbres et les buissons qui croissent dans ces milieux sont périodiquement coupés. Ce type d'entretien est fréquent le long des téléskis (la strate herbacée est ainsi dominante), plus sporadique le long des lignes électriques (une strate arbustive relativement importante ayant le temps de s'y développer avant toute nouvelle intervention). Compte tenu de la richesse de ces milieux, il est possible d'affirmer que leur mode d'entretien actuel est favorable aux Lépidoptères diurnes.

Coupes rases replantées

Ces milieux sont caractérisés par une faune lépidoptérologique relativement pauvre essentiellement dominée par les espèces forestières et/ou mobiles (près de 80%). Leur évolution étant relativement rapide, ils ne remplissent qu'une fonction de refuge transitoire. En outre, comme les espèces qui les colonisent sont pour la plupart peu exigeantes, leur disparition avec la croissance des arbres plantés (épicéas le plus souvent) peut être compensée par la réalisation de nouvelles coupes (exploitation forestière). La seule exception à cette «règle» concerne les coupes rases colonisées par *Lopinga achine*, espèce très rare dans le Jura et menacée à l'échelle nationale. Les deux seules stations abritant cette espèce que nous avons découvertes dans la région neuchâteloise correspondaient à de tels milieux : un chemin forestier longeant une plantation d'épicéa (269) et une coupe rase replantée d'épicéas (Jura vaudois). Sur la base des informations autécologiques disponibles pour cette espèce, il est impossible d'affirmer que l'assombrissement progressif des milieux qu'elle colonise puisse être compensé par l'aménagement de nouvelles coupes dans les régions qui l'abritent. Son statut helvétique serait plutôt un indice du contraire. Nous soulignerons que notre expérience de terrain (Jura français, Vallée de la Loue) souligne que les coupes rases ne représentent que des habitats secondaires pour cette espèce : les clairières naturelles de forêts de feuillus et les prairies sylvatiques, riches en graminées (notamment en Molinie), lui étant visiblement beaucoup plus favorables (voir aussi JUTZELER, 1990). Puisque les milieux à *Lopinga achine* de la région neuchâteloise paraissent nettement sous-optimaux, il est très difficile de proposer des mesures ciblées visant à les maintenir. En effet, seul un changement drastique des pratiques sylvicoles (abandon de l'enrésinement systématique des clairières et des prairies sylvatiques, préférence donnée aux forêts claires de feuillus, maintien des lisières riches en Molinie) pourrait redonner une chance à cette espèce.

Stade préforestier naturel

Le seul milieu attribué à cette catégorie est une crête rocheuse anciennement boisée, mais dont les arbres ont été arrachés par une tempête. Son peuplement lépi-

doptérologique, particulièrement riche en espèces mobiles (54%) est caractéristique d'un milieu perturbé en pleine évolution. Un tel milieu ne demande évidemment aucune intervention particulière.

Chemins forestiers

Il est extrêmement difficile de classifier les différents chemins forestiers étudiés, leur structure et leur nature étant extrêmement variable au sein d'un même type de forêt. Certaines tendances peuvent toutefois être soulignées:

Les chemins forestiers dont l'indice global de qualité (pour les Lépidoptères diurnes) est le plus faible traversent soit de hautes futaies très denses et très sombres (forêts riveraines⁴, hêtraies pures âgées), soit des forêts aux caractéristiques identiques mais fortement artificialisées. Ce sont des milieux stables (sauf exploitation forestière importante), dont les peuplements lépidoptérologiques sont très pauvres: quelques espèces forestières peu exigeantes associées à quelques espèces très mobiles dans le meilleur des cas.

Les chemins forestiers dont l'indice de qualité est élevé traversent soit des forêts naturellement claires et aérées (chênaies pubescentes; milieux stables), soit des forêts de versants escarpés présentant des vives rocheuses non boisées (milieux stables), soit des forêts mixtes exploitées dont l'ouverture de la canopée est ainsi relativement importante (milieux en pleine évolution). Leurs peuplements lépidoptérologiques sont en moyenne plus riches que ceux traités au paragraphe précédent et peuvent même receler (milieux stables) quelques espèces très intéressantes.

Une mesure simple qu'il est possible de proposer pour préserver la fonction des chemins forestiers semi-ouverts pour les Lépidoptères diurnes est de renoncer au fauchage systématique de leurs bordures entre avril et septembre. En effet, si leur fauchage périodique est favorable puisqu'il empêche leur recolonisation complète par les buissons, il ne doit pas être effectué durant la période d'activité des papillons sous peine de faire disparaître les plantes qu'ils exploitent (plantes nectarifères notamment).

Sur la base de nos résultats il est possible de dégager une autre variable qui semble avoir une influence non négligeable sur la diversité faunistique des forêts neuchâteloises. *Limenitis camilla* est une espèce dont la chenille exploite plusieurs espèces de chèvrefeuille (dont *Lonicera xylosteum*), plantes normalement assez répandues dans le sous-bois ou en lisière de nombreux types de forêts de feuillus. Si ce papillon a toujours été rare en altitude, il était toutefois abondant dans les forêts du littoral neuchâtelois au siècle passé (DE ROUGEMONT, 1904). Aujourd'hui il est encore relativement commun dans la chênaie pubescente, mais il s'est beaucoup raréfié dans les autres types de forêts (hêtraies notamment). Le fait que la chênaie pubescente soit actuellement le type de forêt dont le sous-bois arbustif est le plus dense et le plus diversifié (exploitation extensive ou nulle des surfaces compte tenu du faible rendement sylvicole) est à notre sens la raison fondamentale de cette situation. La préservation d'un sous-bois et d'un manteau forestiers riches et diversifiés dans l'ensemble des forêts de la région serait donc un préalable indispensable à leur recolonisation par de nombreuses espèces très intéressantes. Les essences suivantes revêtent une importance fondamentale: *Salix capreae*, pour *Nymphalis polychloros*, *N. antiopa*, *A. iris*; *Populus tremula* pour *Limenitis populi* et *Apatura ilia*; *Lonicera*

⁴ Les études que nous avons effectuées sur la rive sud du lac de Neuchâtel prouvent toutefois que les forêts riveraines de grande surface peuvent représenter des habitats très importants pour de nombreuses espèces menacées (*Apatura iris*, *A. ilia*, *Nymphalis polychloros* par exemple) (voir MULHAUSER, 1991)

spp. pour *Limenitis camilla* et *Limenitis reducta* (qui a probablement disparu de la région).

CONCLUSIONS

Le domaine forestier de la région neuchâteloise est un milieu refuge important pour de nombreuses espèces de Lépidoptères diurnes, qu'elles soient forestières ou prairiales. Si une partie des milieux les plus riches sont naturels, anciens et relativement stables (clairières sur sol superficiel, chemins forestiers semi-ouverts de versants escarpés), d'autres (trouées forestières entretenues, clairières sur sol profond, abords de coupes rases, chemins forestiers semi-ouverts) sont indéniablement le fruit d'activités humaines. De prime abord, l'exploitation des forêts est donc favorable aux Lépidoptères diurnes, l'ouverture de la canopée qu'elle génère impliquant une augmentation de la diversité floristique, préalable indispensable à l'augmentation de sa diversité faunistique. Toutefois cette situation favorable peut n'être que très transitoire, si cette exploitation se traduit par une forte artificialisation des boisements concernés (plantation dense de conifères, destruction du sous-bois et du manteau arbustif par exemple). Elle se traduira en effet à moyen terme non seulement par la disparition des espèces qu'elle avait d'abord favorisées (espèces mobiles, espèces prairiales peu exigeantes), mais aussi par celle des espèces forestières ou écotonales les plus intéressantes (*Apatura* spp., *Erebia ligea*, *Limenitis* spp., *Lopinga achine*, *Nymphalis* spp., *Quercusia quercus*, *Satyrrium ilicis*).

RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune des Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 22 clairières et 39 chemins forestiers du Jura neuchâtelois. Les analyses effectuées démontrent que les variables environnementales les plus importantes qui influencent la richesse, la diversité et la nature des peuplements lépidoptérologiques des clairières sont leur richesse floristique et leur altitude. Les variables environnementales qui déterminent la richesse et la diversité des peuplements lépidoptérologiques des chemins forestiers sont l'ouverture de la canopée de la strate arborescente qui les bordent et la richesse floristique de la strate herbacée qui en résulte. En outre, ces résultats soulignent que les milieux semi-ouverts et ouverts appartenant au domaine forestier ont une importance capitale pour la protection des espèces de la région étudiée.

BIBLIOGRAPHIE

- CLENCH, H.K. 1966. Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47: 1021-1034.
- DAVIES, N.B. 1978. Territorial defence in the Speckled Wood Butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim. Behav.* 26: 138-147.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. 1991. *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd 1., Tagfalter I.* Stuttgart, 552 pp.
- GONSETH, Y. 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y. 1992. Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota lepid.* 15: 106-122.
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: P. DUELLI (ed.): *Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz*.
- HILL, M.O. 1979. *TWINSpan - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- JUTZELER, D. 1990. Zur Bedeutung von Pfeifengrasarten (*Molinia* ssp.) als Existenzgrundlage von *Lopinga achine* (SCOPOLI, 1763) und *Coenonympha tullia* (MÜLLER, 1764) (Lepidoptera Satyridae). *Mitt. Ent. Ges. Basel* 40: 94-110.
- LSPN, 1987. *Les Papillons de jour et leurs biotopes*. Bâle, 512 pp.
- MULHAUSER, B. 1991. Compte rendu du premier recensement des libellules et papillons diurnes de la «Grande Carigaie» (Rive Sud-est du lac de Neuchâtel). *Bull. Romand Ent.* 9: 31-3.

- OSTERWALD, J.F. 1845. *Carte de la Principauté de Neuchâtel*. Exemplaire 242, f. 1 - 12
- ROUGEMONT, F. DE 1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Neuchâtel, 366 pp.
- SHREEVE, T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 42: 371-377.
- VIELMETTER, W. 1958. Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis pahia* L. Untersuchungen im Freiland. *J. Ins. Physiol.* 2: 13 - 37.
- WEIDEMANN, H.J. 1986. *Tagfalter. Band 1*. Naturführer, Neumann-Neudamm, 288 pp.

(reçu le 20 mars 1993; accepté le 19 avril 1993)