



**HAL**  
open science

# IMPACTS DE L'EUTROPHISATION DE LA VÉGÉTATION DES ZONES HUMIDES DE FONDS DE VALLÉES SUR LA BIODIVERSITÉ DES RHOPALOCÈRES (LEPIDOPTERA)

J van Es, J.-M Paillisson, F Burel

► **To cite this version:**

J van Es, J.-M Paillisson, F Burel. IMPACTS DE L'EUTROPHISATION DE LA VÉGÉTATION DES ZONES HUMIDES DE FONDS DE VALLÉES SUR LA BIODIVERSITÉ DES RHOPALOCÈRES (LEPIDOPTERA). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1999, pp.107-116. hal-03180478

**HAL Id: hal-03180478**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03180478v1>

Submitted on 25 Mar 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# IMPACTS DE L'EUTROPHISATION DE LA VÉGÉTATION DES ZONES HUMIDES DE FONDS DE VALLÉES SUR LA BIODIVERSITÉ DES RHOPALOCÈRES (LEPIDOPTERA)

*Eutrophication impacts of wetland vegetation in floodplain on butterfly  
(Lepidoptera) biodiversity*

J. VAN ES, J.-M. PAILLISSON, F. BUREL

CNRS UMR 6553 Ecobio, Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés,  
Université de Rennes I, MNHN, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France

LÉPIDOPTÈRES  
RHOPALOCÈRES  
ZONES HUMIDES  
EUTROPHISATION  
BIODIVERSITÉ  
VÉGÉTATION  
PAYSAGE AGRICOLE

**RÉSUMÉ.** – Cette étude vise à analyser les conséquences de l'eutrophisation de la végétation en zones humides de fonds de vallées, sur les peuplements de Lépidoptères Rhopalocères. L'eutrophisation d'un milieu s'accompagne d'une diminution de la biodiversité des Rhopalocères. Parallèlement à cette diminution, surviennent des changements dans la composition spécifique des peuplements. Les peuplements des zones humides de fonds de vallées, supportant une végétation à caractère eutrophe, se caractérisent par la présence de Nymphalidae du groupe des Vanesses qui se nourrissent au stade larvaire d'Orties (genre *Urtica*). Ces peuplements tendent à s'uniformiser avec ceux du paysage agricole du bassin versant, présentant une végétation rudéralisée. Il semblerait alors, qu'en terme d'échanges avec le bassin versant, les flux d'individus en systèmes oligotrophes s'effectuent principalement longitudinalement à ces zones (peu d'échanges avec le bassin versant), tandis qu'en situation eutrophe les échanges avec le bassin versant sont nombreux.

LEPIDOPTERA  
BUTTERFLIES  
WETLANDS  
EUTROPHICATION  
BIODIVERSITY  
VEGETATION  
AGRICULTURAL LANDSCAPE

**ABSTRACT.** – The aim of this study is to analyse the consequences of vegetation eutrophication in floodplain wetlands on butterfly community. Eutrophication leads to a loss of butterfly biodiversity. Changes in the species community composition are noted at the same time as biodiversity decreases. Nymphalidae species including Vaness species whose hostplant is nettle (*Urtica* genus) characterize communities in floodplain wetlands with eutrophic vegetation. These communities tend to be similar with those of the agricultural landscape in the catchment. Finally in terms of exchanges with the catchment, individual movements in oligotrophic systems would be mainly lengthwise to these zones (few exchanges with the catchment) while in eutrophic systems exchanges are more numerous.

## INTRODUCTION

Les zones humides de fonds de vallées correspondent aux lanières humides plus ou moins étroites, qui ceinturent les rivières en aval du bassin versant. Ces zones, contrairement aux milieux aquatiques, ne sont que temporairement submergées, et l'on pourra les distinguer sur la base de trois critères : (1) une flore hygrophile (au moins durant une partie de l'année), (2) un sol hydro-morphe et (3) des indicateurs de saturation hydrologique.

Ces zones souvent situées dans le territoire d'exploitation agricole constituent, en liaison avec

leur position d'interface « terre-eau », des systèmes tampons vis-à-vis des pollutions diffuses en générale (Johnston 1991). Ce rôle a plus particulièrement été mis en évidence à propos de l'azote (Pinay & Decamps 1988, Pinay *et al.* 1993). Pour reprendre la formulation de Knowles (1981), ces zones constituent des « puits » à azote (mais également à phosphore, métaux lourds, pesticides...) le long du bassin versant.

Il en découle une capacité épurative, qui se manifeste pour l'azote au travers de deux processus agissant de façon complémentaire au cours de l'année : l'absorption de nitrates par la végétation et la dénitrification bactérienne, au cours de laquelle les nitrates sont transformés en azote gazeux.

Ce rôle épurateur, intéressant pour la qualité de l'eau de nos rivières, l'est moins pour la végétation, qui se banalise progressivement vers une flore plus nitrophile. Or, beaucoup d'arthropodes (en particulier les Insectes floricoles et phytophages) sont étroitement liés à la végétation. Les zones humides sont riches en espèces et constituent pour certaines un habitat exclusif. Se pose alors la question des conséquences pour la biodiversité d'une vocation épurative qui pourrait leur être allouée dans des plans d'aménagement.

La littérature ne fait pas état d'études visant à observer la réponse des Insectes en terme de biodiversité à cette eutrophisation progressive des zones humides. En revanche, des études illustrent les relations existant entre plantes et Insectes, notamment dans les paysages agricoles (Erhardt & Thomas 1991, Gates 1995). Pollard & Eversham (1995) se sont attachés à observer la réponse des Insectes à la fertilisation des prairies et des bords de champs. Ces auteurs décrivent l'apparition d'une végétation nitrophile dans les fossés des paysages agricoles suite à l'apport d'eaux de ruissellement chargées en nitrates. Cette modification de la végétation s'est avérée favorable à certaines espèces de Papillons Rhopalocères dont les larves se nourrissent de ce type de végétation; en particulier à certains Nymphalidae qui s'alimentent au stade larvaire d'orties (dont *Urtica dioica*).

L'origine du caractère eutrophe de la végétation en zones de bas fonds peut être due à différents facteurs non exclusifs : (1) la fertilisation des terres agricoles (*via* le ruissellement des eaux de surface), (2) l'hydrodynamique (la végétation d'une station pouvant présenter un caractère eutrophe, en dépit d'une faible concentration de l'eau en nutriments, lorsqu'un flux constant assure une alimentation continue (Clement & Maltby 1996)), (3) l'activité dénitrifiante microbienne, et (4) l'accumulation de matière organique lors du processus des successions végétales.

L'objectif de ce travail est d'étudier les conséquences de l'eutrophisation de la végétation des zones de bas fonds, sur les peuplements de Rhopalocères (Papillons de jours).

L'étude repose sur deux hypothèses de travail : (1) une banalisation (perte de la diversité avec apparition d'espèces plus ubiquistes) du peuplement de Papillons en zones de fonds de vallées en réponse au processus d'eutrophisation de la végétation, et (2) une uniformisation des peuplements de Rhopalocères de ces zones humides, en contexte eutrophe, avec celui des paysages agricoles.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

*Présentation des sites* : Le travail s'est déroulé sur 2 sites d'Ille-et-Vilaine aux végétations contrastées du point de vue de leur niveau trophique (Clement com. pers.). L'un se trouve à 1 km d'Andouillé-Neuville (site A), au nord de Rennes, l'autre se situe à 3 km au sud de Pleine-Fougères (site B).

Ces 2 sites correspondent à des tronçons de zone humide situés le long de bassins versants différents. Ils comprennent différentes parcelles exploitées de façon diverse. Les prairies permanentes maintenues en effet sur ces zones par des pratiques agro-pastorales (fauche, pâturage) séculaires, évoluent spontanément vers un boisement, lors de leur abandon. Les parcelles abandonnées sont, selon la durée de cet abandon, composées de mégaphorbiaie ou de boisement. D'autres parcelles ont été plantées de peupleraies. Enfin, certaines parcelles toujours exploitées ont conservé une végétation prairiale.

Ces 2 sites, A et B, se trouvent dans des contextes paysagers différents : le site B est enserré dans un paysage voué à une exploitation agricole plus intensive que le site A (Thenail 1995), serti quant à lui, pour plus de sa moitié dans un complexe de lande et de forêts.

*Méthodologie* : L'analyse du peuplement de Rhopalocères s'est faite selon la méthode de l'itinéraire échantillon continu de Pollard (1977) et Pollard & Yates (1993). Nous avons ainsi défini sur chaque site, un itinéraire parcouru de la mi-avril à la mi-juillet à raison d'une fois par semaine selon les conditions climatiques (température, ensoleillement, vent) définies par Pollard & Yates (1993).

Chaque itinéraire a été subdivisé en différentes sections (17 pour le site A et 20 pour le site B) homogènes quant aux variables descriptives retenues (Pollard & Yates 1993).

Dans cette étude, faute d'un manque d'informations qui devraient nous être fournies par les études parallèles de ce même programme de recherche, nous ne connaissons pas les parts respectives des différents facteurs contribuant à l'eutrophisation d'un habitat. Nous caractériserons de fait dans un premier temps, la trophie d'un milieu d'après sa végétation.

Les habitats ont été identifiés, en fonction de la végétation pour les prairies et de la physionomie pour les autres éléments du paysage (Tabl. I). Sous l'appellation prairie, il est possible de regrouper des formations végétales extrêmement diverses du point de vue de la composition floristique. Pour ne pas considérer comme identiques des sections de prairies de niveaux trophiques et de richesses floristiques différentes (donc de différentes qualités nutritives pour les Papillons), nous avons réalisé au début de juin, sur chacune des prairies, des relevés phytosociologiques (Braun-Blanquet 1965) à partir de carrés de 5 m sur 5 m, pour caractériser précisément chacune d'entre elles. Les groupements ont été nommés au niveau de l'association végétale. Les travaux utilisés pour nommer les groupements sont ceux de Foucault (1984) et de Bournérias (1984).

A partir de l'examen de la littérature phytosociologique précitée, nous avons attribué aux différents grou-

Tabl. I. – Description des différentes sections présentes sur les 2 sites d'études. Le site A correspond au site d'Andouillé-Neuville globalement oligotrophe. B correspond au site de Pleine-Fougères, à caractère globalement eutrophe.

Description of sections in the two study sites. Site A, Andouillé-Neuville, is oligotrophic and site B, Pleine-Fougères, is eutrophic.

Sections	Description des sections	Trophie
A1, A2, A4, A5 et A6	prés hygrophile acide ( <i>Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis</i> )	oligotrophe
A3	formation eutrophe à <i>Juncus effusus</i>	eutrophe
A7 à A9	bourrelets alluviaux à <i>Rubus fruticosus</i> en lisière de forêt	mésotrophe et eutrophe
A10	haie séparant deux prairies	mésotrophe
A11, A12	bourrelets alluviaux à <i>Urtica dioica</i> bordés d'une haie de peupliers	eutrophe
A13	route bordée d'arbres	eutrophe
A14, A15	prés tourbeux ( <i>Carex verticillati-Juncetum acutiflori + Carex-Molinietum coeruleae</i> )	oligotrophe
A16, A17	Glyceriaie	eutrophe
B1 à B4	dépression prairiale longuement inondée ( <i>Eleocharo-Oenanthetum fistulosae</i> ) + phalaridaie	eutrophe
B5, B7, B9, B14	aulnaie frénale eutrophe à tendance acidiphile + phalaridaie	eutrophe
B6, B8, B10, B12, B15	mégaphorbiaie acidiphile ( <i>Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae</i> )	eutrophe
B11, B13	mégaphorbiaie acidiphile ( <i>Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae</i> ) sous peupleraie	eutrophe
B16 à B18	bords de champ nitrophiles	eutrophe
B19, B20	fougeraie à <i>Pteridium aquilinum + Rubus fruticosus</i>	eutrophe

Tabl. II. – Liste des espèces « nitrophiles de milieu ouvert » et « nitrophiles de milieu forestier ».

List of "meadow eutrophic species" and "forest eutrophic species".

	Sites	Espèces
Espèces nitrophiles de milieu ouvert	A	<i>Aglais urticae</i>
		<i>Inachis io</i>
	B	<i>Aglais urticae</i>
		<i>Vanessa atalanta</i>
		<i>Inachis io</i>
Espèces forestières nitrophiles	B	<i>Araschnia levana</i>
		<i>Polygona c-album</i>

pements un degré de trophie (oligotrophe, mésotrophe et eutrophe) et un indice de gestion comprenant 4 classes (Annexe II); la première correspondant à la fauche annuelle et les 3 autres à des durées variables de déprise (2-3 ans, 10-15 ans et > 15 ans).

Parallèlement, une évaluation de la richesse floristique (plantes à fleurs) notée ('SFlor') a été réalisée pour chacune des sections sur une largeur de 2 m.

Pour estimer les conséquences de l'eutrophisation de la végétation sur les peuplements de Rhopalocères, nous nous basons sur les espèces de la famille des Nymphalidae. La majorité de ces espèces se nourrissant au stade larvaire d'Orties (nous les qualifierons par la suite d'« espèces nitrophiles »), constituent un indicateur du caractère eutrophe des milieux. Elles ont été répertoriées en se référant à la littérature (Dennis 1992, Higgins *et al.* 1991, Tolman & Lewington 1997) dans le Tableau II. Nous distinguons les espèces de milieu ouvert et les espèces de milieu fermé (forestier).

La comparaison des peuplements de Rhopalocères des zones humides de fonds de vallées avec ceux de la

matrice agricole, a été réalisée en utilisant le jeu de données de Paillisson (1995) obtenu sur la matrice agricole du site B de Pleine-Fougères (secteur de Vieux-Viel que nous avons appelé site B') selon la même méthodologie (Pollard & Yates 1993). Les 19 sections de ce site B' ont bénéficié de la mesure des mêmes variables environnementales que les 2 autres sites (Annexe I). Ce jeu de données a été intégré au tableau relevés-espèces des deux autres sites, A et B, sur lequel nous avons effectué une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) suivie d'une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH).

Analyse des données : Pour évaluer la diversité, les indices suivants ont été déterminés : la richesse spécifique (S); la diversité spécifique de Shannon :  $H' = \sum p_i \log_2 p_i$ , avec  $p_i$  la probabilité d'occurrence  $i$ ; l'indice d'Equitabilité :  $E = H'/\log_2(S)$ .

Nous utilisons de plus, 2 indices de similarité : (1) l'indice de communauté de Sorensen (Gounot 1969) basé sur le nombre d'espèces et ne prenant pas en compte leur abondance.  $I$  (Sorensen) =  $2c/(a + b)$ , avec  $a$  : le

Annexe I. – Liste des espèces de Papillons rencontrées dans les 3 sites d'étude A, B et B' avec les principales plantes hôtes.

*Checklist of butterfly species in the three sites A, B and B' with the main hostplants.*

Espèces	Famille	Localisation	Plantes hôtes principales
<i>Gonepteryx rhamni</i>	Pieridae	A	<i>Rhamnus catharticus</i> , <i>Frangula alnus</i>
<i>Anthocharis cardamines</i>	Pieridae	A/B/B'	<i>Cardamine pratensis</i> , <i>Alliaria petiolata</i>
<i>Pieris brassicae</i>	Pieridae	B'	<i>Brassica</i> sp., <i>Tropaeolum</i> sp.
<i>Artogeia napi</i>	Pieridae	A/B/B'	<i>Cardamine pratensis</i> , <i>Alliaria petiolata</i> , <i>Sisymbrium officinale</i> , <i>Nasturtium officinale</i> , <i>N. microphyllum</i>
<i>Artogeia rapae</i>	Pieridae	A/B/B'	<i>Brassica</i> sp., <i>Tropaeolum</i> sp.
<i>Aricia agestis</i>	Lycaenidae	A/B	<i>Helianthemum chamaecistus</i>
<i>Callophrys rubi</i>	Lycaenidae	A	<i>Erica</i> sp., <i>Vaccinium</i> sp.
<i>Celastrina argiolus</i>	Lycaenidae	A/B/B'	<i>Ilex aquifolium</i> , <i>Hedera helix</i>
<i>Cupido minimus</i>	Lycaenidae	A	<i>Anthyllis vulneraria</i>
<i>Everes argiades</i>	Lycaenidae	A	<i>Trifolium</i> sp.
<i>Heodes tityrus</i>	Lycaenidae	A/B'	<i>Rumex</i> sp.
<i>Lycaena phleas</i>	Lycaenidae	A/B/B'	<i>Rumex acetosa</i> , <i>R. acetosella</i>
<i>Polyommatus icarus</i>	Lycaenidae	A/B	<i>Lotus corniculatus</i> , <i>L. uliginosus</i>
<i>Aglais urticae</i>	Nymphalidae	A/B/B'	<i>Urtica dioica</i> , <i>U. urens</i>
<i>Apatura iris</i>	Nymphalidae	B	<i>Salix caprea</i> , <i>S. cinerea</i>
<i>Araschnia levana</i>	Nymphalidae	B	<i>Urtica</i> sp.
<i>Argynnis paphia</i>	Nymphalidae	A	<i>Viola</i> sp.
<i>Cynthia cardui</i>	Nymphalidae	A/B/B'	<i>Carduus nutans</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>U. urens</i>
<i>Inachis io</i>	Nymphalidae	A/B/B'	<i>Urtica dioica</i>
<i>Ladoga camilla</i>	Nymphalidae	A	<i>Lonicera</i> sp.
<i>Polygonia c-album</i>	Nymphalidae	B	<i>Urtica dioica</i> , <i>Ulmus procera</i> , <i>U. glabra</i> , <i>Humulus lupulus</i>
<i>Vanessa atalanta</i>	Nymphalidae	B/B'	<i>Urtica dioica</i> , <i>U. urens</i>
<i>Coenonympha pamphilus</i>	Satyridae	A/B	<i>Festuca ovina</i> , <i>F. rubra</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Agrostis</i> sp.
<i>Melanargia galathea</i>	Satyridae	A/B/B'	<i>Festuca rubra</i>
<i>Maniola jurtina</i>	Satyridae	A/B/B'	<i>Poa</i> sp., <i>Holchus lanatus</i> , <i>Agrostis</i> sp.
<i>Pyronia tithonus</i>	Satyridae	B'	<i>Agrostis</i> sp., <i>Festuca</i> sp., <i>Poa</i> sp., <i>Elymus repens</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>
<i>Lasiommata megera</i>	Satyridae	B'	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>B. sylvaticum</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i>
<i>Pararge aegeria</i>	Satyridae	A/B/B'	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Bromus ramosus</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>
<i>Carcharodus alceae</i>	Hesperiidae	B	<i>Malva</i> sp., <i>Althaea</i> sp., <i>Hibiscus</i> sp.
<i>Carterocephalus palaemon</i>	Hesperiidae	A	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Molinia caerulea</i>
<i>Erynis tages</i>	Hesperiidae	A	<i>Lotus corniculatus</i> , <i>Coronilla</i> sp., <i>Eryngium</i> sp.
<i>Heteropterus morpheus</i>	Hesperiidae	A	<i>Brachypodium</i> sp., <i>Molonia</i> sp.
<i>Ochlodes venatus</i>	Hesperiidae	A/B/B'	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Thymelicus lineolus</i>	Hesperiidae	A/B/B'	<i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holchus mollis</i>

nombre d'espèces de l'assemblage du site A, b : celui du site B, et c : celui commun aux 2 sites A et B, et (2) l'indice de chevauchement de Squires (Squires 1982); il prend en compte l'abondance des différentes espèces.

$I$  (Squires) =  $\sum \min(x_i, y_i)$  avec  $x_i$  et  $y_i$  les abondances de l'espèce  $i$ , respectivement dans A et dans B. Les valeurs de ces 2 indices varient de 0 à 1. Une valeur de 0 signifie que les assemblages diffèrent totalement et une valeur de 1 qu'ils sont identiques.

L'étude des relations espèces-trophie d'un milieu, est réalisée à l'aide des analyses multivariées, en procédant à des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) du tableau relevés-espèces, effectuées avec le logiciel GTABM (gestionnaire de tableaux multiples, CNRS). Afin de minimiser l'impact sur l'analyse des espèces très abondantes, Legendre & Legendre (1984)

recommandent de transformer les données brutes ( $y$ ) par la fonction :  $y' = \ln(y + 1)$ . Ces auteurs conseillent de plus de ne pas intégrer dans l'analyse les espèces trop peu représentées. Nous avons fixé la limite à 3 individus par espèces. Enfin, nous avons réalisé une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH). L'arbre issu de cette classification, suite à l'examen de l'histogramme des indices croissants de niveau, est découpé en différentes classes de sections, chaque fois que l'histogramme marquera un palier.

Nous avons ensuite caractérisé les classes par les variables espèces qui leur sont le plus associées à l'aide de l'indice de Verdrenne (1982).  $Ic(X) = Fc(X) / Ft(X) + N$  avec  $Fc(X)$  : fréquence absolue de l'espèce X dans la classe;  $Ft(X)$  : fréquence absolue totale de l'espèce, et N : le nombre de sections dans une classe.

Annexe II. – Variables environnementales mesurées sur les 3 sites d'études A, B, B'. La gestion, la trophie et le paysage correspondent à des variables semi-quantitatives. **Gestion** : 1 = fauche annuelle, 2 = déprise depuis 2-3 ans, 3 = déprise depuis 10-15 ans, 4 = déprise depuis une durée supérieure à 15 ans. **Trophie** : 1 = oligotrophe, 2 = mésotrophe, 3 = eutrophe. **Paysage** : 1 = faiblement agricole, 2 = fortement agricole.

*Environmental variables estimated in the three sites A, B and B'. Management, trophic statut and landscape are semi-quantitative variables. Management* : 1 = annual mowing, 2 = abandon for 2-3 years, 3 = abandon for 10-15 years, 4 = abandon for more longer than 15 years. *Trophic statut* : 1 = oligotrophic, 2 = mesotrophic, 3 = eutrophic. *Landscape* : 1 = less cultivated, 2 = more cultivated.

Sections	Gestion	Trophie	Paysage	Richesse floristique
A1	1	1	1	24
A2	1	1	1	19
A3	2	3	1	18
A4	1	1	1	17
A5	1	1	1	17
A6	1	1	1	23
A7	4	2	1	26
A8	4	3	1	16
A9	4	3	1	15
A10	4	2	1	20
A11	4	3	1	16
A12	4	3	1	15
A13	4	3	1	22
A14	3	1	1	15
A15	3	1	1	11
A16	3	3	1	3
A17	3	3	1	7
B1	2	3	2	19
B2	2	3	2	13
B3	2	3	2	12
B4	2	3	2	14
B5	4	3	2	16
B6	3	3	2	12
B7	4	3	2	9
B8	3	3	2	9
B9	4	3	2	9
B10	3	3	2	9
B11	3	3	2	9
B12	3	3	2	12
B13	3	3	2	8
B14	4	3	2	7
B15	3	3	2	11
B16	3	3	2	12
B17	4	3	2	11
B18	3	3	2	11
B19	3	3	2	11
B20	3	3	2	10
B'1	1	3	2	18
B'2	1	3	2	21
B'3	1	3	2	15
B'4	3	3	2	5
B'5	1	3	2	9
B'6	3	3	2	20
B'7	1	3	2	19
B'8	1	3	2	12
B'9	1	3	2	21
B'10	1	3	2	18
B'11	1	3	2	23
B'12	2	3	2	13
B'13	1	3	2	17
B'14	1	3	2	11
B'15	1	3	2	17
B'16	1	3	2	8
B'17	1	3	2	15
B'18	1	3	2	12
B'19	1	3	2	14

L'Analyse Factorielle des Correspondances partielle (AFC v.i.) permet d'extraire la part explicative de la variance du tableau relevés-espèces des variables paysage, trophie et gestion. Un test de permutation, réalisé

sous le logiciel PRAXIS (progiciel de statistique et d'analyse de données en biologie, CNRS), permet de tester l'hypothèse d'une action significative de ces facteurs sur la structure des données.

## RÉSULTATS

### *Le peuplement de Rhopalocères dans les deux sites d'études*

La richesse spécifique (Tabl. III) est plus grande dans le site A (26 espèces contre 21 dans le site B, la différence est significative quand la moyenne est faite :  $9 \pm 3,35$  contre  $7 \pm 3,68$  avec ( $t = 4,06$ , d.f. = 16,  $p < 0,05$ )). En revanche les indices de diversité de Shannon et d'Équitabilité sont plus importants dans le site B (seule l'Équitabilité présente une différence significative ( $t = -2,42$ , d.f. = 16,  $p < 0,05$ )), indiquant un peuplement plus équilibré que celui du site A, déséquilibré par la très forte abondance de *Maniola jurtina* (1 664 individus, contre en moyenne une quinzaine pour le reste des espèces).

En complément à cette analyse, l'étude des corrélations (Tabl. IV) entre les différentes variables environnementales permet de faire ressortir que la richesse floristique est inversement corrélée à la gestion (la richesse floristique diminue avec l'augmentation du temps de déprise agricole) et à la trophie (la richesse floristique diminue le long du gradient oligotrophe-eutrophe), avec respectivement ( $p < 0,05$ ) et ( $p < 0,01$ ). La richesse spécifique de Papillons (S) est hautement corrélée à la richesse floristique ('Sflor') ( $p < 0,01$ ). De plus, la gestion est hautement corrélée ( $p < 0,01$ ) à la trophie (le degré de trophie croît avec l'augmentation du temps de déprise agricole). En système eutrophe, on assiste à une diminution de la richesse spécifique en Rhopalocères induite par la diminution de la diversité floristique (suite aux processus de compétition entre plantes). Enfin, la trophie est hautement corrélée au paysage ( $p < 0,01$ ); le site A est bien oligotrophe et le site B eutrophe.

Appréhender l'évolution de la biodiversité au travers d'un nombre d'espèces fait abstraction des changements de composition spécifique intervenant (ou non) au sein des peuplements. Les indices de similarité (0,69 pour celui de Sorensen et 0,52 pour celui de Squires) ainsi que le Tableau V, où figure la composition des peuplements dans les 2 sites (en terme d'espèces exclusives de A ou de B, ou communes aux 2 sites), permettent de tenir compte de ces changements. Sur les 31 espèces du peuplement des 2 sites, 10 sont exclusives de A, 5 de B (dont 3 font partie de la famille des Nymphalidae) et 16 sont communes aux 2 sites. La diminution de la richesse spécifique

Tabl. III. – Indices de richesse spécifique (S), de diversité de Shannon (H') et d'Équitabilité (E). Les indices sont calculés de 2 façons : (1) à partir des valeurs globales de chacun des sites et (2) à partir des valeurs de chacune des sections, dont la moyenne a ensuite été calculée.

*Index of species richness (S), Shannon diversity (H') and equitability (E). Index are evaluated (1) from global data of each site and (2) from data of each sections whose mean is then calculated.*

	Sites	S	H'	E
Indices calculés par sites	A	26	1,14	0,24
	B	21	2,82	0,65
Indices calculés par sections	A	9*3,35	1,07*0,92	0,36*0,31
	B	7*3,68	1,97*0,80	0,79*0,24

s'accompagne d'un changement de composition spécifique du peuplement de Rhopalocères lorsque l'on passe à un système plus eutrophe (s'accompagnant lui-même d'une diminution de la richesse floristique).

#### *Caractérisation des conséquences de l'eutrophisation de la végétation sur les peuplements de Rhopalocères*

La Classification Ascendante Hiérarchique du tableau relevés-espèces permet de classer les sections d'habitats des 2 sites d'études en fonction de la ressemblance de leur peuplement de Rhopalocères. La première partition de l'arbre issue de la classification sépare intégralement les sections du site A de celles du site B. Les 6 classes établies à partir de l'histogramme des indices croissants de niveau (Tabl. VI) coïncident assez bien à celles reconnues sur la base de relevés botaniques effectués, préliminairement à cette étude.

Les 3 classes (1, 3 et 4) caractérisées par la présence d'espèces nitrophiles (de milieu ouverts et fermés) appartiennent toutes au site B eutrophe (Tabl. VI). La classe 3 se démarque cependant par sa forte proportion d'espèces forestières (en

Tabl. IV. – Corrélations des variables environnementales (n = 37, \* : p < 0,05 et \*\* : p < 0,01).

*Correlations between environmental factors (n = 37, \* : p < 0,05 et \*\* : p < 0,01).*

	Gestion	Trophie	Sflor	S
Trophie	0.586**			
Sflor	-0.314*	-0.521**		
S	-0.372*	-0.364*	0.418**	
Paysage	0.187	0.594**	-0.533**	-0.273

liaison avec ses nombreuses sections boisées) qui sont, à l'exception de *Pararge aegeria*, toutes nitrophiles et font partie de la famille des Nymphalidae.

La classe 4 composée de sections d'aulnaie-frênaie eutrophe, ne présente que 4 espèces, en liaison avec une faible diversité de plantes à fleurs.

Les peuplements sont donc caractérisés par des espèces nitrophiles en contexte eutrophe suite à une banalisation de la flore.

Tabl. V. – Répartition des espèces entre les sites A et B.

*Species occurrence in the two sites A and B.*

Espèces exclusives du site A		Espèces exclusives du site B	Espèces présentes sur les sites A et B	
<i>Heteropterus morpheus</i>	<i>Ladoga camilla</i>	<i>Apatura iris</i>	<i>Aglais urticae</i>	<i>Inachis io</i>
<i>Cupido minimus</i>	<i>Carterocephalus palaemon</i>	<i>Araschnia levana</i>	<i>Anthocharis</i>	<i>Lycaena phleas</i>
<i>Argynnis paphia</i>		<i>Polygonia c-album</i>	<i>Aricia agestis</i>	<i>Maniola jurtina</i>
<i>Callophrys rubi</i>		<i>Vanessa atalanta</i>	<i>Celastrina argiolus</i>	<i>Melanargia galathea</i>
<i>Erynnis tages</i>		<i>Carcharodus alceae</i>	<i>Coenonympha</i>	<i>Pararge aegeria</i>
<i>Everes argiades</i>			<i>Cynthia cardui</i>	<i>Artogeia napi</i>
<i>Gonepteryx rhamni</i>			<i>Thymelicus lineatus</i>	<i>Artogeia rapae</i>
<i>Heodes tityrus</i>			<i>Ochlodes venatus</i>	<i>Polyommatus icarus</i>

Tabl. VI. – A, Répartition des sections des 2 sites dans les 6 classes, constituées après examen de l'histogramme issu de la CAH; B, description des classes selon les 8 espèces les plus caractéristiques, après calcul de l'indice de Verdrenne. Les espèces figurées en gras correspondent aux espèces nitrophiles (de milieux ouverts et forestiers).

A, Cluster of sections in the two sites into six classes from the HAC histogramm; B, description of section classes by means of the height more characteristic species according to the Verdrenne Index. Species in bold are meadow and forest eutrophic species.

A		
Classes	Sections	Milieux
0	A1 à A6	prés hygrophile acide oligotrophe
1	B1 à B4, B8, B16, B19, B20	prairies à caractère eutrophe et bourrelets alluviaux
2	A14, A15	prés tourbeux oligotrophe (lande humide)
2	A16, A17	glycériaie
3	B5, B6, B9 à B15, B17, B18	aulnaie-frênaie et mégaphorbiaie eutrophe
4	B7	aulnaie-frênaie eutrophe
5	A7 à A13	prairies adjacentes à des formations arborées
5	A2, A3	présence de quelques éléments ligneux, prés hygrophile acide en déprise depuis quelques années

B		
Classes	Milieux	Espèces
0	prés hygrophile acide oligotrophe	<i>Maniola jurtina</i> , <i>Hesperiidae</i> , <i>Polyommatus icarus</i> , <i>Coenonympha pamphilus</i> , <i>Melanargia galathea</i> , <i>Artogeia napi</i> , <i>Carterocephalus palaemon</i> , <i>Anthocharis</i> <i>cardamines</i>
1	prairies à caractère eutrophe et bourrelets alluviaux	<i>Maniola jurtina</i> , <i>Coenonympha pamphilus</i> , <i>Hesperiidae</i> , <b><i>Aglais urtica</i></b> , <b><i>Inachis</i></b> <b><i>io</i></b> , <i>Anthocharis cardamines</i> , <i>Artogeia napi</i> , <i>Vanessa atalanta</i>
2	prés tourbeux oligotrophe (lande humide) + glycériaie	<i>Maniola jurtina</i> , <i>Heteropterus morpheus</i> , <i>Gonepteryx rhamni</i> , <i>Hesperiidae</i> , <i>Melanargia galathea</i> , <i>Everes argiades</i> , <i>Artogeia napi</i> , <i>Carterocephalus</i> <i>palaemon</i>
3	aulnaie-frênaie et mégaphorbiaie eutrophe	<i>Pararge aegeria</i> , <i>Maniola jurtina</i> , <i>Artogeia napi</i> , <b><i>Vanessa atalanta</i></b> , <i>Anthocharis cardamines</i> , <b><i>Inachis io</i></b> , <b><i>Araschnia levana</i></b> , <b><i>Polygonia c-album</i></b>
4	aulnaie-frênaie eutrophe	<i>Anthocharis cardamines</i> , <b><i>Araschnia levana</i></b> , <i>Cynthia cardui</i> , <i>Pararge aegeria</i>
5	prairies adjacentes à des formations arborées et prés hygrophile acide en déprise depuis quelques années	<i>Maniola jurtina</i> , <i>Hesperiidae</i> , <i>Gonepteryx rhamni</i> , <i>Carterocephalus palaemon</i> , <i>Artogeia napi</i> , <i>Melanargia galathea</i> , <i>Argynnis paphia</i> , <i>Anthocharis</i> <i>cardamines</i>

### Importance dans la structuration des données des facteurs environnementaux

Il ressort de l'AFC v.i. (Tabl. VII) que les facteurs paysage, trophie et gestion expliquent une part hautement significative (probabilité de dépassement de la distribution de permutation faible ( $p < 0.001$ )) de la variance du tableau relevés-espèces. Ce résultat confirme le rôle des facteurs

trophie et gestion dont nous avons noté les corrélations avec la richesse spécifique en Rhopalocères (Tabl. IV). De plus, l'analyse met en évidence l'importance de la variable paysage dans l'explication des peuplements de Rhopalocères dans les zones humides de fonds de vallées étudiées. Cette variable contribue en effet pour la moitié de la variance totale expliquée.



Tabl. VII. – Détermination de la part de variance expliquée par chacun des facteurs environnementaux (paysage, trophie et gestion) par la réalisation d'AFC v.i. et test de significativité (réalisé par une procédure de permutation). *Part of the variance explicated by each environmental factor (landscape, trophic statut and management from the AFC v.i. analysis and significance test (permutation test).*

Facteurs environnementaux	% de variance expliquée	Probabilité de déplacement
Paysage	20.11	P < 0.001
Trophie	14.36	P < 0.001
Gestion	8.20	P < 0.001

### Comparaison des peuplements des zones humides de fonds de vallées avec ceux de la matrice agricole environnante

Les sections du site A sont numérotées de A1 à A17, celles du site B de B1 à B20 et celles du site B' de B'1 à B'19 (Annexe I).

Trois classes (0, 4 et 2) (Fig. 1) séparent le site A des 2 autres sites. Quatre sections de A se rapprochent néanmoins de celles de B et B'. Il s'agit des sections A2 (en déprise depuis environ 2 ans), A3 (en déprise depuis environ 3-4 ans et à caractère plus eutrophe que les autres sections prairiales de A) et A7, A11 (bourrelets alluviaux à caractère eutrophe adjacents à des formations arborées). La classe 1, correspondant à un mélange assez homogène de sections des sites B et B', indique que leurs peuplements sont proches.

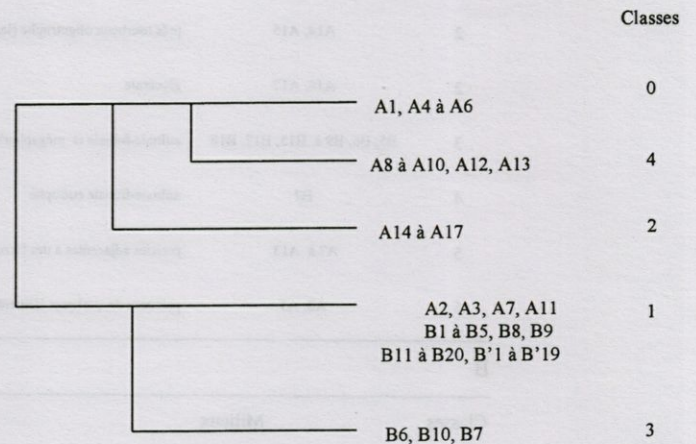


Fig. 1. – Classification Ascendante Hiérarchique du tableau relevés-espèces des 3 sites A, B et B'. *Hierarchic Ascendant Classification of the species table of A, B and B' sites.*

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Ce travail mené en parallèle sur deux zones de fonds de vallées d'Ille-et-Vilaine a permis de vérifier pour les Papillons Rhopalocères, l'hypothèse principale d'une perte de biodiversité suite aux processus d'eutrophisation. L'augmentation du caractère trophique de la végétation peut se réaliser de façon naturelle (sans apports provenant de la fertilisation des terres) au cours du processus de successions végétales, par accumulation de matière organique. Les sections de mégaphorbiaie et d'aulnaie-frênaie eutrophes du site B, dans un certain contexte d'hydromorphie correspondent à une telle évolution des milieux. Les communautés à Ortie (se développant sur des milieux mieux drainés), peuvent de la même façon se former sur des sols devenus naturellement riches. Cependant, l'existence d'une végétation nitrophile (non exclusive des précédentes) largement répandue en milieu ouvert, tend à révéler l'important effet dans la mise en place de ce type de communauté, de l'enrichissement en nutriments en liaison avec les activités humaines. La quantité de nutriments libérée par le recyclage de la matière organique produite en milieu prairial n'est pas suffisante

pour induire une végétation aussi rudéralisée. Ce phénomène naturel d'eutrophisation est donc aujourd'hui amplifié par les activités humaines et l'enrichissement du sol et des eaux de surface qu'elles entraînent. Ces communautés nitrophiles autrefois confinées dans nos paysages, y sont à présent très répandues (Wilson 1994, McAdam & Bell 1994) et envahissent certains milieux des zones humides (bourrelets alluviaux, marges en contact avec les cultures...).

Une formation végétale à caractère eutrophe (indépendamment des facteurs qui l'ont induit), présente une végétation assez peu diversifiée. Les espèces végétales plus compétitives l'emportent et appauvrissent la communauté. Cette diminution de la richesse floristique (qui se traduit par une diminution des sources de nectar et de plantes hôtes) semble être le principal facteur explicatif d'un peuplement de Rhopalocères moins diversifié que celui des formations prairiales à caractère plus oligotrophe, plus diversifiées sur le plan floristique. Cette relation entre la richesse floristique et la diversité des peuplements de Rhopalocères a déjà été soulignée dans plusieurs travaux (Erhardt 1985, 1989, Dennis 1992, Feber & Smith 1995).

La biodiversité ne se résume pas à ce seul groupe zoologique, et l'étude d'autres groupes aurait pu conduire à des résultats différents. Burel *et al.* (1998) ont en effet montré au travers d'une étude examinant l'évolution de la biodiversité le long d'un gradient d'intensité agricole (accroissement de la taille du parcellaire, diminution de la surface en prairies permanentes et régression du linéaire de haies), que celle-ci peut évoluer différemment selon les groupes zoologiques et botaniques considérés. Ces mêmes auteurs soulignent qu'une simple mesure de la biodiversité au travers des indices classiques de diversité biologique (richesse spécifique, indices de Shannon et d'Équité) n'est pas suffisante, car elle n'apprécie pas les changements de composition spécifique pouvant survenir au sein des peuplements. C'est pourquoi nous nous sommes davantage attachés à étudier ces différences de peuplements en terme de changements dans la composition spécifique qu'en terme d'indices de diversité.

Le passage à une situation eutrophe se traduit dans nos sites d'étude par la présence accrue de Nymphalidae (en particulier de Vanesses) et par la diminution des Lycaenidae et des Hesperidae. Pour comprendre ces différences de peuplements dans les deux situations (différentes sur les plans paysagers et de la composition floristique), nous nous référons aux échelles régionales (biogéographie) et paysagères (site d'étude), en liaison avec certaines caractéristiques générales des familles.

Pour les familles des Pieridae, Lycaenidae, Hesperidae et Satyridae, les zones de plus grande richesse spécifique (Dennis *et al.* 1995) se situent dans le sud de l'Europe et l'Afrique du Nord (selon les familles). Pour les Lycaenidae et les Satyridae au moins, il a été montré que ces zones à forte richesse spécifique correspondent à des zones refuges durant les polyglaciations du pléistocène (Dennis *et al.* 1991) suite à des phénomènes de spéciation. Plus on s'éloigne de ces régions et plus la richesse spécifique de ces familles diminue, principalement pour des raisons climatiques, de capacité de dispersion et d'affinités biogéographiques de leurs ressources. En revanche, les Nymphalidae présentent une richesse spécifique plus importante dans le nord de l'Europe, non pas du fait que cette région corresponde à un foyer d'endémisme (où le taux de spéciation serait important), mais du fait d'une bonne capacité de dispersion qui leur a permis d'atteindre ces régions. Cette capacité de dispersion est en partie liée à une bonne aptitude au vol (composante intrinsèque). A l'échelle du paysage, cette bonne aptitude au vol, se combine avec les facteurs environnementaux (composante extrinsèque : localisation spatiale des ressources, éléments paysagers (Forman 1995)). Cette évolution spatiale des ressources, en relation avec la vocation agricole de nos paysages, est pour les Nymphali-

dae très favorable et explique leur forte présence dans les paysages agricoles (Dover 1994, Feber & Smith 1995), mais l'est beaucoup moins pour les autres familles.

Le paysage est en effet une composante importante pour expliquer la forte présence des Nymphalidae dans les zones eutrophes et l'absence ou la faible représentation d'autres familles. Deux paramètres explicatifs ont été retenus :

— l'influence de l'occupation du sol des bassins versants sur la végétation : le site B enclavé dans la matrice agricole présente au niveau de ses marges, en contact avec le milieu agricole, une végétation très nitrophile composée en grande partie d'orties. Le site A quant à lui, presque entièrement ceinturé par un complexe de forêt, de landes, de prairies pâturées et de fauches, entre peu en contact avec des cultures et présente donc aux marges de la zone humide, une végétation moins rudéralisée ;

— le rôle de la structure spatiale sur la perméabilité plus ou moins grande à la dispersion des Rhopalocères. Les Lycaenidae, à la faible capacité de dispersion et aux exigences écologiques ne correspondant pas à celles offertes par la matrice agricole (Dover, 1994) sont influencés négativement (leur dispersion à travers le paysage agricole est faible). A l'inverse, les Nymphalidae (en particulier les Vanesses), bons voiliers et capables d'utiliser la végétation des bords de champs (Dover 1994), pourront coloniser la végétation des zones humides encaissées dans la matrice agricole.

La résultante de ces facteurs (un paysage agricole possédant une végétation d'adventices nitrophiles, une rudéralisation de certains milieux des zones humides et la bonne capacité de dispersion des Nymphalidae dans un tel contexte), est l'uniformisation des peuplements de la matrice agricole avec ceux des zones humides présentant une végétation à caractère eutrophe. Il s'ensuit qu'en terme d'échanges avec le bassin versant, les flux d'individus en systèmes oligotrophes s'effectuent principalement longitudinalement à ces zones (avec peu d'échanges avec le bassin versant présentant une végétation beaucoup plus nitrophile), alors qu'en situation eutrophe, les échanges avec le bassin versant sont nombreux.

REMERCIEMENTS. — Ce travail s'intègre dans le projet pluridisciplinaire TY-PHON (typologie fonctionnelle des zones humides de fonds de vallées en vue de la régulation de la pollution diffuse), dans le cadre du programme national de recherches sur les zones humides (PNRZ). Nous tenons à remercier J. Lhonoré pour l'aide dont il nous a gratifié tant pour le travail de terrain que pour celui de relecture du manuscrit ainsi que B. Clément pour son aide dans la détermination des associations végétales.

## RÉFÉRENCES

- Bournerias M 1984. Guide des groupements végétaux de la région parisienne. 3<sup>e</sup> éd., Masson.
- Braun-Blanquet J 1965. Plant sociology. The study of plant communities. Hafner Publishing Company, New York London.
- Burel F, Baudry J, Butet A, Clergeau P, Delette Y, Le Cœur D, Dubs F, Morvan N, Paillat G, Petit S, Thenail C, Brunel E, Lefeuvre JC 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19 (1) : 47-60.
- Clement B, Maltby E 1996. Quelques facteurs de la biodiversité végétale dans les prairies humides des corridors fluviaux. *Acta bot Gallica* 143 : 309-316.
- De Foucault B 1984. Systématique, structuralisme et systématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse d'Etat, Tome 1, Université de Rouen.
- Dennis RLH 1992. The ecology of butterflies in Britain. Oxford Science publications.
- Dennis RLH, Williams WR, Shreeve TG 1991. A multivariate approach to the determination of faunal structures among an European butterfly species (Lepidoptera : Rhopalocera). *Zool J Linn Soc Lond* 101 : 1-49.
- Dennis RLH, Shreeve TG, Williams WR 1995. Taxonomic differentiation in species richness gradients among European butterflies (Papilionidae, Hesperidae) : contribution of macroevolutionary dynamics. *Ecography* 18 : 27-40.
- Dover JW 1989. A method for recording and transcribing observations of butterfly behaviour. *Entomologist's Gaz* 40 : 283-291.
- Dover JW 1994. Arable field margins : factors affecting butterfly distribution and abundance. In BCPC Monograph, 58 : Field margins : integrating agriculture and conservation : 59-66.
- Erhardt A 1985. Day-active Lepidoptera : sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *J Appl Ecol* 22 : 841-861.
- Erhardt A 1989. Impact of grassland management on diurnal Lepidoptera in the swiss central Alps. In Future of butterflies in Europe : strategies for survival. Edited by T Pavlicek-van Beek, AH Ovaas and JG van der Made, Agricult Univ Wageningen : 146-155
- Erhardt A, Thomas CD 1991. Lepidoptera as indicators of changes in the semi-natural grasslands of Lowland and Upland Europe. In The conservation of insects and their habitats. 15th symposium of the Royal Entomological Society of London, 14-15 sept. 1989. Edited by NM Collins and JA Thomas, Academic press : 217-236.
- Feber RE, Smith H 1995. Butterfly conservation in the landscape. In BCPC Monograph, 58 : Field margins : integrating agriculture and conservation : 31-40.
- Forman RTT 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecol* 10 : 133-142.
- Gates MR 1995. Butterfly conservation within the management of grassland habitats. In Ecology and Conservation of Butterflies. Edited by AS Pullin. Chapman Hall : 98-112.
- Gounot M 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson.
- Higgins LG, Hargraeves B, Lhonoré J 1991. Guide complet des papillons d'Europe et d'Afrique du Nord, Delachaux et Niestlé.
- Johnston CA 1991. Sediment and nutrient retention in freshwater wetlands : effects on surface quality. *Crit Rev Environ Contr* 21 : 491-565.
- Knowles R 1981. Denitrification. *Ecol Bull* 33 : 315-329.
- Legendre L, Legendre P 1984. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. 2<sup>e</sup> éd., Masson et presses de l'Université du Québec.
- McAdam JH, Bell AC, Henry T 1994. Field margin flora and fauna changes in response to grassland management practices. In BCPC Monograph, 58 : Field margins : integrating agriculture and conservation : 153-160.
- Paillisson JM 1995. Biodiversité et paysages ruraux : le cas des Rhopalocères. Mémoire DEA, Univ. Rennes I.
- Pinay G, Decamps H 1988. The role of riparian river woods in regulating nitrogen fluxes between the alluvial aquifer and surface water : a conceptual model. *Regulated Rivers* 2 : 507-516.
- Pinay G, Roques L, Fabre A 1993. Spatial and temporal patterns of denitrification in a river riparian forest. *J Appl Ecol* 30 : 581-591.
- Pollard E 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol Conserv* 12 : 115-134.
- Pollard E, Yates TJ 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation. Chapman & Hall.
- Pollard E, Eversham BC 1995. Butterfly monitoring 2 - interpreting the changes. In Ecology and Conservation of Butterflies. Edited by AS Pullin, Chapman & Hall : 23-36.
- Squires VR 1982. Dietary overlap between sheep, cattle and goats when grazing in common. *J Range Manage* 35 : 116-119.
- Thenail C 1996. Exploitation agricoles et territoire(s) : contribution à la structuration de la mosaïque paysagère. Thèse 3<sup>e</sup> cycle Univ. Rennes I.
- Tolman T, Lewington R 1997. Butterflies of Britain and Europe. Collins Field.
- Verdrenne G 1982. L'analyse multivariée et la mise en évidence d'indicateurs biologiques. Application à l'étage méditerranéen de la Provence calcaire. Thèse 3<sup>e</sup> cycle Univ. Aix-Marseille III.
- Wilson PJ 1994. Botanical diversity in arable field margins. In BCPC Monograph, 58 : Field margins integrating agriculture and conservation : 75-83.

Reçu le 21 juillet 1998 ; received July, 21 1998  
 Accepté le 3 mars 1999 ; accepted March, 3 1999