



HAL
open science

Contribution à l'évaluation écologique des milieux humides à l'aide d'un bioindicateur basé sur les Lépidoptères

Jérémy Lebrun

► **To cite this version:**

Jérémy Lebrun. Contribution à l'évaluation écologique des milieux humides à l'aide d'un bioindicateur basé sur les Lépidoptères. Biodiversité et Écologie. 2023. hal-04404474

HAL Id: hal-04404474

<https://ephe.hal.science/hal-04404474v1>

Submitted on 15 Jul 2024

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.



École Pratique
des Hautes Études



MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES - PSL
Sciences de la vie et de la terre

MÉMOIRE

Présenté par
Jérémy LEBRUN

Pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études - PSL

**Contribution à l'évaluation écologique des milieux humides à l'aide d'un
bioindicateur basé sur les Lépidoptères : étude des relations entre les
pressions anthropiques et les communautés d'hétérocères dans le nord
de la France**

Soutenu le 15 décembre 2023 devant le jury suivant :

Claudie DOUMS - **Présidente**

Luc BARBARO - **Rapporteur**

Yoan FOURCADE – **Examineur**

Thomas MERCKX– **Tuteur scientifique**

Jean-Yves BARNAGAUD – **Tuteur pédagogique**

Mémoire préparé sous la direction de :

Thomas MERCKX

Biology Department, Vrije Universiteit Brussel, Pleinlaan 2, 1050 Bruxelles, Belgique

Directeur : LEYNS LUC

Et de

Jean-Yves BARNAGAUD

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175 CEFE), Département d'Écologie
Évolutive et Comportementale, équipe d'Écologie comportementale.

Directrice : NAVAS Marie-Laure

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu l'ensemble des membres du jury pour le temps accordé à l'évaluation de mon travail.

Je tiens ensuite à remercier Jean-Yves Barnagaud et Thomas Merckx pour avoir accepté de m'encadrer au cours de ces six années. Ce fut un grand enrichissement pour moi que d'échanger avec vous et de suivre vos conseils avisés, tant sur le plan des connaissances que sur le plan de la réflexion sur l'écologie scientifique et sa pratique. Vous m'avez en outre permis de prendre du recul sur mon travail et ma vision de naturaliste-écologue sur les communautés d'espèces et ce, bien au-delà du seul cas des papillons de nuit.

Merci à Aurélien Besnard, rencontré à l'occasion d'un cycle de formation ATEN aux méthodologies de suivi de la faune et avec qui a émergé l'idée d'entreprendre la préparation du diplôme. Merci à lui pour sa disponibilité et ses remarques encourageantes formulées à l'occasion des échanges que nous avons entretenus depuis sur divers projets et qui m'ont incitées à franchir le pas de l'inscription à l'EPHE.

Je remercie ensuite énormément mes collègues au Conservatoire d'espaces naturels de Picardie (CEN), devenu depuis le CEN Hauts-de-France à commencer par Emmanuel Das Graças grâce à qui tout a commencé. Grand merci à lui pour m'avoir fait confiance et avoir lancé la dynamique avec les agences de l'Eau et les partenaires qu'il a su convaincre. Merci également à Marie Héraude et Gratien Testud qui m'ont fourni une aide précieuse et permis des gains de temps considérables pour exploiter la base de données du CEN et réaliser les différents traitements géomatiques. Les contributions des collègues impliqués dans les suivis de terrain ont également été appréciables : Damien Top, Gaétan Rey, Quentin Marescaux, Thibaut Gérard, David Adam, Guillaume Meire, Thomas Cheyrezy, Nicolas Caron – merci à vous. Merci également à Francis Meunier et Christelle Oncle qui ont facilité la réalisation du diplôme dans de bonnes conditions de formation continue tout au long de ces années ainsi que, plus récemment, Frank Nivoix et Virginie Yver (CEN Normandie) pour les mêmes raisons.

Je remercie aussi le personnel administratif de l'École Pratique des Hautes Études qui a toujours su faire preuve d'une grande écoute et trouver les solutions aux problèmes posés par les évolutions de mes situations personnelles et professionnelles pour suivre la formation. Merci donc à Nathalie Person, Hawa N'Diaye, Sophie Boussard et Youssef Darrab. Je remercie également tous les enseignants-chercheurs rencontrés dans les modules pour la qualité de leur enseignement.

Une part non négligeable des données provenant des quatre coins de la Picardie, de l'Artois, des franges orientales de la Normandie ou encore du nord de la région parisienne n'auraient pas pu être obtenues sans l'implication, souvent bénévole, des personnes et des structures suivantes : Sébastien Maillier, Dominique Cagniard, Denis Boys, Xavier Lethève (Picardie Nature), Jérôme Barbut (Entomofauna), Carole Dérozier, Céline Pagot, Martin Fournal (Association des Entomologistes de Picardie), Emmanuel Macé (CEN Normandie), Bruno Derolez (Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement Chaîne des Terrils), Guénael

Hallard (CPIE pays de l'Aisne), Christelle Dutilleul (Maison de l'Estuaire), Joanne Anglade-Garnier (Syndicat Mixte d'Aménagement et de Gestion des Etangs et Rigoles), Jacques Van Alphen. Merci également à Xavier Houard et Alexis Borges de l'OPIE (Office pour les Insectes et leur Environnement) pour les collaborations fructueuses qui ont permis l'émergence du projet lauréat de l'appel à projet 2017 de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie et qui a contribué largement à compléter qualitativement et quantitativement le plan d'échantillonnage initial. Ce projet a bénéficié des contributions bénévoles de Philippe Mothiron et de Benjamin Fougères que je remercie également.

Jean-Christophe Hauguel, Alexis Desse (CBN de Bailleul), Thierry Fernez et Maxence Gévaudan (CBN du Bassin parisien) m'ont également facilité la tâche en traitant efficacement mes demandes d'extractions de données floristiques. Qu'ils en soient remerciés également.

Et pour terminer, MERCI et FELICITATIONS à Mona, Clémentine et Aurélie qui, au cours de ces dernières années (pour ne pas dire toute leur vie durant pour les deux premières !), ont dû composer avec ce projet qui semblait sans fin et qui a beaucoup occupé mon esprit et mon temps.

Table des matières

1 Introduction et problématique générale.....	1
1.1 Évaluer les milieux humides et leur biodiversité.....	1
1.1.1 Cadre et enjeux de l'évaluation environnementale des milieux humides	1
1.1.2 Les insectes phytophages : angles morts des systèmes d'évaluation	3
1.1.3 Les lépidoptères hétérocères comme bioindicateurs	3
1.2 Mesurer une biodiversité multifacette	5
1.2.1 Diversité taxonomique.....	5
1.2.2 Composition des communautés	6
1.2.3 Biodiversité fonctionnelle	7
1.3 Objectifs et questions du mémoire	9
1.3.1 Objectif opérationnel associé à l'étude	9
1.3.2 Questions de recherche	10
2 Matériels et méthodes	12
2.1 Zone d'étude.....	12
2.2 Couverture taxonomique de l'étude	13
2.3 Stratégie d'échantillonnage.....	15
2.3.1 Plan d'échantillonnage	15
2.3.2 Acquisition des données de terrain	18
2.4 Préparation des données.....	19
2.4.1 Constitution d'un référentiel de traits.....	19
2.4.1 Constitution du jeu de données de pressions	22
2.5 Analyse des données	24
2.5.1 Analyse des relations communautés-traits-pressions.....	24
2.5.2 Effet des pressions sur les traits de spécialisation.....	26
3 Résultats.....	27
3.1 Description des relations communautés-traits-pressions.....	27
3.2 Effet des pressions sur la spécialisation	31
4 Discussion et perspectives.....	33
4.1 Discussion écologique	33
4.2 Discussion méthodologique	40
4.3 Perspectives.....	45
5 Conclusion	49

Liste des figures

Figure 1 – Processus d'anthropisation d'un écosystème humide sous l'effet du drainage.....	2
Figure 2 – Concept de trait fonctionnel selon Violle <i>et al.</i> (2007)	7
Figure 3 – Etapes d'élaboration d'Indicateurs biologiques	10
Figure 4 – Zone d'étude avec localisation des bassins hydrographiques.....	12
Figure 5 – Milieux humides représentatifs des bassins Seine-Normandie et Artois-Picardie	13
Figure 6 – Quelques espèces de macrohétérocères de zones humides	14
Figure 7 – Roselières et boisements humides inclus dans une zone humide maraichère et en contexte péri-urbain.....	15
Figure 8 – Gradient de pressions mixte agricoles-artificialisation défini pour l'échantillonnage.....	16
Figure 9 – Continuum de conditions écologiques échantillonnées	17

Figure 10 – Approche conceptuelle PEEW.....	17
Figure 11 – Piège lumineux utilisé au cours de l'étude.....	18
Figure 12 – Cercle des corrélations de l'ACP sur les données brutes de pressions mesurées sous QGIS pour les aires circulaires de 500 mètres, 800 mètres et 1100 mètres.....	22
Figure 13 – Principe de l'analyse de co-inertie RLQ.....	25
Figure 14 – Représentation du plan 1-2 de l'analyse RLQ.....	28
Figure 15 – Résultats de l'analyse fourthcorner.....	29
Figure 16 – Résultats de l'analyse RLQ et fourth corner.....	30
Figure 17 – Illustrations de zones humides fortement anthropisées.....	33
Figure 18 – Taux de survie des chenilles de trois espèces graminivores dont <i>Rivula sericealis</i>	38
Figure 19 – Comparaison entre les postes d'occupation du sol au 1 : 50 000 de la couche des zones à dominantes humides de l'agence de l'Eau Artois-Picardie et l'orthophotographie à 20 cm.....	41
Figure 20 - Assemblage des communautés en relation avec les facteurs locaux et régionaux à l'échelle d'un bassin versant.....	44
Figure 21 – Traits de vie de la guildes des végétations héliophytiques.....	46
Figure 22 – Principe général dévaluation de l'intégrité biotique du peuplement d'hétérocères utilisé pour l'indicateur ISH.....	47

Liste des tableaux

Tableau 1 – Typologie des traits fonctionnels selon Moretti <i>et al.</i> (2017).....	8
Tableau 2 – Liste des traits fonctionnels renseignés et de leurs attributs.....	20
Tableau 3 – Présentation et justification des sept traits retenus pour les analyses.....	21
Tableau 4 – Description et justification des sept variables de pression utilisées dans les analyses.....	23
Tableau 5 – Résultats des modèles de régression binomial négatif : liens entre la richesse spécifique des espèces spécialistes et généralistes (selon la niche trophique et selon la niche hydrique) et les variables de pressions.....	31
Tableau 6 – Résultats des modèles de régression binomial négatif : liens entre la richesse spécifique des espèces spécialistes et généralistes (selon la niche trophique combinée avec la niche hydrique) et les variables de pressions.....	32

Liste des annexes

- Annexe 1** Liste des espèces observées au cours de l'étude avec précision des traits trophiques et de des classes de préférences hydriques
- Annexe 2** Liste et localisation des sites et des bassins-versants élémentaires
- Annexe 3** Dendrogramme de classification hiérarchique des groupes fonctionnels à partir de l'Analyse en Coordonnées Principales des traits de vie des 151 espèces de macro-hétérocères de zones humides
- Annexe 4** Dendrogramme de classification hiérarchique des guildes trophiques à partir de l'Analyse en Coordonnées Principales des traits d'habitats et de plantes-hôtes des 151 espèces de macro-hétérocères de zones humides
- Annexe 5** Fiche-protocole du projet BIMH-BAP

Liste des abréviations

BIMH-BAP	Boîte d'Indicateurs sur Milieux Humides du Bassin Artois-Picardie
BACI	Before/After-Control/Impact
BARI	Before/After-Reference/Impact
CEN	Conservatoire d'espaces naturels
DCE	Directive Cadre sur l'Eau
DPSIR	Forces motrices (Drivers) – pressions – état (State) – Impacts – Réactions
EEE	Espèce Exotique Envahissante
EFESE	Evaluation Française des Services Ecosystémiques
EUNIS	European Nature Information System
IFT	Indicateur de Fréquence de Traitement
ISH	Indice mixte d'Intégrité et de Sténoécie du peuplement d'Hétérocères hygrophiles
OCDE	Organisation de Coopération et de Développement Economiques
PEEW	Potential, Existing, and Efficient Wetland
PSR	Pressions-Etat-Réponses
RPG	Registre Parcellaire Graphique
ZDH	Zone à Dominante Humide

1 INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE GENERALE

1.1 Évaluer les milieux humides et leur biodiversité

1.1.1 Cadre et enjeux de l'évaluation environnementale des milieux humides

Les milieux humides couvrent près de 12,1 millions de km² de la surface terrestre (Gardner & Finlayson, 2018) et près de 130 000 km² en France métropolitaine (Devaux & Helier, 2018). Ils comptent parmi les écosystèmes les plus productifs sur le plan biologique et sont impliqués dans des processus écosystémiques importants pour le fonctionnement de la biosphère. Ils jouent un rôle de premier plan dans le cycle de l'eau : ils la reçoivent, la stockent et la restituent au fil du temps.

À ces fonctions et processus naturels sont associés des biens et des services dits « écosystémiques » qui traduisent les bénéfices que les êtres humains tirent du fonctionnement des écosystèmes. Dans le cas des milieux humides, il est considéré que ces services sont bien supérieurs à ceux des écosystèmes terrestres (de Groot *et al.* 2012). Ils procurent en effet des denrées alimentaires indispensables (biens), contribuent à la régulation du climat, de la qualité de l'eau et des régimes hydrologiques (services de régulation), et revêtent souvent une grande importance sur les plans culturel et spirituel (services culturels). L'approche par services écosystémiques donne une valeur utilitaire aux milieux humides et souligne l'importance de conserver les services qu'ils rendent en particulier dans le contexte actuel de changement climatique¹.

La biodiversité, parfois considérée comme un service « de soutien »², est généralement associée à une valeur intrinsèque³ plutôt qu'à une valeur utilitaire selon les travaux de l'EFESE (Évaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques - Théron coord., 2017). Pouvant à la fois être vue comme un déterminant biophysique du niveau de service écosystémique et un élément de patrimoine naturel (Maitre d'Hôtel & Pelegrin, 2012), la biodiversité occupe une place centrale dans le débat sur la conservation de la nature.

Les milieux humides sont le support d'une biodiversité à différents niveaux : une grande diversité de communautés vivantes formant des mosaïques d'habitats contrastés (niveau écosystémique), un nombre élevé d'espèces (plus d'un tiers des espèces de France métropolitaine) spécialisées aux zones d'interface terre/eau (niveau spécifique), et une diversité intraspécifique, exprimée sous la forme d'écotypes voire de sous-espèces hygrophiles (niveau génétique).

La tendance générale d'évolution des surfaces de zones humides est à la baisse. Entre 1970 et 2015, les zones humides auraient régressé de près de 35% à travers le monde, une partie des

¹ Elle est à la base des recommandations du récent rapport de la mission parlementaire pour la préservation des zones humides de France (Tuffnell & Bignon, 2019).

² Ou « d'appui » *c.-à-d.* nécessaire à la production des biens et des autres services (régulation et culturels).

³ Valeur de la biodiversité en elle-même et pour elle-même, sans considération de son éventuelle utilité (Maitre d'Hôtel & Pelegrin, 2012)

zones restantes (12%) étant des zones humides artificielles (Darrah *et al.*, 2019). En Europe de l'ouest, l'anthropisation des milieux humides et leur conversion en terres arables ou habitables sont engagées depuis l'antiquité (Grootjans & Van Diggelen, 1995 ; Lespez, 2012 ; Antoine *et al.*, 2015). Les pressions actuelles prennent donc place dans des espaces déjà fortement modifiés par l'homme (Figure 1). En France, une perte de 50 % des surfaces de zones humides est avancé sur la période 1960-1990 (Devaux & Helier, 2018) et la dernière évaluation nationale des sites humides emblématiques, couvrant la période 2010-2020, révèle que 41 % des sites évalués en métropole et dans les Outre-mer ont vu leur état se dégrader (Sédillot *et al.*, 2020). Ces évolutions traduisent une baisse globale du niveau de service rendu par les milieux humides et un appauvrissement de leur biodiversité. En réponse à cette dégradation généralisée, des initiatives internationales (*p. ex.* Wetland international, convention de RAMSAR) et nationales sont lancées et visent à stopper la perte de zones humides à travers leur utilisation rationnelle. En France, depuis la Loi sur l'Eau de 1992, les actions menées en ce sens par différents acteurs (Etat, collectivités, associations) sont cadrées par des plans d'actions dont le 4^{ème} du genre est en cours de mise en œuvre pour la période 2022-2026.

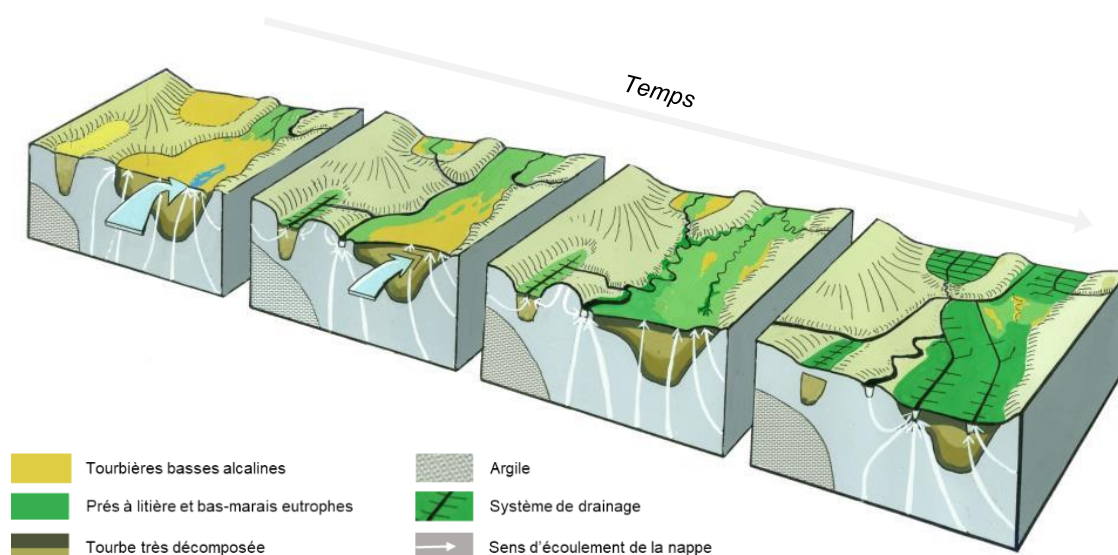


Figure 1 – Processus d'anthropisation historique d'un écosystème humide typique du nord-ouest de l'Europe (tourbière basse alcaline phréatogène) sous l'effet du drainage. De gauche à droite, modifications hydrologiques, hydrogéologiques et changement d'habitats associés entre la période médiévale et la première moitié du XX^e siècle (d'après Grootjans & Van Diggelen, 1995).

L'évaluation des dynamiques de biodiversité et de l'état de ses composantes (diversité écosystémique, spécifique et génétique) font partie intégrante des politiques de protection et de gestion durable des milieux humides car elle permet de s'assurer de l'efficacité des mesures engagées. Même en l'absence d'actions spécifiques, la surveillance de la biodiversité reste indispensable pour évaluer ses tendances et pour l'aide à la décision. Ces évaluations reposent sur l'utilisation d'indicateurs, variables synthétiques élaborées d'après un ou plusieurs descripteurs mesurés pour décrire l'évolution d'une composante du système. Elles peuvent

être réalisées à plusieurs échelles et répondre à des questions évaluatives spécifiques : à l'échelle locale (*p. ex.* une aire protégée) et sur des pas de temps courts (5 à 10 ans) les gestionnaires d'espaces naturels les utilisent pour évaluer l'impact des projets de restauration d'écosystèmes (*p. ex.* les indicateurs d'évaluation des plans de gestion) tandis qu'à une échelle territoriale et administrative, les décideurs s'appuient sur des indicateurs pour évaluer l'efficacité à plus long terme des politiques publiques en faveur de l'environnement (*p. ex.* la ressource en eau). A l'échelle globale, des démarches sont également en cours pour développer des indicateurs d'impact des activités humaines sur la biodiversité et leurs méthodologies d'évaluation (Delavaud *et al.*, 2021). Dans cette étude, nous nous intéressons aux approches d'évaluation de portée locale et axées sur la restauration et la gestion d'écosystèmes.

1.1.2 Les insectes phytophages : angles morts des systèmes d'évaluation

Les indicateurs utilisés pour suivre les milieux humides non aquatiques se sont longtemps limités à l'avifaune et à la végétation (Kannia, 2008). Bien que les indicateurs et les méthodes associées se diversifient progressivement (Collectif RhoMéO, 2014 ; Duriez, 2014), ils restent essentiellement basés sur les producteurs primaires ou sur des consommateurs secondaires inféodés aux milieux aquatiques : amphibiens et odonates par exemple. Les insectes phytophages et le processus d'herbivorie auquel ils participent largement (Yang & Gratton, 2014) constituent donc un maillon méconnu et sous-utilisé pour l'évaluation écologique des milieux humides. Pourtant, détecter les effets des pressions à ce niveau des réseaux trophiques présente un réel intérêt étant donné que ces insectes contribuent à des fonctions essentielles comme la pollinisation, l'accomplissement des cycles de la matière organique (transformation de biomasse), des cycles biogéochimiques dans les sols (azote, phosphore) ou encore la modulation de la capacité de séquestration du carbone par les plantes (Maguire *et al.*, 2015 ; New, 2023).

Ainsi, les Lépidoptères macro-hétérocères (ci-après dénommés « hétérocères ») apparaissent-ils comme de bons candidats pour compléter le panel d'indicateurs existants, d'autant plus qu'ils présentent un potentiel avéré en la matière (Merckx *et al.*, 2013). Ils sont globalement bien connus à l'échelle ouest européenne (New, 2014 ; Wagner *et al.*, 2021) et particulièrement dans le nord de la France où une dynamique active d'étude a été initiée dans les 1950-1960. En outre, les hétérocères montrent une richesse spécifique importante, supérieure à celles de nombreux autres groupes dont les papillons diurnes (Lebrun, 2015) et sont mis en avant pour leur plus-value en matière d'évaluation de la qualité des milieux humides et des milieux forestiers (Houard & Bouget, 2015).

1.1.3 Les lépidoptères hétérocères comme bioindicateurs

La typologie établie par McGeoch (1998) précise le champ d'application des indicateurs biologiques invertébrés et distingue trois catégories : i) les indicateurs *environnementaux* (= biomarqueurs), basés sur des taxons ou groupes fonctionnels reflétant l'état de l'environnement physique ou chimique en réponse à un stress environnemental (*p. ex.* pollution des eaux), ii) les indicateurs *écologiques* traduisant des changements de

l'environnement sur la faune et la flore (*p. ex.* effets de la fragmentation des habitats ou des changements climatiques) et iii) les indicateurs *de biodiversité* qui reflètent un certain niveau de diversité taxonomique dans un milieu ou une région donnés et trouvent une application dans l'évaluation des zones prioritaires à la conservation (McGeoch, 1998). Généralement, ces indicateurs sont des indicateurs « d'état » mis en relation avec d'autres indicateurs (« impacts », « pressions », « réponses », « forces motrices ») selon une chaîne de causalité (cadres PSR et DPSIR de l'OCDE et l'Union Européenne).

Quelques études ont abordé les hétérocères comme indicateurs *de biodiversité* (Lund & Rhabek, 2002 ; Ricketts *et al.*, 2002 ; Franzén & Ranius, 2004) mais pour l'essentiel, les travaux s'inscrivent dans les deux dernières catégories définies par McGeoch (1998). Elles portent notamment sur les effets des pressions sur des milieux tels que les forêts ou les agrosystèmes. Dans les forêts, les hétérocères se révèlent être de bons indicateurs traduisant les impacts des régimes de coupes forestières (Bonneil, 2005 ; Broome *et al.*, 2011 ; Merckx *et al.*, 2012) qui, en modifiant la structure du sous-bois, font varier la richesse spécifique et la composition des communautés de façon différente selon le régime trophique des espèces. En système agropastoral, la richesse et l'abondance des communautés diminuent en réponse à la hausse des charges pastorales (nombre d'animaux par unité de surface) et à l'intensité de la fauche (Littlewood, 2008 ; Sumpich & Konvicka, 2012). Les hétérocères constituent également de bons indicateurs de restauration écologique des pelouses calcaricoles (Rákosy & Schmitt, 2011). Dans ces écosystèmes, les hétérocères peuvent être de bons indicateurs pour les milieux tant ouverts que boisés alors que les rhopalocères (papillons diurnes) sont surtout de bons indicateurs d'état des milieux ouverts.

Dans le cas particulier des milieux humides, milieux à forte originalité et patrimonialité du point de vue de leur peuplement d'hétérocères en Europe (Groenendijk & Van der Meulen, 2004), les études sont plus rares. Dans certaines tourbières faisant l'objet de restaurations hydrologiques, les communautés d'hétérocères ont été comparées entre des sites en bon état de conservation et des sites dégradés et ont révélé des cortèges d'espèces globalement peu différenciés entre les sites (Flynn *et al.*, 2016). Les hétérocères ont fourni davantage d'informations dans le cadre d'une étude exploratoire des effets d'une restauration de tourbières par déboisement (Pravia *et al.*, 2020) ; vitesse de recomposition des assemblages d'espèces après la coupe, traits de vie caractérisant les différentes communautés et informations sur les préférences écologiques des spécialistes d'habitats tourbeux (espèces « typhobiontes »). Spitzer *et al.* (1999) utilisent quant à eux les hétérocères comme indicateurs *écologiques*, en décrivant et expliquant les relations entre les communautés et les stades successionnels propres aux écosystèmes tourbeux. En zone alluviale (vallée du Danube) les assemblages d'hétérocères ont été utilisés comme indicateurs des modifications de la structure et de la composition végétale des forêts riveraines en lien avec les régimes de crues (Truxa, 2012). Les dynamiques des populations et des communautés d'hétérocères peuplant les forêts marécageuses d'Europe centrale ont par ailleurs été étudiées à travers des suivis étalés sur près de 25 ans (Spitzer & Leps, 1988; Jaros & Spitzer, 2002) même si dans ce cas de figure, l'objectif

ne relève pas d'une démarche d'évaluation particulière. De la même manière, une étude approfondie des déterminants écologiques (niveaux d'eau, degré d'atterrissement) de la diversité des communautés d'hétérocères a été conduite en Grande Bretagne dans des roselières (Hardman *et al.*, 2012), mais avec pour objectif d'identifier les modes de gestion en fonction des paramètres d'habitats les plus favorables à la conservation d'espèces à enjeu.

Ces travaux confirment que les hétérocères présentent un réel potentiel pour l'évaluation écologique des milieux humides mais aucun n'a pour autant été spécifiquement mené dans le but de développer un indicateur proprement dit et, *a fortiori*, dans le cadre méthodologique de la bioindication (ou bioévaluation - Blandin, 1986 ; McGeoch, 2007) tel qu'il en existe de longue date⁴ pour d'autres groupes taxonomiques des milieux aquatiques. En outre, les rares auteurs ayant cherché à relier des changements de communautés à des changements environnementaux portent sur des milieux humides très singuliers et/ou sur des questions propres à des contextes de gestion spécifiques ce qui rend les résultats de leurs études peu généralisables pour les écosystèmes humides dans leur ensemble (y compris les plus « ordinaires »).

1.2 Mesurer une biodiversité multifacette

La biodiversité est par essence une notion générale difficile à manipuler puisqu'elle désigne la diversité du monde vivant à tous les niveaux d'organisation (écosystèmes, communautés, populations, espèces, individus, gènes). Elle n'est d'ailleurs pas un « objet scientifique » comme un autre (Devictor, 2014) et se place à l'interface des sciences, de l'éthique et de la politique. Il n'y a donc pas de consensus scientifique sur un cadre unique permettant son étude et les approches cherchant à mesurer la biodiversité sont nécessairement réductrices même si des clarifications ont été apportées au cours du temps. Noss (1990), propose une vision intégrative pour organiser l'analyse de la biodiversité selon plusieurs niveaux à la fois et sous trois angles complémentaires : la structure, la fonction et la composition. Les visions dynamiques et évolutives de la biodiversité intègrent quant à elles les différentes échelles spatiales et temporelles impliquées dans les processus qui structurent les écosystèmes et les assemblages taxonomiques qui les composent (Ricklefs, 1987 ; Green, 2005 ; Pollock *et al.*, 2015).

1.2.1 Diversité taxonomique

En écologie des communautés, la structure des communautés d'espèces est d'abord étudiée à l'aide de descripteurs élémentaires que sont le nombre d'espèces et leur abondance. Les notions associées sont la richesse spécifique et l'équitabilité, qui décrit la régularité de la distribution des espèces. L'équitabilité nuance l'information fournie par la richesse en précisant la contribution de chaque espèce à la communauté et en mettant en exergue les rapports entre espèces dominantes et espèces rares. Ces indicateurs de diversité sont à la base de l'évaluation quantitative de la biodiversité mais ils ne tiennent pas compte des différences entre espèces (comportementales, écologiques, génétiques...).

⁴ Les premiers travaux fondateurs en la matière ont été publiés dès 1909 par Kolkwitz & Marsson (Reyjol *et al.*, 2013).

Pour prendre en compte les échelles de mesure de la diversité et l'emboîtement de ces échelles aux différents niveaux d'organisation du monde vivant, des mesures multi-échelles ont été développées, notamment les diversités alpha (α), gamma (γ) et surtout bêta (β) définies par R. H. Whittaker (1972). La diversité alpha, ou diversité locale, s'estime à partir de la richesse spécifique ou de l'équitabilité. La diversité gamma, ou diversité régionale, est définie en regroupant les observations issues d'un ensemble de localités et est décrite par les mêmes indices que la diversité alpha. La diversité alpha décrit des assemblages locaux d'espèces en interaction *via* des rapports de compétition ou de prédation tandis que la diversité gamma décrit plutôt des pools régionaux d'espèces (Zobel, 2016) constitués par des mécanismes de dispersion ou de spéciation (Ricklefs, 1987) à des échelles larges (écorégions, continents).

La diversité bêta quant à elle décrit les variations de composition spécifique entre les sites au sein d'une région donnée. Elle traduit la part de diversité globale (γ) qui s'accumule en fonction des différences de composition des communautés locales (α) entre les sites (Socolar *et al.*, 2016). Cette mesure de variation dans l'espace est également utilisée pour tester des hypothèses sur les processus qui structurent la biodiversité sur des gradients écologiques ou temporels. Chez les hétérocères paléarctiques, des mesures de diversité bêta ont été conduites avec succès pour expliquer la réponse des communautés aux changements d'habitats le long de gradients successionnels liés à la déprise agricole (Dantas de Miranda *et al.*, 2019) ou, inversement, liés à l'intensité du pâturage (Rickert *et al.*, 2012).

1.2.2 Composition des communautés

L'approche par la composition s'attache, entre autres, à décrire la variabilité des assemblages taxonomiques et à en comprendre les causes. Il existe deux visions des processus sous-jacents aux changements de composition taxonomiques des communautés. Une vision mécaniste, qui considère les communautés locales comme des entités discrètes (= délimitées dans l'espace et dans le temps) issues d'un processus de sélection sur un pool régional d'espèces par des contraintes diverses (dispersion, environnementales et de coexistence entre espèces) comparable à un « filtrage » (Diamond, 1975; Keddy, 1992). Ce modèle basé sur des « règles d'assemblages » déterministes fait appel à la théorie de la niche écologique (Hutchinson, 1957) selon laquelle la présence et l'abondance des espèces dans les communautés sont limitées par la disponibilité des ressources le long de gradients environnementaux et les interactions biotiques (*p. ex.* compétition). Une autre vision des communautés conduit à les considérer plutôt comme des artefacts d'échantillonnage (Ricklefs, 1987, 2008) qui résulteraient de processus probabilistes continus dans l'espace et dans le temps, structurés par des interactions échelles-dépendantes entre des processus neutres (stochastiques) et de la niche (Cornell & Lawton, 1992 ; Hubbel, 2001 ; Holyoak *et al.*, 2006). Ces deux visions, au demeurant opposées, peuvent être considérées comme les deux extrêmes d'un gradient continu le long duquel se réalisent les processus écologiques (Gravel *et al.*, 2006) et peuvent alimenter une vision synthétique de la dynamique des assemblages d'espèces et aider à quantifier l'incertitude sur notre compréhension et notre capacité à prédire les effets des changements globaux à partir de données d'observation ponctuelles (Barnagaud, 2011).

Chez les insectes phytophages, ce sont surtout les capacités de dispersion ainsi que des coadaptations évolutives entre les plantes et leurs hôtes qui contribueraient à moduler les compositions d'espèces (Strong *et al.*, 1984 ; Müller *et al.*, 2011 ; Kemp *et al.*, 2017). Les généralistes trophiques seraient plus aptes à la dispersion et à la colonisation de leurs habitats car ils exploitent une large gamme de végétaux bien distribués spatialement. A l'inverse, les spécialistes formeraient des assemblages contraints par les conditions locales et l'hétérogénéité des milieux dans lesquels la dispersion ne jouerait pas un rôle important (Müller *et al.*, 2011).

1.2.3 Biodiversité fonctionnelle

Sous l'angle des fonctions, la question n'est plus tant de connaître le nombre et l'identité des espèces mais plutôt de décrire leur rôle au sein des écosystèmes à travers leurs attributs écologiques en s'affranchissant autant que possible du niveau taxonomique (Mc Gill, 2006). Le développement de la théorie de l'*habitat templet* (Southwood, 1977, 1988) et des concepts associés de *filters* (Poff, 1997) et de *traits* (Keddy, 1992) s'intègre dans cette approche fonctionnelle de la biodiversité. Le concept de « trait » peut lui-même être défini comme « fonctionnel ». Ainsi, selon Violle (2007), un trait fonctionnel est un caractère morphologique, physiologique ou phénologique mesuré à l'échelle d'un individu (depuis la cellule jusqu'à l'organisme entier), sans référence à l'environnement (exemple : l'habitat d'espèce). La valeur des traits liés à la biomasse, au succès reproducteur et à la survie conditionne la performance de l'organisme et, *in fine*, la valeur sélective d'un individu (Figure 2). La relation entre les traits et l'environnement extérieur peut être vue comme une *réponse* à un changement environnemental ou comme un *effet* sur l'écosystème si elle contribue à modifier son fonctionnement (.

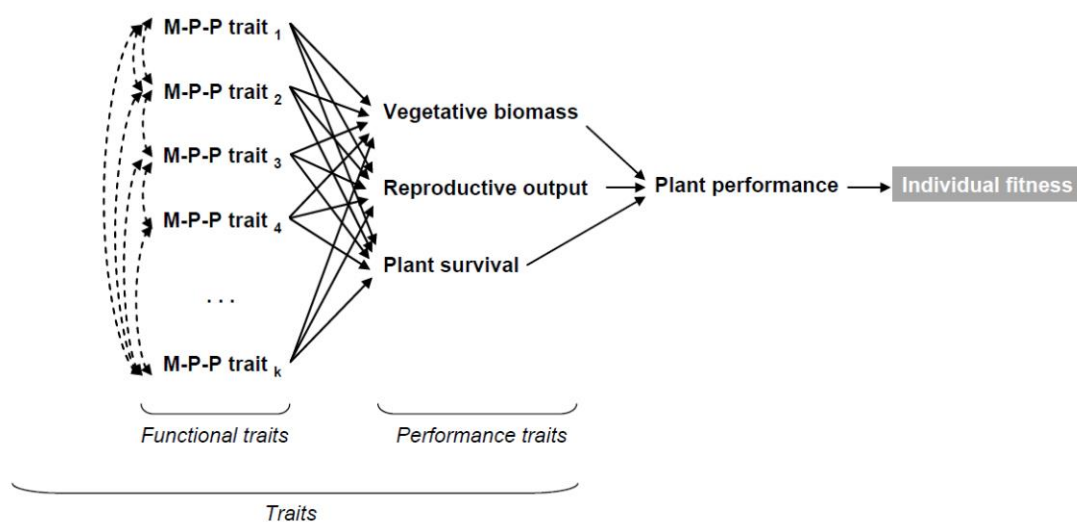


Figure 2 – Concept de trait fonctionnel selon Violle *et al.* (2007) dans le cadre de l'écologie végétale. Les traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un individu (biomasse végétative, reproduction et survie), et déterminent, *in fine*, sa valeur sélective (*fitness*).

La notion de « trait » a connu une telle popularité chez les écologues qu'elle est devenue une notion fourre-tout dont les usages et les acceptions divergent (Mc Gill, *en ligne*). Pourtant l'utilisation du concept reste une voie prometteuse pour comprendre les mécanismes d'assemblages des communautés et prédire leurs réponses aux changements environnementaux (Shiple *et al.*, 2016 ; Brousseau *et al.*, 2018). Elle présente l'avantage de pouvoir comparer des communautés constituées à partir de réservoirs d'espèces différents et d'obtenir des résultats plus généralisables à la fois en termes de patrons structurels (comparaisons spatiales) et de processus fonctionnels (comparaisons temporelles ; Volaire *et al.*, 2020).

L'écologie fonctionnelle basée sur les traits a été initialement appliquée au cas des végétaux mais l'est désormais aussi chez les invertébrés (Wong *et al.*, 2019), notamment terrestres, pour lesquels Moretti *et al.*, (2017) ont tenté de définir un cadre de référence traitant de définitions et de méthodologies de mesures standardisées (Tableau 1).

Tableau 1 – *Typologie des traits fonctionnels selon Moretti et al. (2017)*

Types de traits/Description	Exemples
Morphologiques	
Dénotent des interactions de l'organisme avec l'environnement Associés au métabolisme	morphologie de l'œil, pigmentation de l'abdomen.
Trophiques	
Lié à la position trophique d'un organisme Décrit des aspects de la morphologie et du comportement lié à l'alimentation	taux d'ingestion,...
Histoire de vie	
Décrivent la distribution temporelle des caractères liés à la reproduction Liens forts avec la valeur sélective (fitness) Admis comme étant très sensibles au stress environnemental	Ontogénie, nb générations annuelles, maturité sexuelle, taille de l'œuf...
Physiologique	
Font référence aux caractères qui permettent aux espèces de tolérer les variations de conditions abiotiques Associés aussi aux modifications biochimiques qui modulent les fonctions métaboliques en réponse aux changements du milieu	Taux de croissance, tolérance à la sécheresse, à la chaleur...
Comportementaux	
Caractères qui permettent à l'organisme de répondre rapidement et d'être flexible aux modifications du milieu Les stratégies comportementales peuvent aussi augmenter la tolérance au stress abiotique	Période d'activité, socialité, agrégation...

Plusieurs bases de données documentent ainsi les traits des espèces de lépidoptères européens (Shreeve *et al.*, 2001; Pavlikova & Konvicka, 2012 ; WallisDeVries, 2014; Potocky *et al.*, 2018 ; Cook *et al.*, 2022) et permettent désormais d'envisager l'utilisation des macro-hétérocères comme bioindicateurs au-delà d'une approche uniquement taxonomique et sur l'interprétation de leurs préférences écologiques à dire d'expert. Mais les travaux s'inscrivant dans le cadre conceptuel des traits fonctionnels (au sens de Violle *et al.*, 2007) sont rares, les

auteurs utilisant davantage les traits d'histoire de vie au sens large dans une approche descriptive de la structure des communautés. Néanmoins, tous les travaux qui se sont intéressés à cette facette fonctionnelle des communautés sont parvenus à établir une relation forte entre la diversité des traits et les pressions, qu'elles soient liées à des perturbations naturelles (Truxa & Fiedler, 2015), anthropiques (Slade *et al.*, 2013, Mangels *et al.*, 2017), à des gradients successionnels (Wölfling *et al.*, 2019) ou encore à des invasions biologiques (Hejda *et al.*, 2017, Kadlec *et al.*, 2018) ou au changement climatique (Végyvári *et al.*, 2015). Ce qui reste moins clair et univoque est la constance des réponses des traits et leurs capacités à expliquer des tendances populationnelles ou de distribution et notamment le déclin des populations (Tordoff *et al.*, 2022). En effet, certains traits comme les traits morphologiques et comportementaux utilisés dans ces études ont une valeur explicative moins nette (parfois même contradictoire d'une étude à l'autre) sur les tendances populationnelles.

1.3 Objectifs et questions du mémoire

1.3.1 Objectif opérationnel associé à l'étude

Cette étude vise à fournir les prérequis à l'élaboration d'un bioindicateur écologique dans les bassins Artois-Picardie et Seine-Normandie où un travail est engagé sous l'égide des agences de l'Eau depuis 2009 pour concevoir un dispositif d'évaluation des zones humides. Elle contribue au projet de Boîte d'Indicateurs des Milieux Humides du Bassin Artois-Picardie (BIMH-BAP), outil destiné aux porteurs de travaux de restauration et leur permettant de disposer d'une batterie d'indicateurs de suivi des effets des travaux en milieux humides.

Ces démarches ont aussi pour but le suivi des tendances d'évolution quantitative et qualitative des milieux humides pour contribuer aux reportages européens comme ceux prévus par la directive cadre sur l'eau (2000/60/CE). Elles supposent donc une méthodologie comparable à celle de l'évaluation de la qualité des masses d'eau ou de l'intégrité biotique des milieux aquatiques (Reyjol *et al.*, 2013) ce qui passe par une phase exploratoire dont les attendus sont ici : i) une clarification des facteurs de pression en jeu et des proxys correspondants et ii) une sélection des caractéristiques taxonomiques (espèces, groupes d'espèces) et fonctionnelles (traits) des communautés sensibles à ces pressions. Les résultats pourront permettre d'affiner le choix des descripteurs et des métriques du système de bio-indication à l'étude.

Il s'agit, pour la France et l'Europe de l'Ouest, de la première étude testant les relations entre les communautés de macro-hétérocères et les zones humides soumises à un gradient de pressions et s'inscrivant dans le cadre d'une démarche de bio-indication. Pour ce faire, et compte tenu de l'état d'avancement du développement de l'indicateur à l'étude (Figure 3), nous nous situerons plutôt dans l'approche mécaniste et déterministe des processus d'assemblage des communautés puisqu'elle s'adapte mieux au concept de bioindicateur qui présuppose une réponse prévisible des taxons utilisés aux perturbations et une relation causale avec le(les) facteur(s) considérés selon des mécanismes identifiés (Bouzillé *et al.*, 2014).

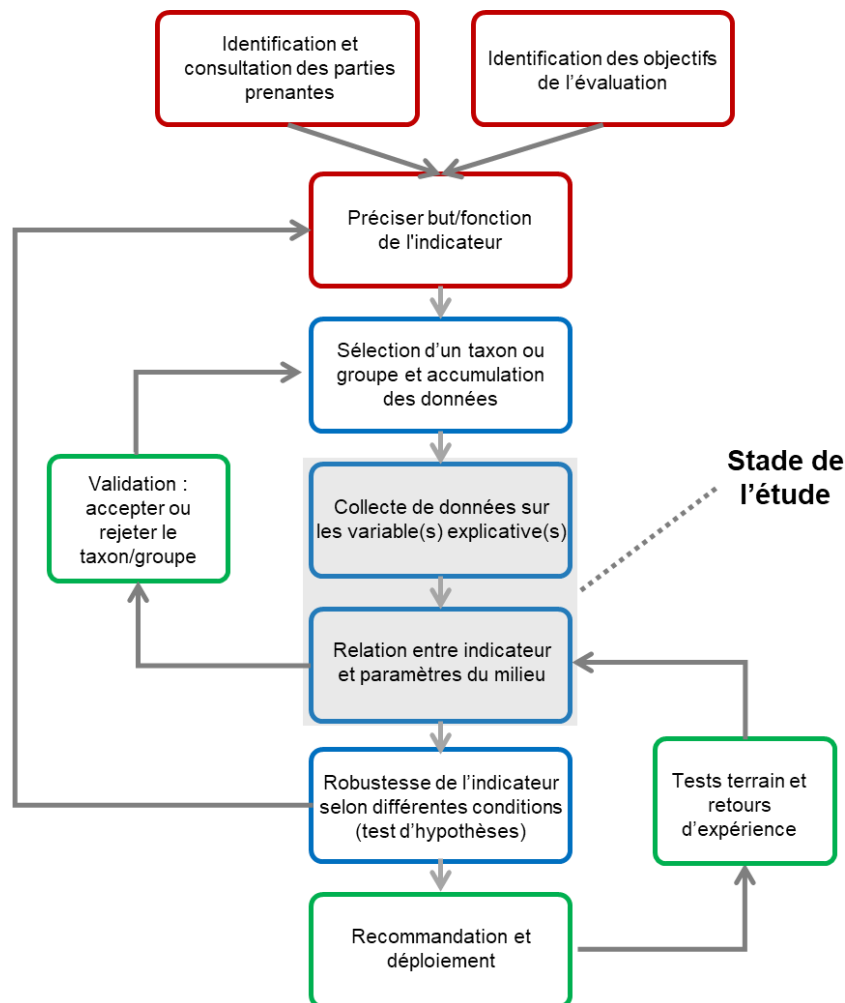


Figure 3 – Etapes d'élaboration d'Indicateurs biologiques (d'après Mc Geoch, 1998 ; Bubb et al. 2010 ; collectif RhoMÉO, 2014). Encadrés rouges : étapes fondatrices indispensables au succès de la démarche ; Encadrés bleus : étapes de production (exploratoires et confirmatoires) ; Encadrés verts : étapes nécessaires pour garantir la pérennité et l'amélioration continue de l'indicateur. Les flèches représentent la nature itérative de cette séquence logique et les retours en arrière possibles. L'encadré grisé matérialise le stade d'avancement du développement de l'indicateur concerné par l'étude.

1.3.2 Questions de recherche

Ce paragraphe récapitule les questions et les hypothèses qui se dégagent du contexte opérationnel et de l'état de l'art présenté précédemment. Le questionnement s'articule autour d'une question centrale : **les variations de composition fonctionnelle des communautés d'hétérocères permettent-elles d'évaluer la position d'un milieu humide sur un gradient de pressions anthropiques ?**

Nous chercherons d'abord à identifier des associations de traits préférentielles au sein des communautés d'hétérocères hygrophiles selon le niveau et le type de pressions anthropiques en testant l'hypothèse suivante : les pressions génèrent une variation des ressources et, en retour, une tolérance plus ou moins forte des espèces de papillons révélée par des correspondances entre les pressions et certains traits.

Nous étudierons ensuite en quoi la spécialisation écologique au sein des communautés peut constituer un bon marqueur du gradient d'anthropisation en testant trois hypothèses :

i) Avec une anthropisation accrue, le nombre de spécialistes trophiques (espèces monophages à oligophages) diminue davantage que celui des généralistes (espèces polyphages) ;

ii) Cette accroissement de l'anthropisation fait diminuer nombre d'espèces à fortes exigences hydriques (hygrophiles) davantage que celui des espèces à faibles exigences hydriques (mésophiles) ;

iii) La relation entre la spécialisation trophique et le degré d'anthropisation est modulée par la niche hydrique des espèces : forte pour les espèces hygrophiles-mono-oligophages et plus faible pour les espèces mésophiles-polyphages.

2 MATERIELS ET METHODES

2.1 Zone d'étude

La zone d'étude porte sur les bassins hydrographiques Seine-Normandie et Artois-Picardie et concerne 22 bassins-versants élémentaires pour une surface d'environ 27 000 km² (Figure 4 et annexe 2) dont 2054 km² de milieux humides (selon les zonages des zones à dominantes humide des agences de l'eau).

Géologiquement, il est centré sur le nord du bassin parisien et recoupe des assises sédimentaires du Crétacé supérieur (craie), de l'Eocène (sables, argiles, calcaires) et des dépôts quaternaires (loess, alluvions modernes). Du point de vue phytogéographique, il s'agit d'un territoire de transition entre les domaines eu-atlantique (à l'ouest), pré-continental (à l'est) et thermo-atlantique (au sud) incluant sur ses marges nord des zones sous influence boréo-atlantique (Bournérias *et al.*, 2001).

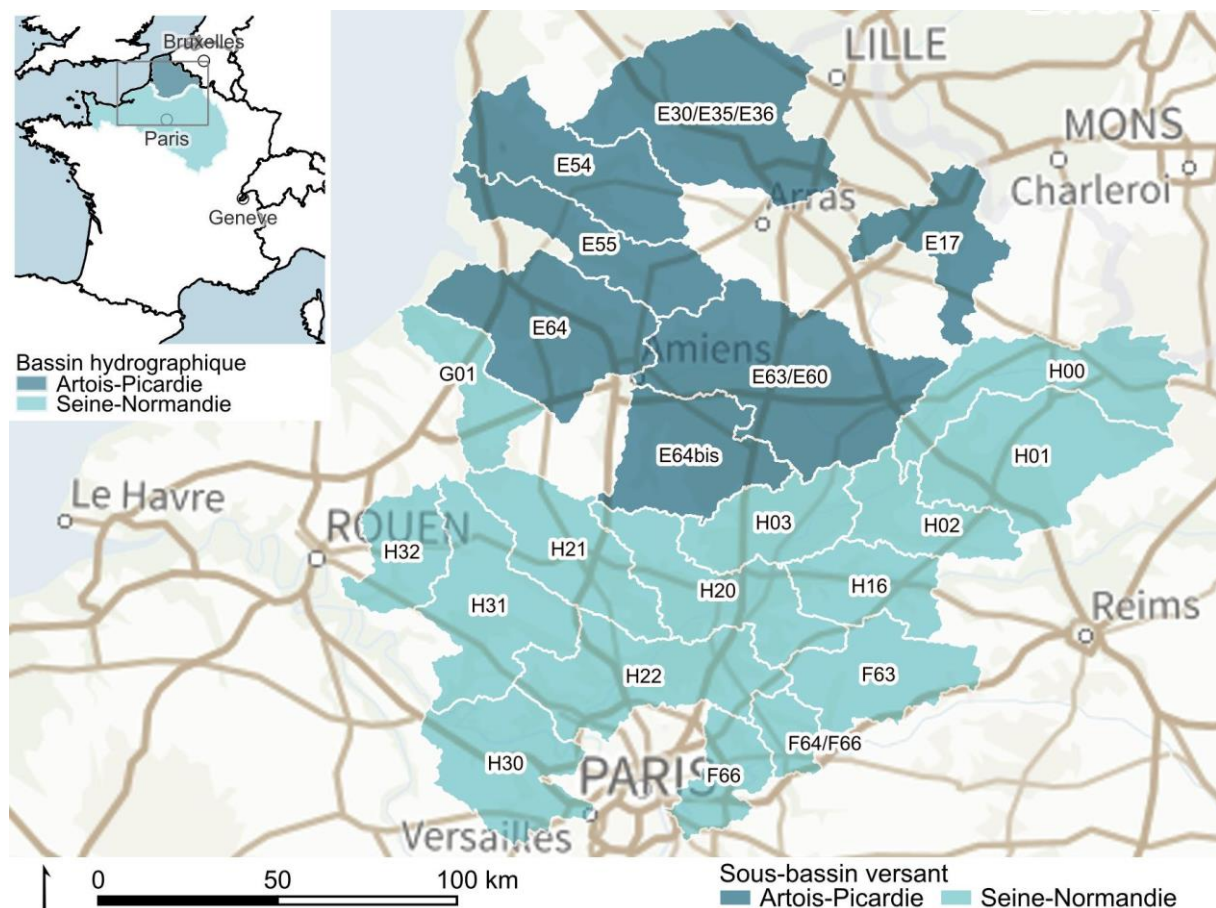


Figure 4 – Zone d'étude avec localisation des bassins hydrographiques Seine-Normandie et Artois-Picardie (encart en haut à gauche) et des 22 sous-bassins-versants élémentaires définis pour les besoins de l'étude (codification détaillée en annexe 2) à partir de la BD Carthage de l'IGN et de la base de données du modèle de caractérisation des bassins versants d'Europe CCM2 (Vogt *et al.*, 2007).

Cette délimitation permet de circonscrire une unité assez homogène du point de vue mésologique et climatique, avec des zones humides principalement adossées au réseau hydrographique en contexte de fond de vallée du fait du caractère très perméable du sous-sol qui favorise l'infiltration (Figure 5).

Les limites ainsi définies par les bassins-versants élémentaires correspondent aux territoires d'intervention des structures concernées par les projets et grâce auxquels l'échantillonnage a pu être mis en place⁵.



Figure 5 – Milieux humides représentatifs des bassins Seine-Normandie et Artois-Picardie. **a)** Boisement de dépression marécageuse (forêt d'Ermenonville) ; **b)** Saulaie et aulnaie alluviales et végétation rivulaire d'hélophytes (haute vallée de la Somme) ; **c)** Fourrés marécageux et prairie humide de bas-marais alcalin (environs d'Abbeville) ; **d)** Vue générale sur le fond de vallée du fleuve Somme avec forêts alluviales, peupleraies et roselières sur îlots tourbeux. Crédits photographiques : J. LEBRUN et CEN Hauts-de-France.

2.2 Couverture taxonomique de l'étude

17 familles de Lépidoptères sont traitées dans cette étude : Hepialidae, Limacodidae, Cossidae, Castniidae, Thyrididae, Drepanidae, Geometridae, Lasiocampidae, Brahmaeidae, Endromidae, Saturniidae, Sphingidae, Notodontidae, Nolidae, Euteliidae, Erebidae et Noctuidae (Figure 6).

⁵ En particulier les Conservatoires d'espaces naturels des Hauts-de-France et de Normandie, les CPIE Chaîne des Terrils et des Pays de l'Aisne, Picardie Nature, l'Agence des Espaces Verts d'Ile-de-France, l'Office pour les Insectes et leur Environnement.

Ces familles totalisent 1689 espèces en France métropolitaine (Vandromme *et al.*, 2020) et sont composées de papillons de taille généralement supérieure à celle des « microlépidoptères⁶ », groupe non pris en compte ici.

Nous nous sommes intéressés à un sous-ensemble d'espèces plus spécialement inféodées aux milieux humides, soit 151 espèces sélectionnées à partir de la bibliographie, des bases de données écologiques disponibles (Potocky *et al.*, 2018 notamment) et d'avis d'experts.



Figure 6 – Quelques espèces de macro-hétérocères de zones humides issues des principales familles prises en compte dans l'étude. **a)** *Eulithis testata* (Linnaeus, 1761) – *Geometridae*; **b)** *Amphipoea oculata* (Linnaeus, 1761) – *Noctuidae*; **c)** *Drepana curvatula* (Borkhausen, 1790) – *Drepanidae*; **d)** *Phragmataecia castaneae* (Hübner, 1790) – *Cossidae*; **e)** *Clostera anastomosis* (Linnaeus, 1758) – *Notodontidae*; **f)** *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758) – *Erebidae*. Crédits photographiques : Daniel MOREL et Damien TOP.

Ce lot d'espèces peut être réparti en trois catégories selon un gradient hydrique basé sur une affinité décroissante pour les végétations des milieux humides :

- 46 espèces *hygrophiles* : associées à des plantes hôtes et des habitats exclusivement présents en milieux humides et dans des situations présentant un niveau hydrique maximal (*p. ex.* roselières, tourbières) ;
- 60 espèces *mésogyrophiles* : associées à des plantes hôtes et des habitats présents en milieux humides, mais sur des terrains présentant un engorgement moindre (*p. ex.* mégaphorbiaies, prairies humides) ;
- 40 espèces *mésophiles* : liées aux habitats temporairement humides, voire seulement inondables et pouvant tolérer des conditions d'habitats non strictement humides (*p. ex.* forêts à bois durs des hautes terrasses alluviales).

⁶ Les Lépidoptères hétérocères sont distingués en trois groupes : les zygènes (40 espèces en France), les microlépidoptères (3182 espèces en France) et macrolépidoptères (2177 espèces en France), clade décrit en 2011 par Nieuwerkerken *et al.* selon des travaux moléculaires et regroupant la grande majorité de ce que l'on appelle communément « macrohétérocères » ou « macrolépidoptères », en lien avec la taille moyenne des adultes.

En nous limitant à ce sous-ensemble, nous faisons le choix méthodologique d'une communauté-cible définie arbitrairement, mais ayant plus de liens directs avec le milieu étudié, limitant ainsi les difficultés d'interprétations qui pourraient résulter d'un mélange d'espèces locales et d'espèces en provenance des milieux éloignés potentiellement non humides (Mangels *et al.*, 2017). En effet, la provenance d'espèces « vagabondes » dans le cadre d'un piégeage lumineux passif est plus incertaine (Fiedler & Truxa, 2012) et dépendante de leurs capacités de déplacement et de leur phototropisme (voir aussi 2.3.2).

2.3 Stratégie d'échantillonnage

2.3.1 Plan d'échantillonnage

Les 22 bassins versants sélectionnés ont fait l'objet d'un échantillonnage stratifié selon la qualité des milieux humides définies à partir d'indicateurs de pratiques agricoles (« îlots d'agriculture impactante⁷ ») et d'artificialisation des sols (« tache artificialisée ») selon la méthodologie de la boîte à outils RhoMÉO (Collectif RhoMÉO, 2014). La figure 7 donne une illustration de zones humides inscrites dans deux contextes fortement anthropisés avec des pressions associées aux usages agricoles ou à l'artificialisation des sols.



Figure 7 – Illustrations de zones humides fortement anthropisées. **a)** Roselières et boisement humides inclus dans une zone humide maraîchère (Réserve de biosphère du marais Audomarois, Nord) ; **b)** mêmes types de milieux humides en contexte péri-urbain (Parc du Patis, Meaux, vallée de la Marne). Crédits photographiques : Isnor, Caroline FONTANA.

Pour cette stratification, nous avons spatialisé les pressions en générant une cartographie des valeurs des deux indicateurs par mailles de 500 m x 500 m discrétisées en trois classes basées sur la proportion de surface de zone humide couvertes par les pressions (Figure 8) en intersectant les polygones de zones humides et les polygones contenant les valeurs de pression.

Au total, nous avons pu prendre en compte 113 sites qui se répartissent dans les trois catégories de la façon suivante : 30 sites en catégorie 1 (27 %), 51 sites en catégorie 2 (46 %)

⁷ Définies par la base de données géographique « RPG » (édition 2016) : sont considérées comme « impactantes » les 28 groupes de cultures, y compris le groupe 18 (prairie permanentes).

et 32 sites en catégorie 3 (29 %). Les contraintes d'accès de nuit en zone humide et/ou privée étant fortes, nous n'avons pas retenu l'option d'un tirage purement aléatoire des sites. Le choix des mailles s'est fait en visant une répartition équilibrée des trois classes de qualité et proportionnellement à la taille du bassin, en variant les contextes hydromorphologiques d'amont en aval.

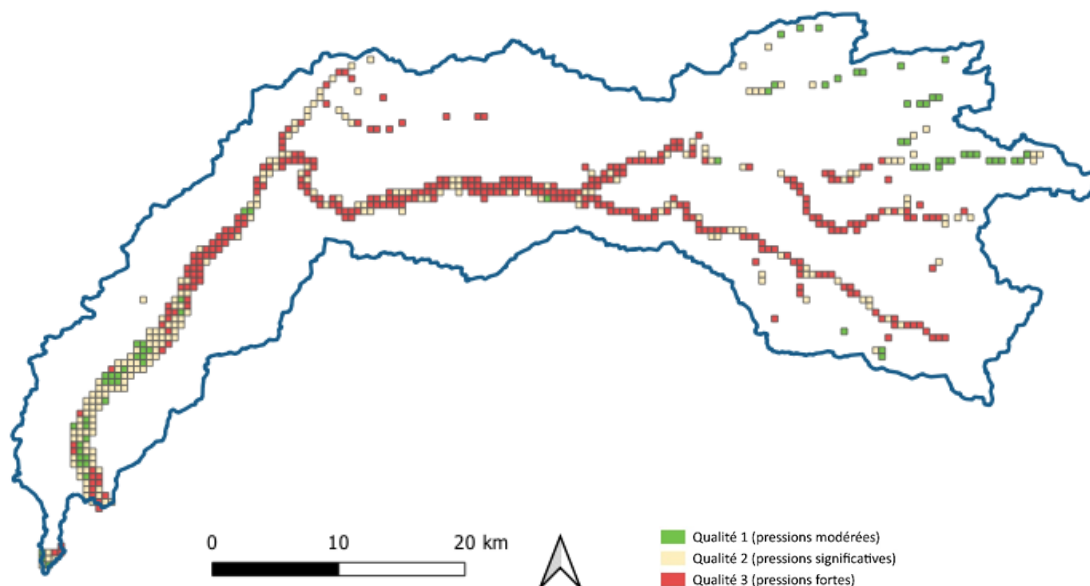


Figure 8 – Gradient de pressions mixte agricoles-artificialisation défini pour l'échantillonnage (ici dans le bassin-versant de l'Oise-Amont - Unité Hydrographique AESN H00).

Une fois la maille retenue, nous avons sélectionné des secteurs correspondant aux définitions usuelles des zones humides notamment réglementaire (arrêté du 24 juin 2008 modifié), en contrôlant les critères de présence d'une végétation hygrophile et/ou d'une morphologie des sols liée à la présence prolongée d'eau. A cet effet, des relevés de végétation et des relevés pédologiques (tarière manuelle) ont été effectués sur l'ensemble des sites (dans le cadre de cette étude et/ou au travers de projets parallèles comme la réalisation de plans de gestion d'aires protégées). Ces relevés attestent du caractère humide des milieux étudiés même si celui-ci n'est pas nécessairement uniforme sur la surface totale des sites (présence d'infrastructures, de remblais, ou de points plus élevés du fait de la microtopographie).

La figure 9 illustre le continuum de conditions écologiques qui correspond aux contextes étudiés dans les zones d'interfaces que constituent les milieux humides. Au sein de ce continuum allant des zones amphibies longuement submergées aux zones exondées avec une nappe sub-affleurante, nous avons défini l'emplacement exact des relevés en privilégiant les zones centrales des habitats humides visibles *in situ* plutôt que les bordures et en choisissant des zones humides « existantes » (ou « effectives ») autant que possible (selon le cadre PEEW (pour Potentielle, Existante, Efficace) de Rapinel *et al.*, 2018 – Figure 10).

Pour les sites les plus dégradés, les relevés ont parfois été faits sur des secteurs de zones humides « perdues » (c.-à-d. qui ont perdu leur végétation caractéristique et ne sont plus affectées par un engorgement suffisant du sol) car dans ces situations, les zones humides d'origine ont été remblayées ou asséchées suite à des travaux de drainage et aménagements divers (p. ex. en contexte de carrière alluvionnaire réaménagée).

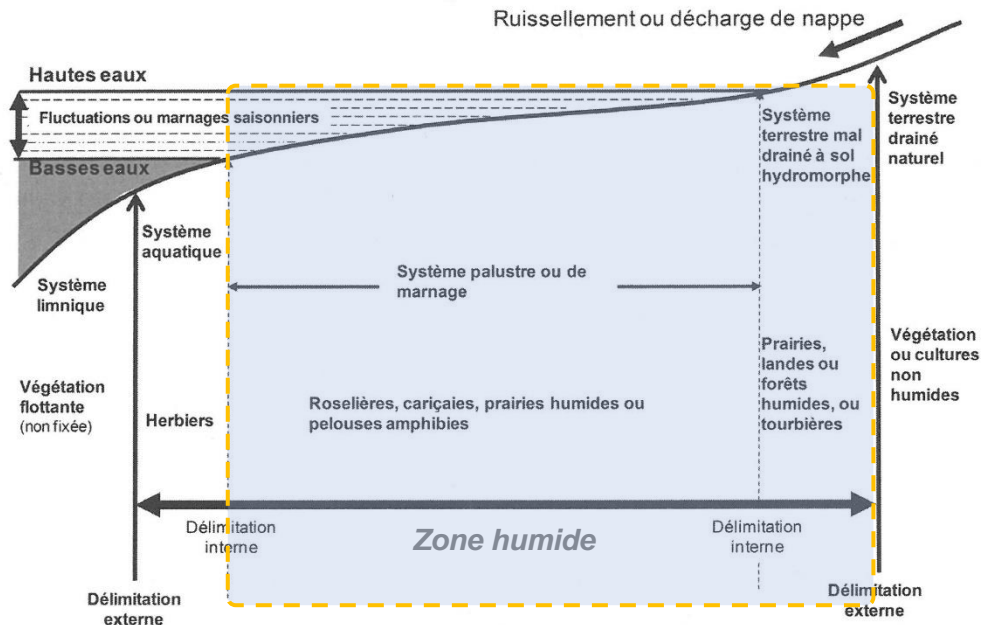


Figure 9 – Continuum de conditions écologiques échantillonnées - encadré orange - selon un schéma théorique de situation d'une zone humide (d'après Bouzillé et al., 2014 - modifié)

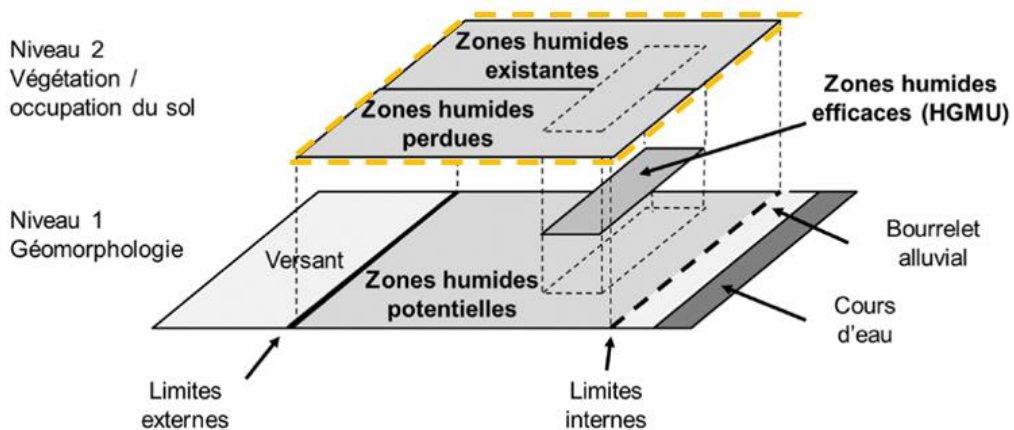


Figure 10 – Approche conceptuelle PEEW- en orange, limites maximales des emprises étudiées (modifié d'après Rapinel et al., 2018).

2.3.2 Acquisition des données de terrain

La méthode d'observation tire avantage du phototropisme positif des papillons nocturnes et consiste en un piégeage à l'aide d'une source de lumière émettant dans le spectre de l'ultraviolet (Steiner & Häuser, 2010). Dans notre cas, nous avons utilisé un piège à rayon d'action étendu⁸, constitué d'une ampoule à vapeur de mercure 125 Watts éclairant un drap blanc fixé à un cadre métallique vertical. Ce dispositif permet d'accroître la réflexion et la diffusion de la lumière sur près de 50 mètres (Figure 11) et attire les papillons présents dans le complexe d'habitats humides présent autour du piège.

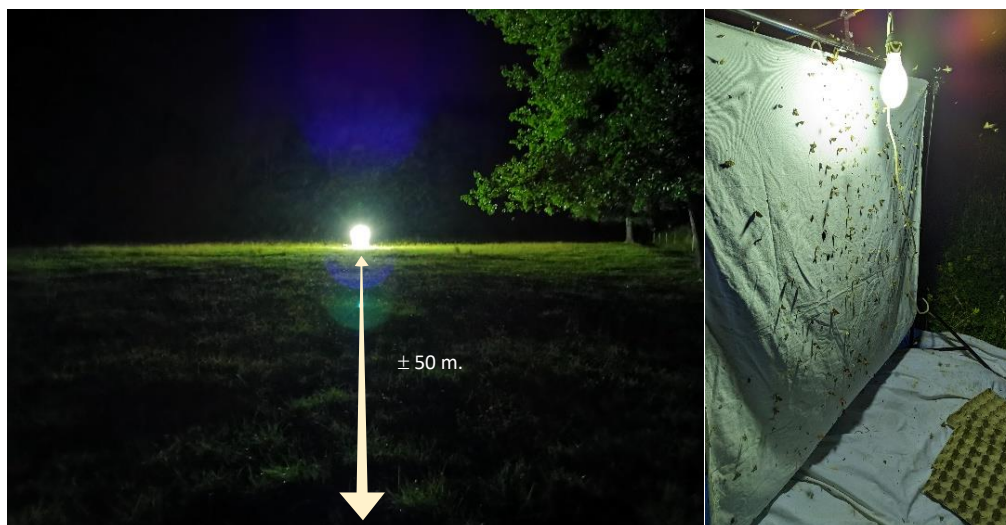


Figure 11 – Piège lumineux utilisé au cours de l'étude.

L'utilisation de ces pièges requiert une présence tout au long de leur durée de fonctionnement, période durant laquelle les espèces attirées sont notées afin d'établir une liste d'occurrences d'espèces (données de présence) à chaque session (ou « relevé »). Des prélèvements de spécimens peuvent être effectués pour les déterminations délicates nécessitant un examen *ex situ* (dissection des armatures génitales, comparaison à d'autres spécimens en collection de référence).

Les pièges ont été placés en contexte dégagé (clairière) avec une absence de végétation haute faisant obstacle à la diffusion de la lumière de sorte à ce qu'il soit visible depuis un maximum d'habitats représentatifs du site présent autour du piège. Les emplacements ont été définis pour s'affranchir le plus possible d'autres sources de lumière artificielle (éclairage public) pouvant affaiblir le pouvoir d'attraction du piège.

⁸ La notion de « rayon d'action » correspond ici à une estimation de la distance d'attraction moyenne tous taxons confondus basée sur la bibliographie (Bonneil, 2005 ; McGeachie, 2005 ; Fry & Waring, 2001 ; Jonason *et al.* 2014 ; Merckx & Slade, 2014). Elle est variable selon espèces, le niveau d'obscurité, la hauteur de végétation et type de source lumineuse. En outre, la provenance des individus peut varier : certains, déjà présents localement dans le halo de lumière viennent au piège rapidement tandis que d'autres entrent dans le halo de lumière à l'occasion de leurs déplacements et peuvent ainsi provenir d'habitats beaucoup plus éloignés. Enfin, les papillons sont d'autant plus actifs et mobiles que les températures sont élevées et les pressions basses. Tous ces paramètres rendent complexe, sinon impossible, la définition d'une distance d'attraction précise et homogène entre sites, entre nuits et entre espèces.

L'échantillonnage s'est échelonné selon les sites entre 2009 et 2019 et les piégeages ont été effectués une fois par mois entre début juin et fin août, période de vol d'une majorité d'espèces des milieux humides ($\pm 80\%$ d'après les phénologies de vol relevées dans la bibliographie). Les périodes de nouvelles lunes (lune noire entre le premier et le dernier quartier) et les nuits les plus chaudes ont été privilégiées (voir Jonason *et al.*, 2014). La durée de fonctionnement des pièges a été standardisée et fixée à 2 heures à partir du crépuscule nautique en cohérence avec le protocole du projet BIMH-BAP (Lebrun, 2020 - annexe 5).

Pour chacun des 113 sites, l'assemblage taxonomique étudié correspond donc au cumul des espèces observées au cours des trois relevés mensuels. Par la suite, nous utiliserons le terme de « site » pour désigner cet échantillon élémentaire utilisé pour les différentes analyses.

2.4 Préparation des données

2.4.1 Constitution d'un référentiel de traits

Choix d'un cadre sémantique et méthodologique

Nous avons d'abord fait le choix d'établir notre référentiel de traits en suivant le concept de trait « fonctionnel » défini par Violle *et al.* (2007) mais compte tenu de la polysémie du terme (Volaire *et al.*, 2020 ; Streit & Bellwood, 2023) et de la difficulté à s'assurer du lien des traits avec la fitness (voir partie introductive) nous avons défini les traits de façon plus neutre. Ainsi, les traits « écologiques » utilisés se définissent comme *des caractéristiques de l'organisme au niveau spécifique, dont la mesure est indépendante de l'environnement dans lequel évoluent les individus échantillonnés et qui caractérisent la relation de l'organisme aux conditions biotiques et abiotiques du milieu.*

Le référentiel a été constitué à partir des bases de traits des macrohétérocères établies par Pavlikova & Konvicka (2012), Potocky *et al.* (2018) et Cook *et al.* (2022) qui ont été reprises et adaptées à notre contexte. Un premier tri permettant de distinguer les traits des autres informations écologiques rassemblées par ces auteurs a été réalisé⁹. Un contrôle de cohérence entre les traits restants et notre définition de trait a ensuite été effectué et suivi, si besoin, d'une redéfinition du trait et de ses attributs. Les informations ont été organisées dans un tableur en rattachant chaque trait aux catégories des typologies élaborées par Moretti *et al.* (2017) et Pavoine *et al.* (2014) (tableau 2).

Ce travail a été réalisé à l'aide d'informations issues des bases existantes, de publications et ouvrages spécialisés (n=71), de sources internet de référence (n = 16) et d'échanges avec des entomologistes. La table de données constituée regroupe ainsi, pour les 151 espèces concernées, 26 traits et 87 attributs.

⁹ Les informations sur les habitats et les plantes-hôtes de chaque espèce ont néanmoins été compilées en parallèle pour servir à des analyses ultérieures. Nous avons notamment constitué, à partir des connaissances bibliographiques et de nos propres retours d'expériences, un tableau de données à deux entrées liant les espèces d'hétérocères à leurs habitats selon le référentiel européen EUNIS (Louvel *et al.*, 2013). Cette matrice contient toutes les associations possibles entre un habitat et une espèce, encodées de façon binaire (1/0).

Tableau 2 – Liste des traits fonctionnels renseignés et de leurs attributs

Trait	Stade	Type	Attributs
<i>Individual fitness</i>			
Body size	Adult	Morphological	Wing span (forewing length mm)
Dry mass	Adult	Morphological	Estimated dry mass (mg)
<i>Defense or crypsis</i>			
Seasonal polyphenism	Adult	Morphological	yes; no
Adult wing pattern	Adult	Morphological	Cryptic; Mimetic; Warning on hindwings; Warning completely; Undetermined
Larvae hairiness	Larvae	Morphological	1 = glabrous; 2 = sparse and short setae ; 3 = dense hairs
Larval colouration	Larvae	Morphological	Cryptic; Warning; Undetermined
Larval sociality	Larvae	Behavioural	Solitary; Small groups (in at least some instars); Large aggregations (in at least some instars)
Pupa protection	Pupa	Behavioural	No cocoon; Sligh cocoon; Tough cocoon
<i>Specialization</i>			
Larval diet breadth	Larvae	Feeding	monophagous (only one food plant species); strongly oligophagous (> 1 food plant species, but only one food plant genus); oligophagous (> 1 genus but only one food plant family); polyphagous (> 1 food plant family).
Larval trophic niche	Larvae	Feeding	Trees; shrubs ; forbs ; graminoids ; non vascular; plant parts debris ; partially carnivorous .
Herbivory type	Larvae	Feeding	bryophagous; fungivorous; phyllophagous; rhizophagous; florivorous (including capsules); stem borer; xylophagous
Egg batch protection	Adult	Life history	Covered by hairs; Bare; Plant tissue
Xeric gradient affinity	All	Physiological	1 = hygrophilous; 2 = mesohygrophilous; 3 = mesophilous; 4 = mesoxerophilous;
Thermic gradient affinity	All	Physiological	1 = Cryophilous/submontanous; 2 = mesothermophilous; 3 = thermophilous
Proboscis developpment	Adult	Feeding	0 = non fonctionnal; 1 = short fonctionnal; 2 = medium-long fonctionnal
<i>Demographic strategy</i>			
Survival (length of flight period)	Adult	Life history	1 = very short (< 2 weeks); 2 = short (2-4 weeks); 3 = medium (5-6 weeks); 5 = long (> 6 weeks)
<i>Demographic strategy in space</i>			
Mobility	Adult	Behavioural	1 = Very area-restricted; 2 = Area-restricted; 3 = Moderately area-restricted; 4 = Wanderer; 5 = Migrant
<i>Demographic strategy in time</i>			
Flexibility of seasonal cycle	All	Behavioural	yes; no
Flight period	Adult	Behavioural	Early spring (March-April); Spring (May-June); Early summer (June-July); Late summer (August-September); Autumn-Winter (October-February)
Voltinism	Adult	Life history	1 = univoltine; 2 = univ. + partial 2nd generation; 3 = bivoltine; 4 = multivoltine
Overwintering stage	All	Behavioural	Egg ; Larvae; Pupae; Adult
Adult activity	Adult	Behavioural	Nocturnal; Partly diurnal
<i>Behavior</i>			
Larval basking	Larvae	Behavioural	yes; no
Female oviposition	Adult	Behavioural	1 = random; 2 = rather precise; 3 = precise
Pupation place	Larvae	Behavioural	Subterranean; Ground (including litter); Epiphytic

Tableau 3 – Présentation et justification des sept traits retenus pour les analyses

Trait	Pertinence
<i>Individual fitness</i>	
Body size	La taille dépend de nombreux processus physiologiques et écologiques et en est le moteur. Cela se traduit le plus souvent par des relations non linéaires liant la taille des individus et les traits (Pavoine <i>et al.</i> , 2014). La taille est également liée à la vitesse du développement ou encore à la mobilité et aux capacités de dispersion (Potocky <i>et al.</i> , 2018)
<i>Specialization</i>	
Xeric gradient affinity	Traduit la tolérance physiologique à la déshydratation ou, inversement, au stress hydrique. Lié à la distribution des espèces le long des gradients de disponibilité de l'eau et à la réponse des espèces aux changements de disponibilité de l'eau (Moretti <i>et al.</i> , 2017). Dans le cas des hétérocères, ce trait est évalué au travers les préférences d'habitats et de la présence de l'eau des ces habitats.
Proboscis development	L'alimentation des adultes augmente la longévité et la production d'œufs (Tammaru & Haukioja, 1996). La capacité à exploiter des solutions diluées dans la nature et à extraire des quantités de nutriments et d'éléments, tels que le sodium, influence le succès de la reproduction (Kornev <i>et al.</i> 2017).
Larval diet breadth	La polyphagie est une stratégie adaptative qui permet de s'adapter aux environnements instables où la composition de la végétation change dans le temps et l'espace d'une façon imprévisible (Wiklund & Friberg 2009). Le degré de spécialisation trophique sous-tend des processus de défense contre les prédateurs qui modulent le taux de survie : sous l'hypothèse EFS (Enemy-Free-Space), les spécialistes accusent des taux de prédation plus faibles que les généralistes par l'intermédiaire de traits de défense (homochromie, aposématisme) - Singer <i>et al.</i> , 2014
Larval trophic niche	L'alimentation des phytophages est une facette importante qui relie leur mode de vie à des communautés végétales particulières (Pavoine <i>et al.</i> , 2014). La distinction entre les différentes ressources fournit potentiellement des informations discriminantes supplémentaires sur leurs effets/réponses aux changements environnementaux.
<i>Demographic strategy in time</i>	
Voltinism	Le voltinisme est sous contrôle génétique et environnemental, étant principalement influencé par la photopériode, les conditions climatiques locales (Moretti <i>et al.</i> , 2017). Les espèces multivoltines devraient bénéficier davantage du réchauffement climatique que les espèces univoltines, car elles peuvent utiliser les saisons de croissance plus longues de manière plus flexible (et ce trait pourrait être positivement associé à un taux de croissance larvaire plus élevé ; WallisDeVries 2014).
<i>Behavior</i>	
Pupation place	La survie au stade nymphal est une étape critique pour la majorité des espèces d'insectes qui ont peu de défenses à ce stade. La force de la sélection sur les mécanismes améliorant la survie à ce stade devrait donc être extrêmement forte (Lindstedt <i>et al.</i> , 2019).

Justification des traits retenus

Nous sommes parvenus à renseigner la table des traits avec plus ou moins de facilité selon les espèces et les traits concernés. Plusieurs attributs (valeurs des traits) ont dû être inférés à partir d'espèces apparentées mieux connues lorsque les valeurs n'étaient pas disponibles (mobilité et développement de la trompe). Pour les traits de mobilité par exemple, nous avons considéré que les espèces présentaient les mêmes capacités de déplacements (fournies pour les espèces traitées par van der Meulen & Groenendijk, 2005) si elles appartenaient au même genre et/ou qu'elles présentaient une taille (envergure des ailes) similaire. Par ailleurs, certains traits conceptuellement pertinents sont en pratique très difficiles à renseigner de façon fiable. Pour ces raisons, mais aussi pour limiter les informations redondantes et intercorrélées, nous n'avons conservé qu'une partie des traits pour les analyses statistiques (tableau 3).

2.4.1 Constitution du jeu de données de pressions

Sept descripteurs de pressions, pour la plupart des proxys des pressions non directement mesurables, ont été retenus pour constituer le jeu de données des variables explicatives. Ils sont présentés dans le tableau 4, avec des précisions sur les sources d'information utilisées, leur résolution spatiale et leur intérêt pour caractériser un gradient d'anthropisation en contexte de zone humide.

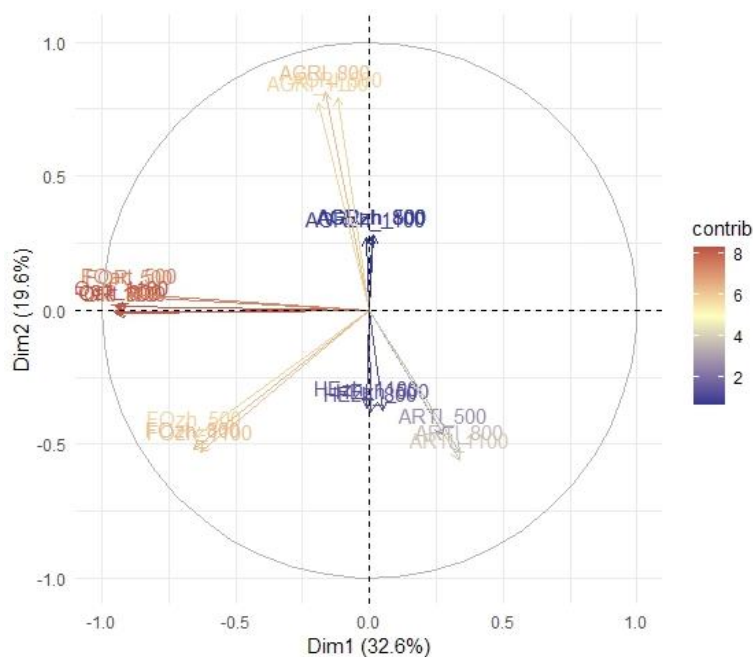


Figure 12 – Cercle des corrélations de l'Analyse en Composantes Principales (sur les deux premiers axes) réalisée en phase exploratoire sur les données brutes de pressions mesurées sous QGIS pour les aires circulaires de 500 mètres, 800 mètres et 1100 mètres. La proximité des flèches et leur tendance à se superposer pour un même descripteur indique la corrélation entre les 3 échelles de mesure. AGRI_500/800/1100 : surface avec pratiques agricoles impactantes ; ARTI_500/800/1100 : surfaces de la tâche d'artificialisation ; AGRzh_500/800/1100 : zones humides agricoles ; FOzh_500/800/1100 : zones humides forestières ; FOR_500/800/1100 : surface forestière totale ; HEzh_500/800/1100 : milieux herbacés humides ; FOart_500/800/1100 : Milieux forestiers artificialisés– voir tableau 4 pour les détails sur les données et la définition des variables.

Nous avons fait le choix de prendre en compte les pressions dans les zones humides (polygone vectoriel issu de la couche ZDH des agences de l'eau) et dans les zones non humides connexes en considérant que les pressions affectant les milieux humides visés s'exercent aussi bien dans l'emprise humide que dans sa zone de dépendance fonctionnelle de son micro-bassin versant local (dont sa « zone contributive », Gayet *et al.*, 2016). Pour définir l'échelle d'acquisition de ces données, nous sommes basés sur la littérature traitant de la relation entre la diversité des hétérocères et les composantes paysagères. Cette relation est significative à partir d'une distance comprise entre 80-160 mètres (Grand & Mello, 2004) et (200)300-600(800) mètres (Merckx *et al.*, 2019 ; Merckx & Van Dyck, 2019) autour de pièges de plus faible puissance que ceux utilisés pour cette étude et potentiellement moins attractifs (tubes fluorescents de 6 à 18 watts vs lampe à vapeur de mercure de 125 watts – voir Fry & Waring, 2001 ; Steiner & Häuser, 2010).

Tableau 4 – Description et justification des sept variables de pression utilisées dans les analyses

Intitulé	code	Description	Origine des données	Pertinence
Intensité des Traitements Phytosanitaires	ITP	Valeur de l'Indice de Fréquence de Traitement (IFT) 2020 hors produits de biocontrôle (IFT_T_hbc0). Le point d'IFT s'interprète comme un « proxy » d'unité d'activité biocide. Calculée à l'échelle communale	Estimation du niveau d'utilisation des pesticides sur la base de l'assolement de la commune, du type de pratique (conventionnelle ou bio) et des IFT régionaux de référence issus de données statistiques ou locale (calculé sur les pratiques déclarées des agriculteurs) - Chayré & Pointereau, 2022 (SOLAGRO, plateforme ADONIS)	Représente une pression directe sur le milieu. Les transferts vers les eaux de surfaces et dans les sols peuvent impacter y compris les zones non directement traitées rendant pertinente l'utilisation d'une donnée à l'échelle communale.
Luminosité artificielle nocturne	LUM	Médiane des valeurs annuelles de luminance zénithale ($\mu\text{cd}/\text{m}^2$). Valeur relevée au centroïde du site (buffer de 1000 m)	Exploitation des données satellitaires VIIRS/NPP (NASA's Black Marble nighttime lights product) consultables sur le site www.lightpollutionmap.info (Jurij Stare, en ligne) Les données de synthèse proviennent du World Atlas 2015 - Falchi <i>et al.</i> , 2016.	Correspond à un proxy de la pollution lumineuse écologique réelle (altération des patrons naturels de la lumière). Les effets négatifs de la pollution lumineuse sont avérés chez certains groupes taxonomiques de milieux humides (p. ex. amphibiens) et bien documentés chez les lépidoptères hétérocères.
Pression de l'artificialisation des sols	ARTI	Surface totale (m^2) des zones bâties et des voies de communication avec un tampon de 50 mètres ("tache d'artificialisation" reprise de la méthode RhoMéo - collectif RhoMéo, 2014)	BD TOPO® de l'IGN	Traduit la perte d'habitat et de multiples autres pressions : imperméabilisation des sols, pollutions diverses (métaux lourds, déchets organiques/plastiques), collisions avec les véhicules... Associée aussi à des dysfonctionnements des milieux humides : modifications des flux hydriques, obstacles aux déplacements des espèces...
Pressions des pratiques agricoles	AGRI	Surface totale (m^2) des pratiques culturales impactantes. Tous les groupes de culture à l'exception des prairies permanentes.	Registre Parcellaire Graphique (RPG) 2016. Déclaration des Surfaces déclarées par les agriculteurs auprès de l'administration avec les limites des îlots de culture qu'ils exploitent et les cultures qui y sont pratiquées	Liée à la perte et la fragmentation des habitats humides et à des pressions induites par les pratiques de fertilisation et les remises à nu régulière du sol. Source d'eutrophisation des eaux et des milieux humides ou encore du colmatage sédimentaire consécutif à l'érosion des sols labourés.
Espèces exotiques envahissantes	EEE	Nombre total d'espèces végétales exotiques envahissantes (avérées uniquement) avec au moins une occurrence entre 1990 et 2020. Calculé à l'échelle communale	CBN de Bailleul, 1994-2023 - DIGITALE - Système d'information sur la flore et la végétation sauvage du Nord-Ouest de la France : digitale.cbnbl.org. Bailleul (Date d'extraction : 10/02/2023) LOBELIA - Système d'information du CBN du Bassin Parisien (Flore-Fonge-Végétations-Habitats (date d'extraction : 15/02/2023)	La richesse en EEE est un bon proxy du niveau de perturbation subi par les milieux humides et non humides. Dans certains cas, les EEE constituent elles-mêmes une pression directe sur les écosystèmes au travers de divers processus (compétition interspécifique, modification du milieu...).
Pressions des pratiques sylvicoles	FOArti	rapport (ratio) entre la surface totale de forêts humides artificielles et la surface totale de forêt humides naturelles	BD FORET de l'IGN (forêt artificielles) et données des couches ZDH des agences de l'eau (forêts naturelles) Contrôle terrain et ajustement en cas de sous-détection de l'un de l'autre type forestier.	Les cultures de peupliers en zone humide impliquent des interventions sylvicoles plus régulières que les forêts naturelles : passage d'engins d'exploitation, broyage, élagage, coupes à blanc... Le drainage (même ancien) préside souvent à leur implantation avec des modifications réelles sur milieu initial et sa biodiversité.
Pressions des pratiques agro-pastorales	HEArti	rapport (ratio) entre la surface totale de milieux humides agropastoraux et de milieux humides herbacés non agricoles (friches humides, roselières, tourbières...)	RPG 2016 et données des couches ZDH des agences de l'eau Contrôle terrain et ajustement en cas de sous-détection des milieux humides non agricoles.	Le pâturage et/ou la fauche modifient la composition floristique des habitats humides et sélectionnent les espèces adaptées à la coupe, à l'abroustissement, au piétinement, à la fertilisation. Ces effets peuvent être compensés par une présence accrue des milieux humides en évolution spontanée (effet "mosaïque")

Nous avons donc mesuré les descripteurs d'occupation du sol utilisés pour définir les variables de pressions dans trois aires circulaires avec des rayons de 500, 800 et 1100 mètres recoupant la zone humide. Nous avons ensuite vérifié à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales si l'information sur les principaux gradients était conservée pour les trois surfaces ou si elle était différente pour choisir une surface dans laquelle calculer les variables finales (Figure 12).

Les corrélations entre variables issues des trois jeux de données étant forte, nous avons finalement retenu l'aire de 1100 m de rayon pour optimiser la détection des relations potentielles entre l'environnement local affecté par les pressions et la variable réponse. Ce choix résulte aussi d'un compromis entre une distance idéale de 500 m.¹⁰ que nous avons d'abord définie et la résolution spatiale/précision des données que nous pouvions mobiliser par ailleurs (données à l'échelle communale pour certaines autres variables - voir tableau 4).

2.5 Analyse des données

2.5.1 Analyse des relations communautés-traites-pressions

Pour tester l'hypothèse d'une correspondance entre les combinaisons de traits des communautés et les pressions (sous-question 1) nous avons suivi la procédure décrite par Thioulouse *et al.* (2018) et associé une analyse RLQ (Dray *et al.*, 2014) à une analyse four-corner. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 4.2.2 (2022-10-31)) et de la librairie « *ade4* » (Dray *et al.*, 2023).

L'analyse RLQ (Figure 13) est une méthode multivariée permettant de mettre en relation les traits des espèces et les variables environnementales *via* les données sur les espèces. Elle permet de visualiser sur un même plan les espèces, les variables environnementales et les traits en utilisant trois analyses multivariées ; R : une Analyse en Composantes Principales (113 sites x 7 variables environnementales), L : une Analyse Factorielle des Correspondances (113 sites x 79 espèces), et Q : une analyse mixte Hill-Smith (79 espèces x 7 traits)¹¹. Au cours de l'analyse, le poids des espèces de L pondère le poids des lignes dans Q, et le poids des sites de L pondère celui des lignes dans R. La significativité des liens environnement-espèces et traits-espèces sont testées par permutations successives ($n = 9999$) des sites puis des espèces (tests de Monte-Carlo avec un seuil α fixé à 5%).

Nous avons suivi la procédure proposée par Dray *et al.* (2014) qui consiste à combiner les résultats de deux permutations séparées de la matrice L (par les sites et par les espèces) et à retenir la *p*-valeur la plus élevée (modèle 6 dans la fonction *randtest*) pour limiter les erreurs de type 1 (= rejeter H0 lorsque cette dernière est vraie).

¹⁰ Distance qui a également été utilisée avec succès pour analyser l'influence de l'occupation du sol sur les communautés d'hétérocères forestiers (Kadlec *et al.*, 2018).

¹¹ Nous avons d'abord réalisé une analyse en coordonnées principales (PcoA) permettant de traiter les variables mixtes codées selon les types statistiques définis par Pavoine *et al.*, (2009). La librairie R *ade4* n'étant pas prévue pour traiter ce type d'ordination dans une RLQ, nous avons dû opter pour une analyse de Hill & Smith. La codification initiale en 6 types statistiques (continu («quantitative numeric»), dichotomique (oui/non), ordinal, nominal (ou qualitatif à modalités exclusives) et nominal à choix multiples (variable qualitative binaire à modalités non exclusives)) a donc été simplifiée et recodée en variables qualitative (nominale) et quantitative (numérique).

Une analyse fourth-corner a ensuite été appliquée sur les tableaux d'entrée des analyses multivariées, pour tester individuellement les paires trait-pression, en utilisant le même schéma de permutations que la RLQ. La force de l'association entre les variables de pressions et les traits a été évaluée à l'aide de la statistique D2. L'analyse fourth-corner est une procédure qui s'apparente à des comparaisons multiples. Il est donc recommandé de corriger les seuils de significativité des tests effectués pour limiter le taux de fausse découverte (*c.-à-d.* limiter les erreurs de type 1). Nous avons donc fait l'analyse avec et sans ajustement des *p*.valeurs selon la méthode de Benjamini et Hochberg avec un seuil de significativité (ajusté après correction) fixé à 5%.

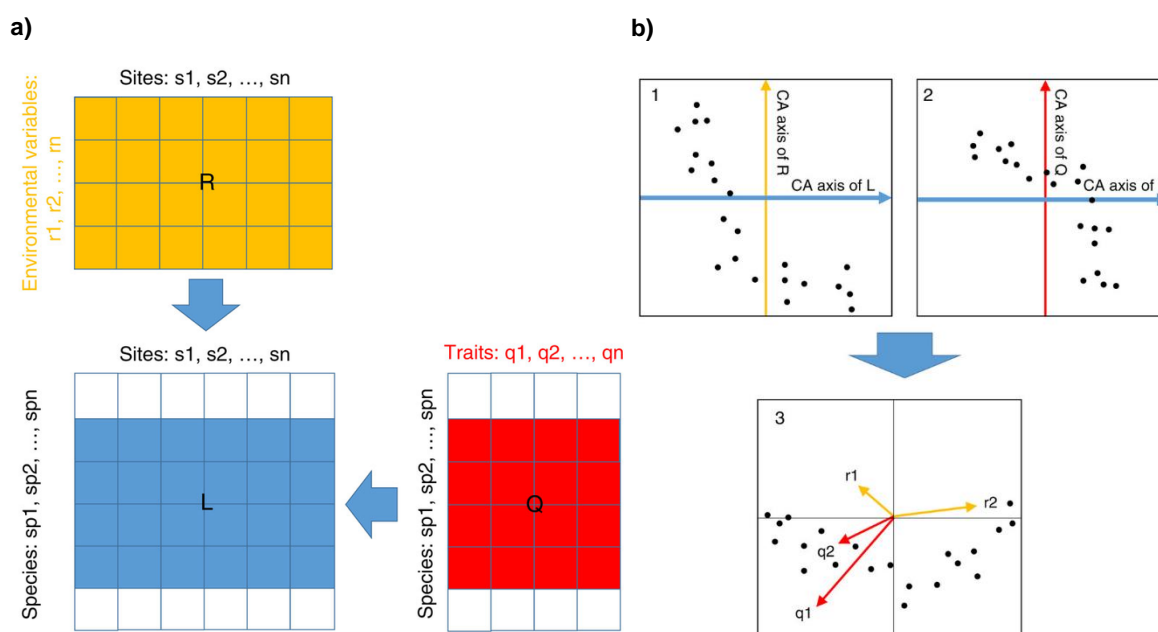


Figure 13 – Principe de l'analyse de co-inertie RLQ. **a)** L'analyse RLQ multivariée relie un tableau de espèces-traits (Q) à un tableau de variables environnementales sur chaque site (R), en utilisant un tableau d'abondances ou d'occurrences d'espèces (L) comme lien. **b)** L'analyse des correspondances (CA) des variables R par rapport à L (graphe 1) et des variables Q par rapport à L (graphe 2) peut être combinée (graphe 3) pour montrer les composantes *r* (variables environnementales du tableau R) et les composantes *q* (traits des espèces du tableau Q) en tant que vecteurs dans un seul graphe double. Modifié d'après Gámez-Virués et al., 2015

L'analyse fourth-corner a enfin été appliquée pour tester les liens entre les axes de la RLQ, les traits et les pressions à l'aide de la fonction *fourthcorner.rlq* de la librairie *ade4* (à l'aide de la statistique D2 et en corrigeant les seuils de significativité des tests comme dans l'analyse *fourthcorner* simple).

Pour les besoins de ces analyses, nous avons réduit le jeu de données à 79 espèces¹² et adapté la codification des traits de la base de données des traits de vie « brute ». Pour permettre le traitement par une analyse sur données mixtes de Hill & Smith, nous avons ainsi simplifié et

¹² Retrait des espèces présentes dans moins 6 relevés et des espèces avec biais de détection (*Eupithecia trisignaria*, *E. tenuiata*, *E. assimolata* et *Catocala nupta*) ou espèces à faible fréquence (< 50%) avec des valeurs de traits (taille corporelle) très supérieures (« outliers ») à l'ensemble des espèces (*Loathoe populi* – 51 sites – et *Smerinthus ocellata* -18 sites).

recodé les 6 types statistiques (quantitative numérique, dichotomique (oui/non), ordinale, qualitative à modalités exclusives et nominale à choix multiples) en variables qualitative (nominale¹³) et quantitative (continue).

2.5.2 Effet des pressions sur les traits de spécialisation

Pour tester l'hypothèse d'un effet des pressions sur la richesse spécifique des espèces spécialistes et des espèces généralistes en fonction de leurs niches trophiques et hydriques, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM, Generalized linear models) adaptés aux données de comptage. Ces modèles estiment les paramètres de relations linéaires entre la richesse spécifique (variable réponse) et les variables de pressions (variables explicatives). Dans notre cas, nous avons surtout cherché à interpréter le sens (augmentation ou baisse de la richesse) et la magnitude de la relation (valeurs des coefficients).

Les modèles poissonniens ayant une tendance à la surdispersion (vérifiée à l'aide d'un test non paramétrique de surdispersion par permutation), nous avons opté pour distribution binomiale négative (« Modèle binomial négatif »). Ce changement de distribution permet d'éviter de sous-estimer les erreurs standard des paramètres et de risquer d'aboutir à des conclusions erronées sur la significativité de la liaison entre la variable réponse et les variables explicatives.

Nous avons comparé les résultats des modèles en traitant séparément les richesses spécifiques : 1) des espèces monophages à oligophages (« spécialistes ») des polyphages (« généralistes »), 2) des espèces selon leur préférence hydrique (hygrophiles, méso-hygrophiles et mésophiles) et 3) les richesses des espèces hygrophiles, méso-hygrophiles et mésophiles dans les deux catégories de spécialisation trophique (monophages à oligophages vs polyphages).

Pour pouvoir comparer les résultats obtenus pour chaque type de richesse spécifique, nous avons utilisé un modèle simple de structure identique pour chaque analyse. Les paramètres retenus sont les variables de pression révélées comme étant les plus influentes par l'analyse des liens traits-pressions (RLQ) et n'étant pas corrélées entre elles à savoir : la pression agricole (AGRI) et la pression d'artificialisation (ARTI). L'équation de ces modèles est la suivante :

$$\begin{aligned} \text{Richesse} &\sim \text{NB}(\mu, \theta) \\ \text{Log}(\mu) &= \beta_0 + \beta_1 \text{AGRI} + \beta_2 \text{ARTI} \end{aligned}$$

L'ensemble des analyses a été fait à l'aide du logiciel R (version 4.2.2 (2022-10-31)) et des bibliothèques « lme4 » (Bates *et al.*, 2023) et « MASS » (Ripley *et al.*, 2023). La qualité globale de l'ajustement des modèles (égalité des variances, distribution des résidus) et les tests de surdispersion des modèles ont été réalisés avec la bibliothèque DHARMA (Hartig, 2022).

¹³ Ce qui a conduit, pour les espèces à traits trophiques à plusieurs modalités à faire les regroupements suivants : « woodies » (TroNI.Woo) pour les espèces inféodées aux arbres et aux arbustes (ligneux au sens large) et « herbaceous » (TroNI.Her) pour les espèces inféodées aux dycotylédones (Forbs) et aux monocotylédones (Graminoids).

3 RESULTATS

Au cours de l'étude, nous avons effectué 336 séances de piégeage (672 heures au total) sur 113 sites et recensé 581 espèces de macro-hétérocères parmi lesquelles 120 (20 %) relèvent du sous-ensemble d'espèces ciblées : 40 espèces hygrophiles, 47 méso-hygrophiles et 33 mésophiles. Ces espèces représentent en moyenne 24,5 espèces par échantillon (26% de l'ensemble des espèces observées par site).

79 de ces espèces ont été conservées pour les analyses présentées ci-après (retrait des espèces à faible fréquence dans les relevés et des espèces avec biais de détection – voir partie matériels et méthodes).

3.1 Description des relations communautés-traites-pressions

Robustesse de l'analyse RLQ

Par rapport aux analyses séparées, les variances des scores des variables de pression et des traits sont bien conservées sur les deux premiers axes de la RLQ (respectivement 83% pour R et 70% pour Q).

Selon le test de randomisation réalisé sur l'inertie totale de l'analyse RLQ (somme des valeurs propres), l'appariement entre les modalités des traits et celles des pressions a une signification statistique même si celle-ci est assez faible (model 2, p -value: 0.0299 et model 4, p -value: 0.0541). On peut donc considérer que l'analyse RLQ montre une relation globale significative entre les traits et les variables de pression et regarder dans quels éléments elle s'exprime.

Présentation des résultats de la RLQ

Le pourcentage d'inertie projeté sur l'axe 1 est de 40,7% et de 25,4% sur l'axe 2, ce qui représente une inertie cumulée de 66 % sur les deux premières dimensions de la RLQ (Figure 14).

Les espèces associées à la partie positive de l'axe 1 (*Anaplectoides prasina*, *Notodonta torva*, *Pterostoma palpina*, *Acronicta alni*, *Deilephila elpenor*, *Autographa jota*) sont des espèces à tendance mésophile (XericAFF : 3) et exploitant surtout des plantes ligneuses (arbustes et arbres - TroNI.Woo). Les espèces polyphages (DietB.Poly) sont aussi associées à cet axe. Ces espèces ont été observées plus fréquemment dans des environnements avec une forte pression d'artificialisation des milieux humides forestiers (ratio forêts naturelles/artificielles élevé). Dans sa partie négative, l'axe 1 est caractérisé par trois traits trophiques (oligophagie, monophagie et dépendance aux plantes graminoides) dont deux qui apparaissent comme étant très liés entre eux (monophagie et dépendance aux plantes graminoides) avec en espèces correspondantes des noctuelles comme *Leucania obsoleta* et *Arenostola phragmitidis*. Ces traits sont surtout représentés dans les milieux humides montrant un nombre élevé de plantes exotiques envahissantes (EEE). Dans une moindre mesure, ces sites sont aussi ceux où l'intensité des traitements phytosanitaires est plus forte (plus fortes valeurs d'IFT communal).

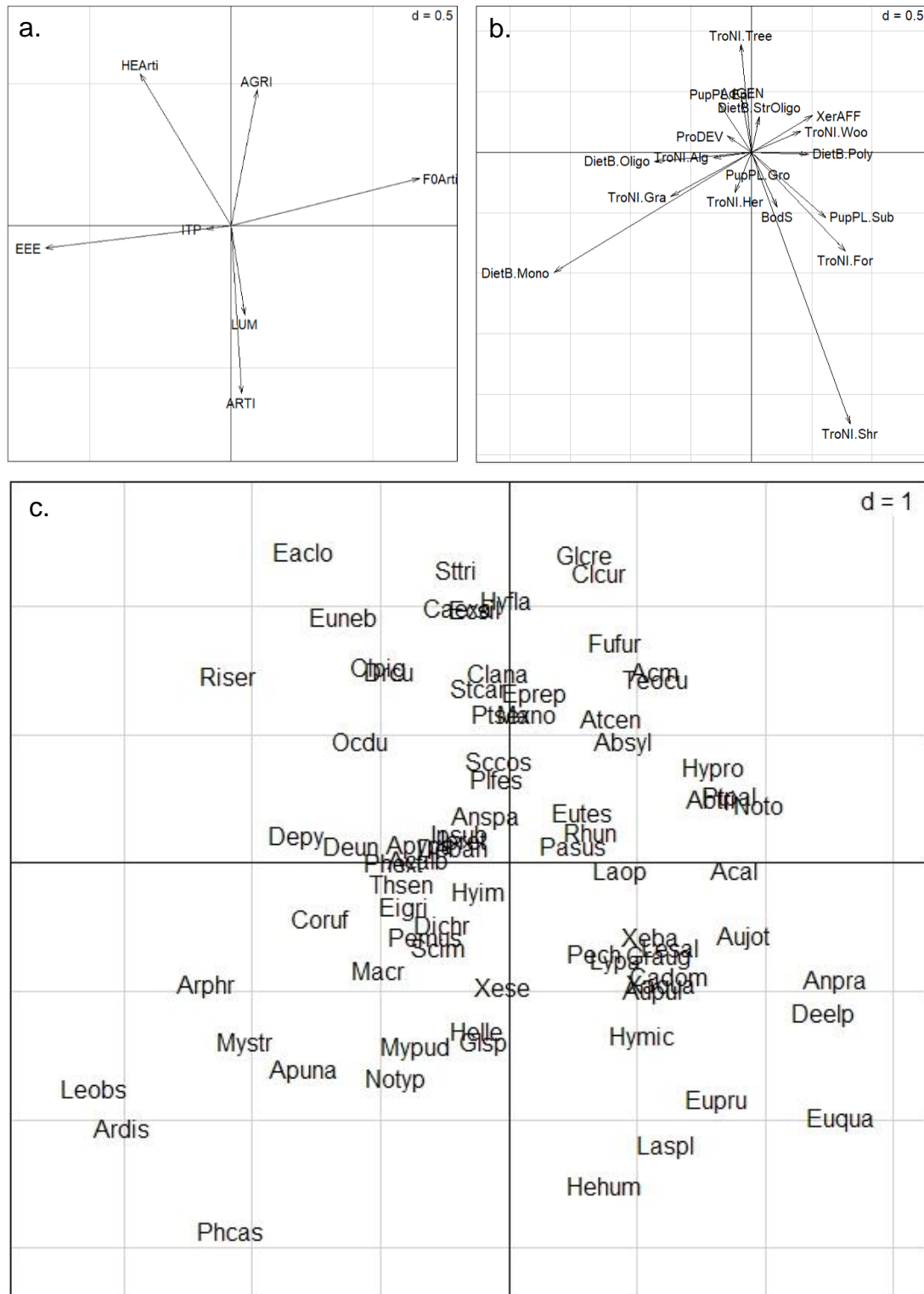


Figure 14 – Représentation du plan 1-2 de l'analyse RLQ : **a)** variables de pressions (coefficients de R) ; **b)** traits (coefficients de Q) ; **c)** espèces (scores des lignes de Q). Codification des noms d'espèces en annexe 1 et des variables de pressions dans le tableau 4. Codification des modalités des traits quantitatifs : BodS : taille corporelle ; XerAFF : affinité hydrique ; ProDEV : développement du proboscis (trompe) ; Trait non visible : Voltinism. Codification des modalités des traits qualitatifs : TroNI : niche trophique - Tree = arbres ; Woo : ligneux (s.l.) ; Shr : arbustes ; Her : dycotylédones + monocotylédones ; For : dicotylédones ; Gra : monocotylédones ; Alg : bryophytes et lichens ; DietB : amplitude de la niche trophique - Mono : monophage ; StrOligo : fortement oligophage ; Oligo : oligophage ; Poly : polyphage ; PupPL : habitat nymphal - Gro : sur le sol (incluant litière) ; Sub : souterrain ; Epi : épiphyte.

L'axe 2 oppose les sites soumis à de fortes pressions agricoles (AGRI) aux sites soumis à une forte pression d'artificialisation (ARTI et LUM). Les sites à fortes pressions agricoles présentent des communautés d'hétérocères dans lesquelles les espèces inféodées aux arbres (TroNi.Tree) sont mieux représentées (*Gluphisia crenata*, *Earias clorana*, *Stegania trimaculata*, *Clostera curtula*). Les sites à fortes pressions d'artificialisation présentent des communautés mal définies du point de vue de leur composition fonctionnelle car comportant des espèces au profil écologique assez variable. Les espèces de grande taille plutôt associées aux plantes herbacées au sens large (mono et dicotylédones) et dont la nymphose s'effectue au sol ou sous terre sont davantage liées à ces contextes (*p. ex. Hepialus humuli*, *Hydraecia micacea* et *Lacanobia splendens*).

Présentation des résultats de l'analyse fourthcorner

La figure 15 illustre les 10 associations significatives relevées entre les modalités des traits et les variables de pressions analysées par paire. Après application de la méthode d'ajustement des *p.valeurs*, plus conservative, l'analyse ne montre plus d'association statistiquement significative.

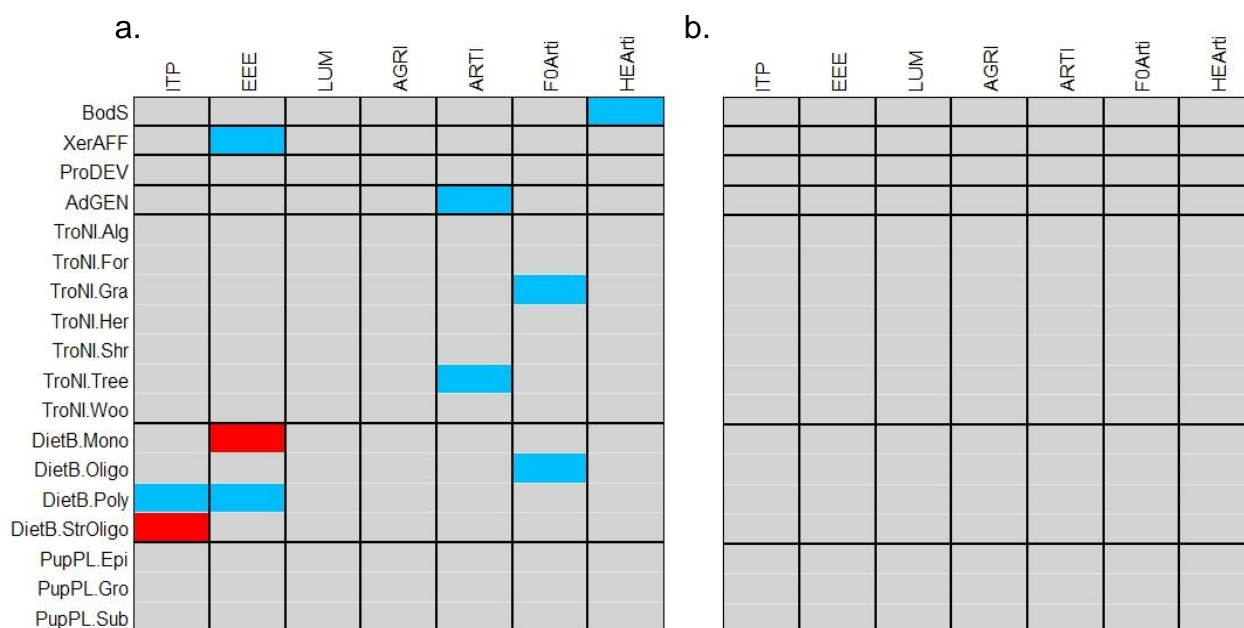


Figure 15 – Résultats de l'analyse fourthcorner. En bleu, les associations bivariées significatives négatives, en rouge les associations significatives positives et en gris, les associations non significatives. **a)** *p.valeurs* sans correction du taux de fausse découverte (FDR); **b)** : avec correction.

Présentation des résultats de l'analyse mixte RLQ - fourthcorner

La combinaison des analyses RLQ et fourthcorner, met en avant l'association significative des modalités de 5 traits et de 4 variables de pressions à l'un des deux premiers axes de la RLQ (**Figure 16**). Les traits significativement liés à l'axe 1 sont des traits trophiques (3 des 4 modalités de DietB : monophage, oligophage et polyphage et TroNi.Gra) et un trait de tolérance au stress hydrique (XerAFF). Les variables de pression qui contribuent significativement à l'axe 1 de la

RLQ sont la pression d'artificialisation des milieux forestiers (FOArti) et le nombre d'espèces exotiques envahissantes (EEE). Autrement dit, les espèces se répartissent selon un gradient monophage-polyphage entre deux profils de zones humides, celles à forte artificialisation forestière et celles à forte présence d'espèces exotiques envahissantes.

Aucun trait n'est significativement lié à l'axe 2 pour lequel nous pouvons confirmer que les pressions agricoles et d'artificialisation relevées autour des zones humides jouent pourtant un rôle significatif dans l'analyse (AGRI positivement et ARTI négativement). Les deux modalités du trait TroNI (niche trophique) qui apparaissent graphiquement les plus associées à ces pressions, « Tree » et « Shrubs », montrent des *p*.valeurs assez nettement différentes l'une de l'autre à l'issue des tests (respectivement 0,141 et 0,732).

La modalité « shrubs » (espèces consommant des arbustes uniquement) est en effet un trait peu représenté dans le jeu de données car porté par une seule espèce (*Eulithis prunata*) elle-même peu fréquente (35% des relevés) ce qui conduit à lui donner un poids artificiellement fort dans l'ordination basée sur l'AFC.

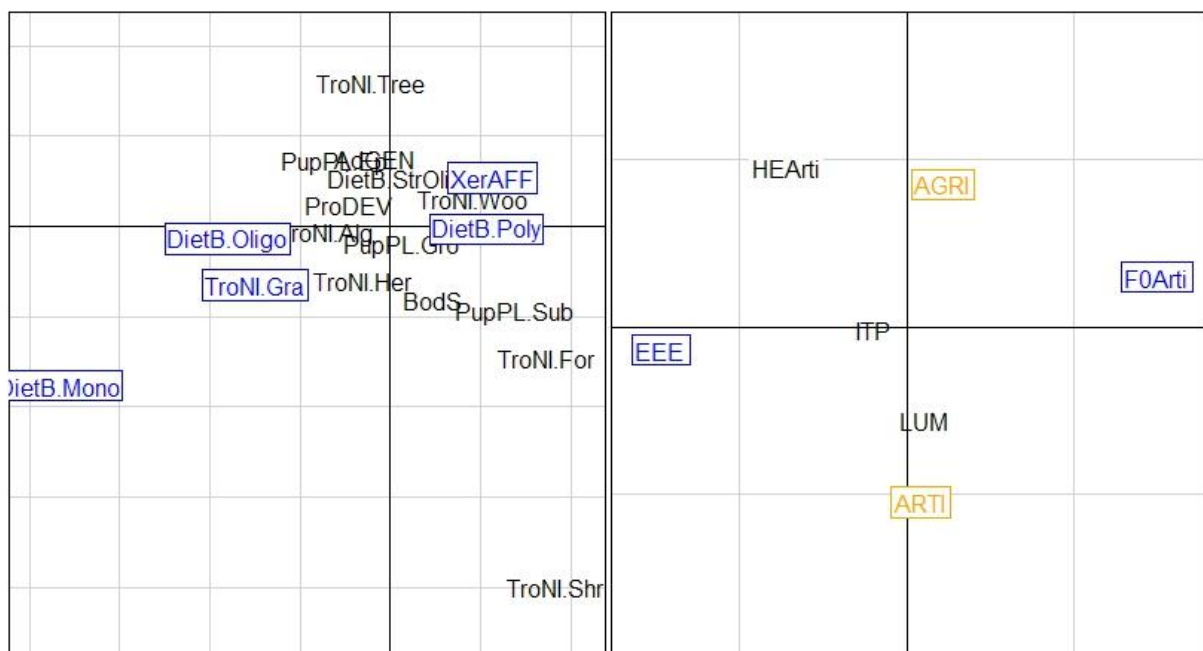


Figure 16 – Résultats de l'analyse RLQ et fourth corner. En bleu, les associations significatives avec l'axe 1 et en orange avec l'axe 2 (traits et variables sans liens significatifs en noir).

Il est à noter que l'analyse mixte modère la force de certaines relations bivariées traits-pression (figure 9). Par exemple, la modalité « Tree » du trait « Niche Trophique » (TroNI. Tree) et le nombre de générations annuelles qui ressortent comme liées significativement à la pression d'artificialisation ne le sont plus dans l'approche multivariée de la RLQ.

Il n'y a pas non plus de concordance complète entre l'opposition pressions agricoles-artificialisation de la RLQ (axe 2) et les variables de pressions analysées par l'analyse 4th corner seule. En effet, dans cette dernière, la pression agricole n'est pas identifiée comme liée à un ou

plusieurs traits et, inversement, la variable de pression agro-pastorale, non significative sur la RLQ, ressort comme étant liée au trait de taille corporelle (BodS) dans l'analyse 4th corner.

3.2 Effet des pressions sur la spécialisation

La première analyse sur les traits de spécialisation trophique (mono-oligophages vs polyphages) des espèces dans leur ensemble (**tableau 5**) indique que la richesse en espèces spécialistes et la richesse en généralistes baissent selon le même ordre de grandeur en fonction des pressions d'artificialisation et agricoles. Dans les modèles, les seuls coefficients de régression significativement différent de 0 sont ceux de la variable ARTI ($p = 0.008$ pour les spécialistes et $p = 0.025$ pour les généralistes).

L'analyse selon la niche hydrique des espèces, c'est-à-dire leur degré de préférence pour les milieux humides montre des tendances similaires quel que soit le groupe d'espèces (hygrophile, méso-hygrophile ou mésophiles). L'effet de la pression d'artificialisation (variable ARTI) est plus fort que celui des pressions agricoles sur les 3 groupes d'espèces même si cette tendance est plus robuste pour les espèces méso-hygrophiles ($p = 0.004$).

Dans tous les modèles testés, la déviance expliquée est très faible ce qui limite les possibilités d'interprétation.

Tableau 5 – Résultats des modèles de régression binomial négatif montrant les liens entre la richesse spécifique des espèces spécialistes et généralistes (selon la niche trophique et selon la niche hydrique) et les variables de pressions (centrées-réduites).

Variable	Coeff.	exp(Coeff.)	Val.p	IC 5 % exp(Coeff.)	IC 95 % exp(Coeff.)	% dev.
<i>Spécialistes mono-oligophages - Total</i>						
Constante	2.65	14.2	<0.001 ***	13.2	15.3	6.41
AGRI	-0.06	0.94	0.2	0.87	1.02	
ARTI	-0.11	0.89	0.008 **	0.82	0.97	
<i>Généralistes polyphages - Total</i>						
Constante	2.40	11.2	<0.001 ***	10.4	12.1	4.6
AGRI	-0.03	0.97	0.5	0.89	1.06	
ARTI	-0.10	0.90	0.025 *	82	0.99	
<i>Hygrophiles - Total</i>						
Constante	1.72	5.61	<0.001 ***	5.00	6.29	3.3
AGRI	-0.09	0.92	0.2	0.81	1.04	
ARTI	-0.125	0.88	0.054 .	0.77	1.01	
<i>Mésohygrophiles - Total</i>						
Constante	2.33	10.3	<0.001 ***	9.57	11.1	6.8
AGRI	-0.02	0.98	0.7	0.91	1.07	
ARTI	-0.13	0.88	0.004 **	0.81	0.96	
<i>Mésophiles - Total</i>						
Constante	2.15	8.64	<0.001 ***	8.08	9.23	5.25
AGRI	-0.0001	1.00	0.99	0.93	1.07	
ARTI	-0.09	0.91	0.019 *	0.85	0.98	

L'analyse sur les traits de spécialisation trophique selon la niche hydrique des espèces (tableau 6) indique que la richesse en espèces *mono-oligophages hygrophiles* baisse globalement en

fonction des deux types de pressions mais que seule la pression des pratiques agricoles (variable AGRI) a un effet significatif ($p = 0.01$). Elle baisse également globalement pour les espèces *mono-oligophages méso-hygrophiles* et de façon significative ($p = 0.008$) en fonction de la pression d'artificialisation. Le modèle utilisé pour l'analyse des richesses des espèces *mono-oligophages mésophiles* semble indiquer aussi une baisse de richesse pour les deux types de pression AGRI et ARTI mais sans effets significatifs et avec une très faible part de la variation de richesse expliquée (1,1%).

Pour les espèces polyphages, l'analyse ne fait pas ressortir de tendances nettes pour les espèces hygrophiles mais pour les *polyphages méso-hygrophiles* et les *polyphages mésophiles*, les baisses de richesse sont significatives (respectivement $p = 0.053$ et 0.088) lorsque la pression d'artificialisation s'accroît.

D'une façon générale, malgré les limites des modèles et la faiblesse des effets observés, ces résultats attestent d'une baisse de la richesse spécifique en fonction des pressions qui s'exercent sur les zones humides étudiées (coefficients négatifs dans la majorité des cas). Le sens de la relation est toujours négatif dans le cas des espèces mono-oligophages et quel que soit la niche hydrique des espèces.

Tableau 6 – Résultats des modèles de régression binomial négatif montrant les liens entre la richesse spécifique des espèces spécialistes et généralistes (selon la niche trophique combinée avec la niche hydrique) et les variables de pressions (centrées-réduites).

Variable	Coeff.	exp(Coeff.)	Val.p	IC 5 % exp(Coeff.)	IC 95 % exp(Coeff.)	% dev.
<i>Mono-oligophages hygrophiles</i>						
Constante	0.61	1.84	<0.001	1.53	2.2	5.7
AGRI	-0.26	0.77	0.01*	0.62	0.94	
ARTI	-0.13	0.88	0.2	0.72	1.07	
<i>Mono-oligophages méso-hygrophiles</i>						
Constante	1.95	7.01	<0.001	6.44	7.62	6.9
AGRI	-0.03	0.97	0.5	0.88	1.06	
ARTI	-0.13	0.88	0.008 **	0.79	0.96	
<i>Mono-oligophages mésophiles</i>						
Constante	1.66	5.27	<0.001	4.83	5.73	1.1
AGRI	-0.02	0.98	0.7	0.89	1.08	
ARTI	-0.05	0.95	0.3	0.86	1.04	
<i>Polyphages hygrophiles</i>						
Constante	1.41	4.10	<0.001	3.71	4.64	0.5
AGRI	-0.04	0.96	0.5	0.85	1.08	
ARTI	-0.03	0.97	0.7	0.86	1.10	
<i>Polyphages méso-hygrophiles</i>						
Constante	1.24	3.45	<0.001	3.05	3.89	3.1
AGRI	-0.06	0.94	0.4	0.83	1.07	
ARTI	-0.14	0.87	0.053.	0.75	1.00	
<i>Polyphages mésophiles</i>						
Constante	1.24	3.48	<0.001	3.13	3.86	6.1
AGRI	0.02	1.02	0.7	0.91	1.14	
ARTI	-0.11	0.90	0.088.	0.79	1.01	

4 DISCUSSION ET PERSPECTIVES

4.1 Discussion écologique

Description des relations communautés-traités-pressions

Pour répondre à la sous-question 1, nous faisons l'hypothèse d'une correspondance entre des combinaisons de traits qui structurent les communautés et des combinaisons des pressions traduisant un gradient d'anthropisation.

Nos résultats valident en partie cette hypothèse. Il y a bien des combinaisons de traits de part et d'autre des axes de l'analyse RLQ mais pas de combinaisons de pressions. Ainsi, les traits s'avèrent être davantage associés à des pressions non reliées les unes aux autres.

Le long de l'axe 1, deux variables indicatrices de pressions s'opposent : la richesse en plantes exotiques envahissantes et la pression d'artificialisation des milieux forestiers humides (remplacement des forêts naturelles par des plantations d'essences allochtones).

De prime abord, cela n'évoque pas un gradient de pression explicite. Nos connaissances des sites et territoires d'étude nous permettent toutefois de l'interpréter en lien avec l'axe 2 opposant les pressions agricoles et d'artificialisation. Au regard des communautés d'hétérocères observées, il traduirait des conditions de pressions urbaines et/ou agricoles intermédiaires (*c.-à-d.* modérées) dans lesquelles se distingueraient deux situations: i) un contexte plus humide dans lequel les milieux humides coexistent avec des milieux aquatiques (étangs artificiels, cours d'eau canalisés– Figure 17a) et ii) un contexte moins humide où les milieux humides coexistent avec des milieux forestiers plus ou moins gérés pour la production de bois (peupleraies– Figure 17b).



Figure 17 – **a)** zone humide riveraine de plan d'eau avec présence d'espèces exotiques envahissantes (*Hydrocotyle ranunculoides* au premier plan), **b)** zone humide en contexte de petite vallée avec monoculture de peupliers euraméricains (ici stade post-coupe rase avec replantation récente).

- Dans le premier cas, le nombre d'EEE est élevé car beaucoup sont des plantes aquatiques (*Elodea nuttallii*, *Lemna minuta*, *Azolla filiculoides*, *Myriophyllum heterophyllum*, *Ludwigia grandiflora*, *Hydrocotyle ranunculoides*) ou proliférant sur des milieux marqués par les perturbations induites par l'exploitation de carrières de granulats ou de tourbe (*Symphyotrichum lanceolatum*, *Buddleja davidii*, *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Bidens frondosa*). Les espèces d'hétérocères les plus hygrophiles sont plus fréquentes dans les relevés faits dans ces contextes (*Leucania obsoleta*, *Arenostola phragmitidis*, *Phragmataecia castanea*, *Mythimna straminea*). Les traits trophiques (monophagie, oligophagie et dépendance aux plantes graminoides pour la RLQ) et physiologiques (tolérance au stress hydrique dans l'analyse 4th corner seule) de ces espèces de roselières se retrouvent ainsi associés à une forte présence d'EEE mais le lien de cause à effet entre les deux est difficile à établir et même assez improbable.
- Dans le second cas, le ratio forêts humides artificielles/forêts humides naturelles est élevé et caractérise les zones plus forestières dans lesquelles les forêts marécageuses et/ou alluviales spontanées sont remplacées par des plantations de peupliers euraméricains et interaméricains¹⁴. Ces forêts de substitution sont, dans la zone d'étude, implantées de longue date (fin XIX^e - début du XX^e siècle¹⁵) sur des sols humides préalablement drainés et il n'est pas étonnant d'y retrouver plutôt des espèces polyphages et mésophiles (valeur du trait XericAFF élevée) indicatrices d'un assèchement et d'une modification de la flore du sous-étage (flore nitrophile et rudérale).

Le long de l'axe 2, nous avons mis en évidence un gradient urbain-rural plus évident avec deux variables de pression très structurantes (AGRI et ARTI) et deux variables de pressions significativement associées à certains traits lorsqu'on les analyse avec la méthode 4th corner seule (HEArti et ITP).

- La variable AGRI décrit des contextes d'agriculture intensive (céréales et cultures légumières dans la zone d'étude) et joue un rôle significatif dans l'ordination mais nous n'avons pas mis en évidence d'association traits-pressions. Cela peut être dû au fait que les sites les plus altérés par l'influence des pratiques agricoles ou isolés dans ces contextes très inhospitaliers sont globalement très pauvres et ne permettent tout simplement pas de dégager des associations traits-pressions faute d'espèces suffisamment fréquentes dans le jeu de données.
- La variable HEArti (pressions des pratiques agropastorales) dénote plutôt de contextes ruraux « semi-naturels » avec des systèmes de polyculture élevage comprenant des prairies permanentes. Les zones humides y sont mieux représentées qu'en grande culture malgré leur forte artificialisation (l'indicateur traduit la conversion des zones humides

¹⁴ Divers cultivars issus d'hybridations entre des peupliers noirs européens et des peupliers noirs américains (*Populus nigra* x *Populus deltoides*) ou de peupliers noirs américains avec des peupliers baumiers américains (*Populus deltoides* x *Populus trichocarpa*).

¹⁵ La Picardie est la première région populicole de France avec 30 000 ha de surface plantée (soit 10% de la surface forestière régionale). Le peuplier est aussi la première essence récoltée en Nord-Pas de Calais Picardie (Zapater & Chapelet, 2012).

originelles en pâtures humides ou en prairies de fauche) et abritent notamment des espèces qui ont une taille inférieure à la moyenne des espèces d'après l'analyse bivariée 4th corner. Cette variable n'est toutefois pas significativement liée à l'analyse simultanée espèces-traits-pressions de la RLQ.

- La variable ARTI (pression d'artificialisation) qui intègre les surfaces bâties et le réseau d'infrastructures (routes, voies ferrées) caractérise des contextes urbains à péri-urbains. Cette pression semble exclure les espèces inféodées aux ligneux hauts (TroNI, Tree) et plurivoltines (deux à trois générations annuelles). Elle est très corrélée à l'indicateur de pollution lumineuse (LUM) qui ne semble pas fortement lié aux traits des espèces et qui peut présenter des effets confondants avec les effets de l'urbanisation.

Il est étonnant de constater que la fréquence de traitement phytosanitaire (ITP) ne soit pas impliquée davantage dans la construction des axes de la RLQ et *a fortiori* en combinaison avec les pressions agricoles alors qu'elle ressort comme une pression importante dans l'analyse 4th corner. En effet, dans cette analyse, elle est corrélée négativement à la modalité du trait trophique « polyphage » et positivement à la modalité « fortement oligophage » ce qui peut s'interpréter comme une sensibilité plus marquée des espèces généralistes aux traitements. Ces espèces exploitent un plus grand nombre de plantes et seraient potentiellement plus exposées au stade larvaire, notamment en marge des milieux humides au contact des cultures où les insecticides ont encore des effets notables sur les chenilles (Hahn *et al.*, 2015).

Nous sommes parvenus à mettre en évidence avec plus ou moins d'incertitude que cinq traits sont plus significativement associés aux pressions étudiées : l'étendue de la niche trophique (3 modalités), la niche trophique larvaire (1 modalité) et la tolérance au stress hydrique. Les hétérocères monophages à oligophages répondent négativement à l'altération du caractère humide des zones étudiées même si nous ne cernons pas bien les pressions en jeu. Ces espèces sont notamment des espèces consommant des plantes graminoides (poacées, cypéracées) et tolérant la présence de l'eau. La réponse inverse de la communauté s'exprime par une fréquence plus importante des espèces polyphages et tolérant les conditions plus sèches.

Par rapport à une classification fonctionnelle basée uniquement une analyse théorique des combinaisons de traits de vie compilée dans une base de données (Pavlikova et Konvicka, 2012 ; Lebrun *et al.*, 2015 ; Potocky *et al.*, 2018), nous avons expérimenté une approche des traits avec des communautés réelles et des données de terrain. Pour autant, peut-on considérer que les relations établies entre les pressions et les traits constituent des réponses adaptatives ou des stratégies écologiques ? Et quelles en seraient les mécanismes sous-jacents ?

Sans ignorer les impacts évolutifs avérés des pressions anthropiques sur le temps long (Charmantier *et al.*, 2021), le pas de temps impliqué dans notre étude et abordé avec notre approche descriptive des pressions et des communautés incite davantage à aborder ces questions sous l'angle des processus biogéographiques (stochastiques) et écologiques (déterministes) survenus à l'échelle historique. En effet, dans notre cas, plus qu'une adaptation sur le temps de l'évolution, les communautés que nous avons étudiées et leur suite de traits

constituent vraisemblablement un héritage de communautés déjà formées à partir de l'assemblage régional d'espèces et qui ont subi des suppressions et/ou des apports de nouvelles espèces sous l'effet des modifications anthropiques (*p. ex.* disparition des espèces des tourbières actives comme *Celaena haworthii* ou installation d'espèces comme *Lacanobia splendens* – Rey & Marescaux, 2017). Aux échelles régionale et locale, les pressions à l'œuvre depuis plusieurs siècles forment des suites d'événements aux conséquences cumulatives sur les ressources offertes aux hétérocères dans les habitats humides (« contingence historique », Fukami, 2015). Ces événements et leur instabilité spatio-temporelle ont pu influencer de façon plus ou moins aléatoire la migration des espèces et les dynamiques locales de leurs populations. Ces effets d'« héritage écologique » (Foster *et al.*, 2003 ; Kuussaari *et al.*, 2009) sont documentés à l'échelle du paysage pour la flore des milieux humides (Loiselle *et al.*, 2020) ou encore, celle des forêts (Bergès & Dupouey, 2017 ; Lenoir *et al.*, 2022), et probablement impliqués également dans les communautés d'insectes phytophages associées.

En contexte de fortes pressions agricoles, les espèces des milieux herbacés hygrophiles manquent et les communautés sont plutôt constituées par des espèces à profil forestier (traits trophiques liés aux arbres). Nous pouvons raisonnablement considérer qu'elles possèdent des traits leur permettant de se maintenir ou de recoloniser les zones humides très agricoles où des linéaires d'arbres et des bosquets forment des habitats de substitution à l'instar d'autres contextes non humides dans lesquels les haies jouent cette fonction d'habitat pour les hétérocères (Merckx & McDonald, 2015 ; Slade *et al.*, 2013 ; Coulthard *et al.*, 2016). En outre, il faut noter que le temps de renouvellement des arbres est plus long que celui des herbacées (Lopez *et al.*, 2002) et qu'ils présentent donc une réponse plus lente aux perturbations ce qui indique peut-être davantage une « dette d'extinction » (Tilman *et al.*, 1994 ; Kuussaari *et al.*, 2009) qu'une véritable capacité à persister dans ces environnements agricoles. Il conviendrait aussi d'approfondir la compréhension de cette apparente résilience en étudiant particulièrement le lien avec les traits des stades pré-imaginaux qui n'ont qu'une faible incidence dans nos résultats : lieu de nymphose épigé (protégé du labour) vs souterrain ou herbacé chez les espèces des environnements moins agricoles ou encore en fonction des communautés de prédateurs insectivores elles-mêmes sous influence des pratiques agricoles. En effet, du point de vue éco-évolutif, les traits comportementaux (présence/absence de cocon, choix du site de nymphose) et morphologiques (aposématisme/homochromie) du stade chrysalide sont connus pour être liés à des stratégies d'évitement de la prédation (Lindstedt *et al.*, 2019 ; Tsubuki *et al.*, 2023).

Pour toutes ces raisons, les assemblages que nous avons relevés et leurs traits pourraient donc résulter d'un filtrage environnemental (Keddy, 1992) impliquant moins une adaptation qu'une tolérance due au maintien partiel de certaines ressources peu affectées par les pressions. Le cas des communautés appauvries (par rapport aux citations des années 1960-1970) mais encore pourvues en espèces paludicoles dans les zones humides très aménagées avec des marais fragmentaires insérés dans une trame artificialisée (Réserve Naturelle des Marais d'Isle

de Saint-Quentin et autres sites des vallées de la Somme, de l'Avre, de l'Authie) irait dans ce sens.

L'homogénéisation et la simplification des complexes d'habitats humides au sein de milieux ayant conservé leur caractère de zone humide pourrait également jouer un rôle de filtre. Dans les marais du bassin Artois-Picardie, le remplacement des végétations d'hélophytes semi-aquatiques et de bas-marais mésotrophes au profit de roselières eutrophes atterries a sans doute avantagé les espèces de papillons ayant les stratégies écologiques compatibles avec ces évolutions, comme le fait d'exploiter des plantes hôtes qui forment des colonies denses (cypéracées et poacées rhizomateuses), y compris dans des habitats de faible superficie. Les *Archana* par exemple sont connus pour se maintenir dans des habitats de 2 hectares voire moins (Tscharntke, 1991 ; Lebrun, 2015). Pour les espèces les plus mobiles, dans les grands continuums alluviaux, la recolonisation depuis des populations puits est également un mécanisme susceptible d'expliquer une certaine résilience de ces communautés (fonctionnement en métacommunautés et/ou en métapopulations), mais le manque de données fiables sur les traits de mobilité ne nous permet pas de le montrer (nos relevés de terrain nous ont toutefois permis de noter la présence de la noctuelle *Arenostola phragmitidis* à 2 km d'une roselière – Lebrun, 2015).

A l'opposé de ces populations relictuelles d'espèces « paludicoles » (axe 2 de la RLQ), les communautés observées sont encore bien pourvues en espèces mésophiles dont les traits dénotent d'une bonne adaptation aux environnements perturbés et instables (mégaphorbiaies, friches). Là encore il s'agit de traits que nous n'avons pas pu exploiter dans nos analyses mais la mobilité (*Deilephila elpenor*) ou la flexibilité du cycle de développement (*Dyachrisia chrysytis*, *Autographa jota* – cf Saulich *et al.*, 2017) pourraient être des traits impliqués dans une plus grande capacité à recoloniser des espaces après perturbation à partir de communautés établies en dehors des zones humides.

Effets des pressions sur la spécialisation

Pour répondre à la sous-question 2, nous faisons l'hypothèse qu'avec une anthropisation accrue, le nombre d'espèces spécialistes (monophages à oligophages) au sein de la communauté diminuait davantage que celui des généralistes (polyphages).

Il s'avère que nos résultats ne soutiennent pas clairement cette hypothèse puisque nous avons montré que quel que soit le niveau de spécialisation trophique ou hydrique, la richesse spécifique des communautés baisse de façon similaire.

Nous faisons également l'hypothèse que la relation entre la spécialisation trophique et le gradient d'anthropisation était modulée par la niche hydrique des espèces. Nos résultats ne valident pas non plus cette hypothèse puisque les richesses en espèces spécialistes ou généralistes baissent aussi de façon similaire lorsqu'on tient compte de leur affinité pour les habitats plus ou moins humides (hygrophiles à mésophiles).

Pour comprendre ces résultats, il faut considérer que nous avons adopté une classification relativement simple pour séparer les espèces spécialistes des espèces généralistes et que cela

présente deux limites : 1) discrétiser un trait écologique qui est en réalité un continuum sur un gradient de spécialisation (Dapporto & Dennis, 2013 ; Suchackova Bartonova *et al.*, 2014) et 2) exclure d'autres dimensions de la niche écologique réalisée des espèces concernées en se limitant au régime alimentaire des chenilles ou au niveau hydrique de la végétation servant d'habitat larvaire.

En effet, la niche écologique s'exprime dans des dimensions multiples (Hutchinson, 1957 ; Devictor *et al.*, 2010) qui reflètent un optimum sur divers gradients de ressources et de conditions environnementales. Dans le cas des papillons, ce sont par exemple les ressources liées à l'alimentation des adultes, les ressources spatiales liées aux déplacements ou encore les gradients de conditions abiotiques (humidité, chaleur) qui entrent aussi en jeu dans la spécialisation (Dennis, 2010). La niche trophique elle-même intègre des processus complexes mettant en jeu la valeur nutritive des plantes et le métabolisme des chenilles. Une espèce « généraliste » comme *Rivula sericealis* (présente dans 80% de nos relevés) exploitant diverses graminées peut ainsi être impactée par les pratiques agricoles du fait de l'augmentation des éléments azotés dans les tissus foliaires qui font augmenter sensiblement le taux de mortalité des chenilles (Kurze *et al.*, 2018 – Figure 18). Dans le contexte des zones humides, où les nutriments en transit dans les nappes et les eaux de surfaces constituent des stocks à forte rémanence (Martin *et al.*, 2021), il est envisageable qu'un nombre non négligeable d'espèces au demeurant peu menacées car « généralistes » soient sujettes à ce phénomène, ce qui expliquerait en partie la baisse de richesse que nous avons observées.

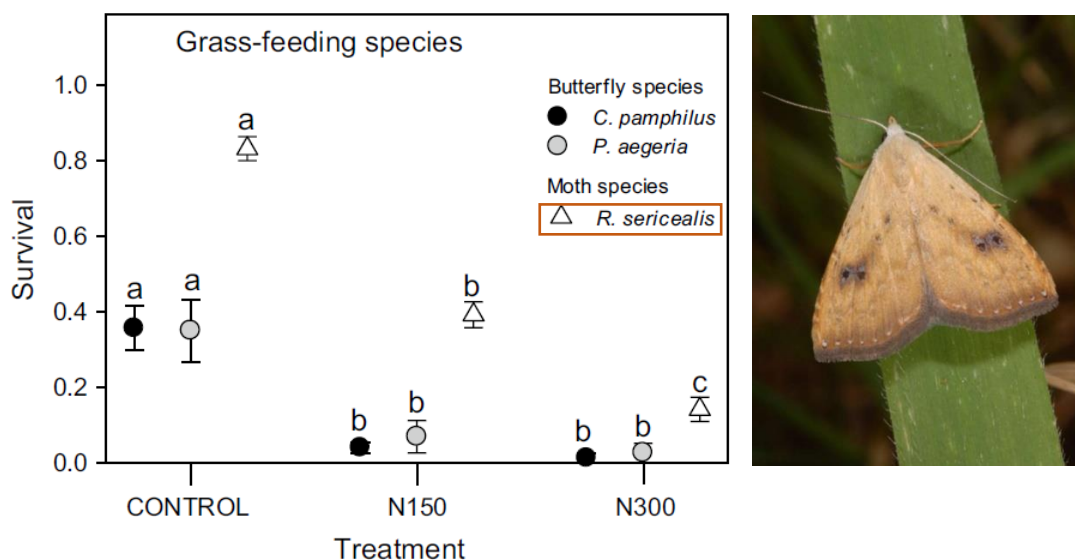


Figure 18 – Taux de survie des chenilles de trois espèces graminivores dont *Rivula sericealis* (photo à droite) en fonction d'un niveau de fertilisation azotée croissant. Les lettres différentes au-dessus des barres d'erreur indiquent des différences significatives entre les traitements (CONTROL = groupe de contrôle ; N150 et N300, respectivement, traitement de fertilisation avec 150 et 300 kg N ha⁻¹ an⁻¹) – modifié d'après Kurze *et al.*, 2018. Crédit photographique : W. Wagner.

En outre, si les traits écologiques sont labiles comme l'avancent certains auteurs (Losos, 2008) alors la spécialisation écologique basée sur ces traits peut elle-même être dépendante d'un contexte spatial ou temporel donné (Barnagaud *et al.*, 2011). Ainsi, sous l'hypothèse de cette

spécialisation contextuelle, les « généralistes » trophiques et hydriques pourraient être des « spécialistes » sur d'autres axes de leur niche et se révéler tout aussi sensibles aux pressions. Pour les pressions liées à l'artificialisation (qui ressortent davantage que les pressions agricoles dans nos résultats), il est possible que le micro-climat local plus chaud et plus sec puisse, par exemple, affecter des espèces mésophiles associées aux ambiances « fraîches » comme *Anaplectoides prasina* ou *Eulithis prunata* qui sont des généralistes polyphages. Nous n'avons pas non plus accès aux informations renseignant sur l'incidence des pressions sur les interactions avec d'autres organismes au cours du temps : prédateurs (oiseaux, chiroptères) et parasites (hyménoptères, diptères) notamment. Or, la niche réalisée peut également être modulée par ces facteurs (Holt, 2009 ; Wisz *et al.*, 2013). Les pressions affectant les relations de compétition entre espèces à exigences proches peuvent de la même manière induire des variations de composition dans les assemblages et expliquer l'évolution à court terme (quelques décennies) de la niche réalisée de certaines espèces pourtant « généralistes ». En effet, à l'instar de cas observés chez certains papillons diurnes associées à des plantes rudérales comme les orties (Audusseaux *et al.*, 2016), des « généralistes » peuvent se spécialiser sur de nouveaux habitats et s'extraire d'un assemblage donné sous l'effet de l'arrivée de nouvelles espèces exploitant les mêmes ressources. Dans les cas des milieux humides, il n'est pas exclu que les recompositions taxonomiques qui font suite aux apports d'espèces en provenance des milieux adjacents devenus inhospitaliers (voir Spitzer & Danks, 2006 pour les tourbières), puissent ainsi avoir une incidence à moyen ou court terme sur la niche réalisée des espèces initialement « généralistes ».

Les dimensions de la niche en termes « d'habitats » sont par ailleurs complexes à définir chez les lépidoptères car multi-échelles et à composantes multiples en fonction des stades ontogéniques (Dennis, 2010 ; 2020). On peut donc également faire l'hypothèse que les pressions altèrent des ressources qui ne sont limitantes qu'à un stade donné du développement de « généralistes » à l'état larvaire mais « spécialistes » à l'état adulte (ou inversement) occasionnant des pertes d'espèces dans les assemblages locaux même en présence des plantes-hôtes ou des formations végétales sensées leur servir d'habitat larvaire.

Enfin, pour éclairer ces résultats, il convient de revenir sur l'approche que nous avons suivie pour définir la communauté-cible. Ne manque-t-il pas dans notre jeu de données une quatrième catégorie d'espèces qui permettraient de révéler une autre réponse de la « communauté » aux pressions ? En l'occurrence, les espèces que nous n'avons pas incluses car liées aux milieux non humides mais qui coexistent avec les espèces de zones humides. Nonobstant le problème d'inclusion d'espèces potentiellement non originaires du site (voir partie matériels et méthodes), la prise en compte d'un plus grand nombre d'espèces affinerait sans doute l'analyse. Premièrement pour des raisons évidentes de puissance statistique (nombre d'espèces plus conséquent¹⁶) mais aussi et surtout parce qu'une partie d'entre-elles

¹⁶ Dans cette étude, nous avons exclu en moyenne 70,5 (SE ± 21) espèces par site soit en moyenne 73,7 % espèces (SE ± 11) de la richesse totale observée par site. Le nombre moyen d'espèces conservées dans les analyses (hygrophiles à mésophiles) est de 24,5 espèces (SE ± 9) par site.

effectuent leur développement dans la zone humide et qu'elles sont susceptibles de participer à la réponse globale de la communauté aux pressions. En outre, sous l'hypothèse d'une homogénéisation biotique (Olden *et al.*, 2006) accompagnée d'une hausse de richesse des communautés locales (Sax & Gaines, 2003) l'inclusion de ces espèces pourrait montrer plus facilement la hausse de la richesse en généralistes à laquelle nous nous attendions.

Néanmoins, l'approche suivie présente l'intérêt de nuancer le fait généralement admis que les espèces à plus forte spécialisation trophique sont plus impactées par la dégradation de leurs habitats et la perte d'habitats que les généralistes (Coulthard *et al.*, 2019, Wölfling *et al.*, 2019) précisément parce qu'en recentrant l'analyse sur le sous-ensemble d'espèces hygrophiles à mésophiles, elle fournit un autre angle de vue sur la spécialisation à l'échelle d'un assemblage. Être polyphage sur des plantes hôtes hygrophiles (p. ex. *Acrionicta albovenosa* sur *Carex* spp., *Juncus* spp., *Lysimachia vulgaris*, *Iris pseudacorus*, *Phalaris arundinacea*) implique sans doute effectivement une sensibilité plus forte aux pressions qu'être polyphage sur des plantes non hygrophiles et qui plus est ubiquistes. De même, être une espèce d'affinité « mésophile » n'exclue pas d'avoir un optimum de développement dans des conditions moyennes d'humidité et donc d'être spécialiste sur cette dimension de la niche écologique.

4.2 Discussion méthodologique

Choix et mesure des indicateurs de pression

Le gradient d'anthropisation révélé par l'analyse RLQ et la structuration des liens entre les facteurs de pressions et les traits sont cohérents avec les caractéristiques d'un territoire à forte empreinte anthropique comme le nord de la France. Cependant, les variables choisies ne sont sans doute pas les indicateurs les plus performants pour les relier à la réponse des communautés d'hétérocères et comprendre les mécanismes en jeu. Concomitamment aux variations de surfaces agricoles et/ou urbaines, d'autres processus modifient l'environnement des zones humides (Faulkner, 2004) et donc le filtrage des communautés. Avec davantage de surfaces urbanisées et/ou cultivées, la fragmentation des habitats augmente, la surface des habitats favorables diminue et les déplacements des espèces sont contraints (Johnson, 2001 ; Concepción *et al.*, 2015). Des variables de pressions complémentaires visant la configuration paysagère des taches bâties et/ou agricoles nous auraient permis d'aborder cet aspect qui détermine peut-être la réponse des communautés d'hétérocères davantage que la surface.

De plus, les surfaces artificialisées mélangent ici le bâti dense des centres urbains et le bâti lâche des zones péri-urbaines et rurales. Or les conséquences sur les milieux et les organismes ne sont pas les mêmes. Il est vraisemblable que les zones humides proches de grands centres urbains sont affectées par les phénomènes d'îlots de chaleur de façon plus prononcée que les zones construites en campagne avec des conséquences sur les lépidoptères à l'échelle des individus et/ou des communautés (voir Kaiser *et al.*, 2016 ; Merckxs *et al.*, 2021). On peut également présumer que les zones rurales, voire péri-urbaines, présentent des structures paysagères (jardins, haies) permettant encore les déplacements ou offrant des habitats

complémentaires (« spillover » ou « débordement » depuis les zones humides connexes) ou refuge (Ellis & Wilkinson, 2020).

En outre, le choix méthodologique de n'avoir pas inclus des indicateurs de « non pression » a sans doute une incidence sur l'image que donnent nos résultats. La taille des zones humides effectives par exemple nous aurait informé de la quantité d'habitat disponible et de potentiels impacts de la diminution de celle-ci sur les communautés hétérocères (voir Merckx *et al.*, 2019). Nous avons cependant contrôlé *a posteriori* l'effet potentiel de la surface de milieux humides sur chaque site en analysant cette variable dans l'analyse RLQ afin de vérifier que les gradients déduits des autres variables n'étaient pas conditionnés par la taille de la zone humide. Cependant, il s'est avéré que cette variable avait un score très faible dans la RLQ et qu'elle n'était pas corrélée fortement aux autres variables explicatives (coefficient de corrélation de Pearson < 0,3).

Concernant la précision des données-sources pour certains descripteurs tels que les surfaces d'habitats « naturels » humides (roselières, mégaphorbiaies, forêts marécageuses et alluviales), il y aurait un réel intérêt à intégrer des informations relevées sur le terrain et non à partir des données cartographiques. Nous n'en disposons pas de manière homogène sur tous les sites et nous nous sommes donc basés sur les polygones des couches de zones à dominantes humides des deux agences de l'eau, mais leur échelle 1 : 50 000 n'est pas adaptée et sous-estime l'importance de ces habitats (Figure 19). Les deux indicateurs basés sur ces descripteurs élémentaires (pressions des pratiques sylvicoles et pressions agro-pastorales) et fondés sur un rapport de surface entre les habitats « naturels » et leurs formes « anthropisées »¹⁷ n'ont donc pas pu être évalués avec précision alors qu'ils ont potentiellement des effets réels sur les communautés d'hétérocères.

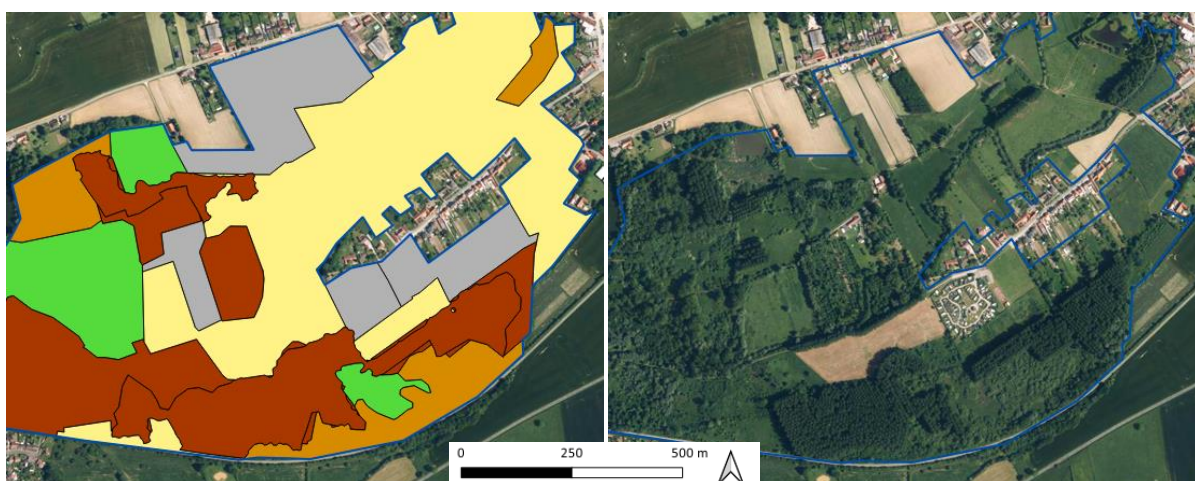


Figure 19 – Comparaison entre les postes d'occupation du sol numérisés au 1 : 50 000 de la couche des zones à dominantes humides de l'agence de l'Eau Artois-Picardie (à gauche) et l'orthophotographie à 20 cm à droite (BD ORTHO®). En bleu : limites des zones humides potentielles.

¹⁷ *p. ex.* le rapport de surface entre une tourbière basse alcaline et un complexe de prairies permanentes et de cultures maraichères sur tourbe.

Mesure de la diversité des communautés d'hétérocères

Concernant les communautés de papillons, deux limites méthodologiques méritent d'être discutées ; l'une concernant les relevés des individus sur le terrain et l'autre le traitement des traits dans les analyses.

Nous avons délibérément choisi de ne pas considérer les abondances des espèces pour contourner les difficultés d'interprétation inhérentes à cette mesure biaisée dans le cadre d'un piégeage lumineux passif¹⁸. Dans notre cas en effet, la non simultanéité des piégeages, les différences d'observateurs ou encore le fait de ne pas laisser fonctionner les pièges toute la nuit confortent le choix d'avoir traité les relevés en absence/présence pour limiter l'influence de ces multiples sources de variation d'abondance. Les deux types de données donneraient d'ailleurs des résultats comparables selon Uhl *et al.* (2022) et les données d'occurrence seraient plus aptes à révéler des différences fines de structure d'habitat car moins sujettes aux effets de la météo. Néanmoins la prise en compte des abondances nous aurait permis d'explorer d'autres indices de diversité que la richesse spécifique avec potentiellement d'autres résultats. Dans des communautés sous-échantillonnées (notre cas), Truxa (2012) recommande des indices de diversité α considérant à la fois l'abondance et la richesse comme l'indice de Shannon dans sa version corrigée (Chao & Shen, 2003). Pour approfondir la phase d'étude préalable à la mise au point d'un outil de bio-indication, nous suggérons donc de prendre en compte les abondances dans des études ultérieures pour pouvoir comparer la plus-value d'un indice d'équitabilité par rapport à la richesse seule. Plusieurs études ont en outre exploité avec succès des données d'abondances issues de séries temporelles longues (Roth *et al.*, 2021 ; Wagner *et al.*, 2021), ce qui indique qu'il y aurait un réel intérêt à traiter l'abondance dans le cadre de suivis dans le temps.

Concernant les traits, nous avons exploité le potentiel offert par l'approche fonctionnelle de façon partielle. Premièrement en raison de la simplification du codage des traits que nous a imposé le choix de la procédure RLQ (avec le package R *ade4*) et qui ne permet sans doute pas de révéler assez finement les associations traits-pression. Deuxièmement, dans notre approche exploratoire basée sur des comparaisons spatiales entre sites nous avons été amenés à concevoir les traits de façon large et statique (« pattern trait », Volaire *et al.*, 2020), ce qui est davantage adapté à un questionnement sur les mécanismes d'assemblages des communautés par filtrage environnemental (voir Mondy, 2012, pour des exemples développés en hydro-écologie). L'intérêt de cette approche est de traduire la diversité taxonomique en diversité fonctionnelle pour étudier les patrons d'associations avec les variables environnementales mais elle ne permet pas d'étudier les processus écologiques eux-mêmes. Pour ce faire, une approche « écosystémique » (« Ecosystem Function Traits perspective », Streit & Bellwood, 2023) est plus

¹⁸ Les biais liés au phototropisme différent d'une espèce à l'autre sont une première cause de biais dans l'estimation des abondances (van Langevelde *et al.*, 2011). En outre, les pics d'abondance d'une espèce ne se produisent ni simultanément dans le temps (entre années) ni dans l'espace (entre sites) limitant ainsi les possibilités de comparaison (Uhl *et al.*, 2022). Sans compter les effets de la météo (Jonason *et al.*, 2014) et de la visibilité de la lune (Nowinskiy & Puskàs, 2012) qui influencent l'activité de vol des papillons et modulent très certainement leur propension à venir aux lampes. En outre, il existe aussi des biais de sex-ratio d'une espèce par rapport à une autre, les femelles étant, d'une façon générale, sous échantillonnées (Garris & Snyder, 2010 ; Nowinskiy & Puskàs, 2015).

indiquée car elle permet d'établir des relations causales entre les traits et l'environnement et d'inférer sur la dynamique des fonctions écologiques (Streit & Bellwood, 2023). Plus que des mesures ponctuelles dans le temps et des traits « statiques », il conviendrait donc d'intégrer des traits qui traduisent des changements d'état dans le temps (taux de croissance ou durée d'un stade ontologique *p. ex.*) et de les mesurer à d'autres échelles (individus, populations) ce qui dépasse les objectifs et les moyens assignés à notre étude et répond finalement à d'autres questions.

Nous avons également exclu les traits faisant référence aux plantes-hôtes et aux habitats dans un souci d'améliorer les bases de traits de vie existantes en les recentrant sur le concept de trait fonctionnel (au sens de Violle *et al.*, 2007), *a priori* plus à même de relier la performance des individus (acquisition et utilisation des ressources) et les fonctions de l'écosystème. Pourtant, ces traits sont plus directement liés aux composantes du milieu sensées varier avec l'intensité des pressions et se prêtent donc peut-être mieux à un questionnement sur le filtrage par les ressources.

Enfin, nous n'avons pas utilisé les indices de diversité *fonctionnelle* (Mouillot *et al.*, 2013) correspondants aux traits *fonctionnels* que nous avons choisis, notamment de la richesse fonctionnelle (Fric), la régularité fonctionnelle (FEve), la divergence fonctionnelle (FDiv) et la moyenne pondérée des traits dans la communauté (CWM). En tenant compte de l'abondance des espèces (nécessaire pour calculer la plupart de ces indices) et en confrontant ces indices aux gradients de pressions que nous avons mesurés, nous aurions peut-être pu observer des effets plus tangibles sur les communautés : par exemple, un déséquilibre dans la distribution des valeurs de traits (faible régularité) en lien avec une hausse des pressions ou, au contraire, la coexistence d'espèces aux niches complémentaires en cas de pression modérées (forte régularité). On notera cependant que les résultats obtenus à l'aide de ces indices dans le cas d'études des communautés d'hétérocères soumises à des perturbations sont mitigés (Correa-Carmona *et al.*, 2021, Uhl *et al.*, 2021), certains auteurs ayant même démontré qu'ils étaient moins performants que les indices de diversité classiques (Guariento *et al.*, 2020).

Limites liées à l'échelle de travail

Dans cette étude, nous avons accumulé des données d'occurrences d'hétérocères à l'échelle locale (le site) et tenté de les mettre en relation avec des composantes de l'environnement immédiat reflétant des pressions elles-aussi locales. Or, du point de vue systémique, les milieux humides sont des systèmes « ouverts », emboîtés de façon hiérarchique, sous l'influence d'unités de taille supérieure, les bassins versants, avec lesquelles elles sont liées par une série de processus, en particulier hydrologiques (Amoros & Petts, 1993). L'échelle du bassin versant fournit un cadre adapté pour l'étude des phénomènes écologiques à large échelle telles que les dynamiques d'extinction/colonisation qui contribuent à la diversité des communautés (Figure 20) et intègre ainsi l'historique de dispersion entre les différents sites d'un même bassin (voir Henrique-Silva *et al.*, 2013 avec l'exemple des lacs nord-américains). Le réseau hydrographique ou encore, une densité importante de terrains humides peuvent en outre améliorer les connexions écologiques et biologiques des zones humides dans un contexte paysager

fragmentant (Schooley & Consentino, 2013; Gray *et al.*, 2019). On peut ainsi postuler que les bassins élémentaires d'un même bassin de niveau supérieur ont plus de chance de partager des communautés d'espèces similaires que d'autres bassins élémentaires inclus dans un bassin-versant éloigné géographiquement et/ou marqué par une histoire différente.

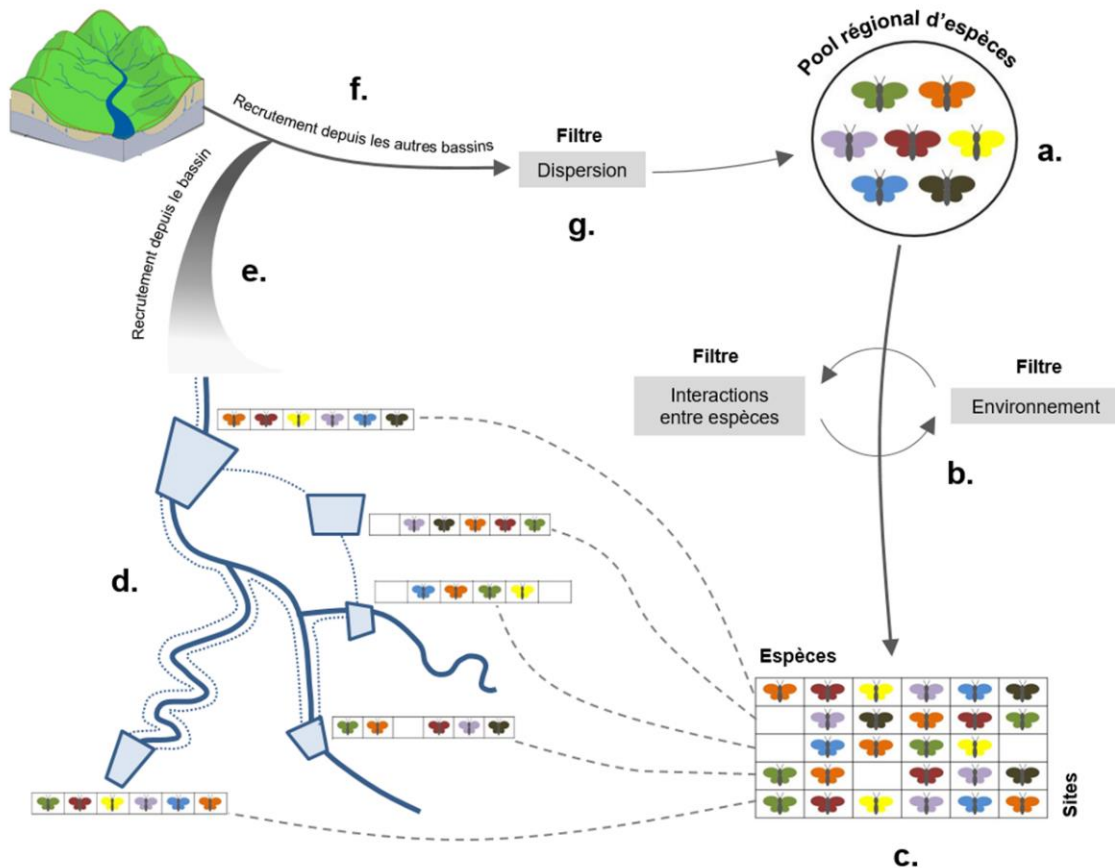


Figure 20 – Assemblage des communautés en relation avec les facteurs locaux et régionaux à l'échelle d'un bassin versant.

a. Le « pool régional d'espèces » (7 espèces ici) représente les organismes disponibles pour occuper des sites à l'échelle locale. **b.** Les facteurs du milieu et les interactions entre espèces agissent comme des filtres qui déterminent la composition des communautés locales comme des sous-ensembles du pool régional. **c.** Une communauté « locale » peut être définie comme un assemblage spécifique dans un complexe d'habitats donné et à un certain niveau du réseau. Ici, chaque case du tableau représente un habitat spécifique occupé ou non (case vide) par une espèce dans une zone humide. **d.** Réseau de zones humides (riveraines et dépressionnaires hors réseau hydrographique) dans un bassin versant. Les tirets gris indiquent la localisation de chaque communauté locale issue de la matrice habitat X espèces. Les pointillés bleus représentent la dispersion entre les communautés locales dans le réseau. La composition des communautés locales n'est pas nécessairement figée du fait des échanges permis par la connectivité du réseau. **e.** Les organismes en capacité de disperser alimentent le pool régional à partir du réseau local. Cette connexion inclut à la fois la dispersion intra-réseau (d.) et la dispersion au-delà du réseau. **f.** Recrutement en provenance d'autres bassins versants voisins qui peuvent potentiellement alimenter également le pool régional d'espèces. **g.** Filtrage par la dispersion : représente les limites et les obstacles à la dispersion des organismes disponibles dans les réseaux locaux pour constituer le pool régional d'espèces. Les filtres peuvent être propres à certaines espèces, ou affecter un nombre quelconque d'espèces. Adapté de Brown *et al.* 2011.

Ainsi, replacer chaque site dans le contexte macro-écologique que constitue son bassin versant nous semble être un complément indispensable à notre étude pour mieux comprendre les influences respectives ou combinées des pressions anthropiques, des déterminants écologiques et des facteurs spatiaux sur la diversité des communautés d'hétérocères aux échelles locale et régionale.

4.3 Perspectives

A l'issue de nos travaux, trois axes d'étude complémentaires sont à mettre en perspective. Ils traitent de sujets à portée opérationnelle, eu égard au cadre de réalisation de l'étude qui s'inscrit dans une étape préparatoire à la mise au point d'un bioindicateur.

Une(des) classification(s) écologique(s) pour un outil de bio-indication ?

Les méthodes de bio-indication reposent historiquement sur des approches classificatoires qui définissent des typologies ou « biocénotypologie », l'exemple le plus connu en France étant celle de Verneaux pour les communautés ichthyologiques des cours d'eau (Blandin, 1986 ; Wasson, 1989). Plus récemment, les travaux d'écologie fonctionnelle ont fait émerger de nouveaux concepts comme celui de « groupe fonctionnel » (Diaz & Cabido, 2001), complétant voire remplaçant des concepts plus anciens comme celui de guildes (Root, 1967). Les groupes fonctionnels sont très utilisés, avec des acceptions diverses au même titre que les traits qui servent à les définir. Selon les groupes taxonomiques et les domaines d'application, les guildes, les groupes fonctionnels voire des groupes écologiques (*p. ex.* en phyto-écologie, voir Gaudin, 2003) sont des concepts sinon équivalents au moins complémentaires (Wilson, 1999 ; Blondel, 2003).

Concernant un bioindicateur basé sur les hétérocères, une typologie fournirait potentiellement une simplification de l'approche multivariée des communautés à travers des groupes d'espèces dont la réponse serait intégratrice d'une information écologique d'intérêt, par exemple la sensibilité à un facteur environnemental donné. Mais dès lors se pose la question des connaissances mobilisables sur les caractéristiques fonctionnelles des espèces (*c.-à-d.* leurs « traits ») pour les regrouper en fonction du facteur d'intérêt et des changements que l'on souhaite suivre.

Nos résultats et les informations que nous avons compilées sur les traits des hétérocères ne permettent pas de définir de façon satisfaisante une classification intégrant tous les traits. En revanche, la distinction des traits *fonctionnels* d'une part et *écologiques* d'autre part (plante-hôtes et habitats selon la typologie EUNIS) nous permet d'obtenir deux typologies provisoires : une typologie de 3 groupes fonctionnels (annexe 3) et une typologie de 3 guildes trophiques (annexe 4).

Ces classifications ne sont pas aisées à interpréter, notamment celles des groupes fonctionnels qui s'écarte des résultats que nous avons obtenus en analysant une première version notre base de traits (Lebrun *et al.*, 2015) et qui s'accordait mieux avec une vision écologique des groupes (*c.-à-d.* basée sur les préférences d'habitats). Les différentes classifications parviennent néanmoins à regrouper un ensemble d'espèces co-occurentes au sein des

communautés étudiées, à savoir une guildes constituée d'espèces hygrophiles mono-oligophages exploitant les monocotylédones héliophytes. Certaines caractéristiques biologiques et écologiques des espèces de cette guildes sont illustrées sur la figure 21.



Figure 21 – Traits de vie de la guildes des végétations héliophytes. **a)** Ponte de *Phragmataecia castaneae* dissimulée par le limbe de *Phragmites australis* (© R.BRYNER) ; **b)** Chenille endophyte de *Lateroligia ophiogramma* (© W.WAGNER) dans une tige de *Phalaris arundinacea* ; **c)** Chrysalide de *Globia algae* dans une tige de *Typha angustifolia* (© W.WAGNER); **d)** *Globia sparganii* adulte, livrée cryptique brun-clair typique des noctuelles paludicoles (© B.DANTEN).

Nous recommandons de plutôt utiliser l'approche par guildes et d'approfondir l'analyse de ce qu'elle peut apporter une fois intégrée à un système de bioévaluation. Elle nous semble d'utilisation et surtout d'interprétation plus facile au regard des changements d'habitats (communautés végétales) provoqués par la gestion (conservatoire/restauratrice) et qui sont l'objet des évaluations en question. C'est le choix fait pour l'indicateur expérimenté depuis 2016 dans le cadre du projet BIMH-BAP ; les trois guildes constituent trois niveaux d'évaluation de l'«intégrité biotique» (Karr & Dudley, 1981) de la communauté et par extension des types d'habitats humides qu'elle utilise (habitats amphibies à héliophytes, milieux herbacés et forêts humides). Mais il reste à comprendre comment l'intégrité biotique ainsi définie par guildes réagit elle-même aux modifications de l'environnement, aspect rarement abordé par les bioindicateurs de ce type (hors milieux aquatiques).

En revanche, il apparaît prématuré d'utiliser ces groupes comme des groupes « fonctionnels » à l'instar de certaines études existantes sur les hétérocères (Uhl *et al.*, 2021). En effet, il conviendrait d'abord de s'assurer que l'on peut bien associer ces groupes à une *réponse* ou à un *effet* sur une ou plusieurs fonctions écologiques des zones humides. L'herbivorie, fonction par laquelle une certaine partie de la biomasse végétale est consommée et recyclée dans l'écosystème, est la fonction qui apparaît la plus indiquée pour approfondir cette question (voir l'exemple des communautés de criquets et des écosystèmes prairiaux - Deraison, 2014).

Intégrer la spécialisation écologique dans un outil de bio-indication

L'indicateur ISH à l'étude dans le projet BIMH-BAP repose sur une comparaison entre un peuplement observé et un peuplement attendu (Figure 22) et fait intervenir deux paramètres de spécialisation (ou « sténoécie ») : la position de espèces sur le gradient hygrophile-mésophile et le niveau de spécialisation trophique.

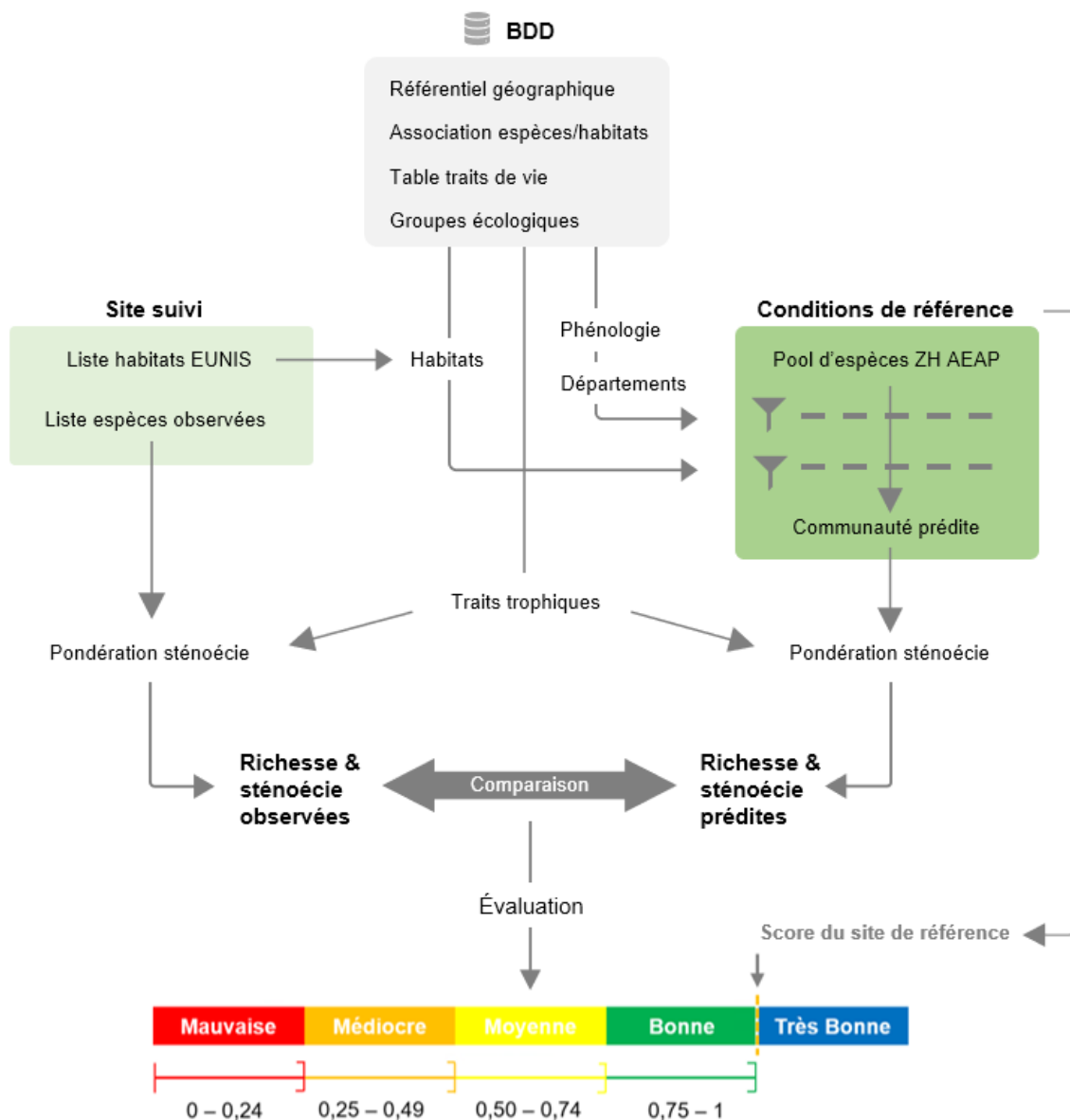


Figure 22 – Principe général d'évaluation de l'intégrité biotique du peuplement d'hétérocères utilisé pour l'indicateur ISH à l'étude (Lebrun, 2020).

Ces paramètres de spécialisation ont été envisagés comme des facteurs de pondération du score de l'indice en fonction de la représentativité des espèces les plus spécialistes dans l'assemblage. La question 2 abordée dans ce mémoire est en lien direct avec ce choix méthodologique dont elle cherchait à valider le bien-fondé. Or, au vu des résultats obtenus, il s'avère que la spécialisation écologique vue par le biais des traits de niche trophique et hydrique n'est pas en l'état un bon indicateur de réponse aux pressions, en tous cas pas lorsque l'on s'intéresse à la richesse spécifique.

Le potentiel de réponse aux changements environnementaux de ce descripteur des communautés semble donc moins évident que ce qui était pressenti jusqu'à cette étude et la question d'intégrer la spécialisation des communautés est à reconsidérer. En effet, si la

spécialisation écologique reste une piste à explorer pour paramétrer un bioindicateur, la question est de savoir laquelle et sous quel angle l'aborder. En attendant d'avoir répondu à cette question, nous conseillons de ne plus l'intégrer au calcul de l'indicateur en cours de test, afin de ne pas compliquer inutilement son utilisation et son interprétation. Comme l'ont déjà suggéré certains utilisateurs de l'indicateur ISH (G. Rey, *comm. pers.*), nous recommandons donc de conserver les espèces mésophiles dans la liste des espèces indicatrices et de ne pas pondérer le score de l'indice en fonction du degré de spécialisation trophique. Ainsi considéré, l'indicateur ISH est alors un simple indicateur d'intégrité biotique (ou d'intégrité du peuplement) à l'instar d'autres méthodes qui ne font pas intervenir ce type de critères (Speight 2017; Vannapelghem *et al.*, 2020 ; Collectif Rhoméo, 2014).

Comparer les effets des pressions entre échelle locale et régionale

Comme évoqué précédemment, l'analyse des relations pressions-communautés à l'échelle locale gagnerait à être complétée par une étude de niveau macro-écologique à l'échelle du bassin versant. D'autant plus qu'à notre connaissance, peu d'indicateurs écologiques ont été développés avec cette préoccupation de contrôler les effets supra-locaux des pressions et des dynamiques des méta-communautés.

En préparation de ce travail qui reste à faire, nous avons rassemblé des données d'atlas et d'extractions des bases de données régionales¹⁹ pour chacun des 22 bassins versants et les avons enrichis de nos propres données. Ces données constituent une matrice d'occurrence des 151 espèces qui pourrait alimenter une analyse de la diversité Béta intersites et interbassins versants en lien avec les pressions s'exerçant à chacun de ces niveaux et les facteurs environnementaux. Des méthodes de modélisation matricielle (*p. ex.* Generalized Dissimilarity Models – Ferrier *et al.*, 2007) permettent de quantifier l'influence respective des facteurs anthropiques, spatiaux et environnementaux et de comparer leur magnitude aux deux échelles (sites et bassins-versants) à partir des différences de diversité Béta entre toutes les paires de sites et paires de bassins (voir un exemple avec les communautés d'oiseaux dans Marcacci *et al.*, 2021).

Nous recommandons ce type d'analyse qui permettrait de hiérarchiser la part de variation des communautés imputable soit aux pressions, soit à des caractéristiques environnementales peu/pas impactées par les pressions soit enfin, à des contingences biogéographiques ou stochastiques qui ont pu conduire historiquement à la mise en place des communautés.

Pour que le futur indicateur soit pertinent, il importe en effet de savoir s'il est bien lié de façon forte aux pressions anthropiques et quelle place ces pressions occupent vis-à-vis des autres déterminants possibles.

¹⁹ Orhant & Wambeke 2011 pour l'atlas du Nord-Pas-de-Calais, catalogue de Mothiron (1997, 2001 et 2010) pour l'Île-de-France, bases de données de Picardie Nature et CETTIA-IDF - période 1990-2020.

5 CONCLUSION

Reconsidérer son regard sur les communautés biologiques en s'appropriant les théories et les méthodes de l'écologie scientifique est, pour le naturaliste ou le conservateur de la nature, non seulement intéressant mais surtout indispensable. Indispensable pour crédibiliser la démarche d'évaluation au près des parties-prenantes à partir d'un cadre de raisonnement approprié et, surtout, indispensable à la prise de conscience de la complexité des mécanismes en jeu et de l'incertitude associée. A l'aide d'un groupe taxonomique que nous considérons a priori comme un bon bioindicateur, nous avons mobilisé quelques connaissances théoriques et des outils d'analyse pour tenter de démontrer que cette orientation était pertinente.

Nous avons premièrement envisagé sous plusieurs angles la notion de « trait » adaptée au cas des lépidoptères hétérocères et revu, à la lumière des définitions fournies par l'écologie fonctionnelle, les différents référentiels existants pour la faune européenne. Il en résulte une compilation d'informations structurées et renseignées de façon la plus exhaustive possible, limitée aux espèces hygrophiles à mésophiles de notre aire d'étude, mais qui a vocation à être élargie à l'ensemble des espèces de macro-hétérocères.

Nous avons ensuite établi une corrélation entre des proxys de pression et certains de ces traits et avons fait émerger un patron général structurant les communautés. Celui-ci suggère qu'il existe vraisemblablement des processus qui, localement, mettent en jeu les règles d'assemblage des communautés en fonction de pressions multiples et interagissantes qui affectent les milieux humides. Compte tenu des facteurs pris en compte, la nature et l'intensité de ces pressions sont dépendantes de l'agencement spatial des paysages agricoles et urbains et de leurs dynamiques temporelles. Nous n'avons pas envisagé de démêler les effets des pressions passées ayant conduit à l'artificialisation des milieux humides de ceux des pressions contemporaines qui impactent les communautés en place aujourd'hui. Néanmoins, la composition spécifique et fonctionnelle des communautés que nous avons étudiées semblent indiquer que les milieux humides artificialisés²⁰, mais avec des pressions aujourd'hui modérées, peuvent abriter des assemblages d'espèces typiques des zones humides et montrent ainsi une certaine résistance à l'anthropisation. Ces espèces, pour certaines jugées d'intérêt « patrimonial » et dont la présence fonde les actions de protection des espaces naturels, confèrent à la zone d'étude un intérêt pour le maintien de la biodiversité malgré une modification marquée des écosystèmes d'origine. Sur ce point, notre étude a par ailleurs permis de décrire les communautés d'hétérocères sur des sites et dans des contextes jusqu'alors peu prospectés pour les inventaires naturalistes ce qui nous permet d'envisager l'écologie de certaines espèces de façon différente, notamment en ce qui concerne leur degré d'association à des milieux humides spécifiques, soit un certain aspect de leur spécialisation écologique (ou « sténoécie »).

²⁰ *p. ex.* et pour mémoire : forêt alluviales converties en peupleraies, marais et tourbières drainés, berges de cours d'eau rectifiés/canalisés, milieux humides néoformés dans des carrières de granulats alluvionnaires et zone humide péri-urbaines converties en parcs ou espaces verts d'agrément.

Cette spécialisation écologique forme une part importante du questionnement sous-jacent à notre étude. Généralement amalgamée à la sensibilité aux perturbations, la spécialisation fait partie intégrante des critères à la base des outils de bio-indication (Reyjol *et al.*, 2013). A cet égard, nos résultats se sont révélés en partie contraires à ce que nous pressentions en transposant les enseignements retirés des recherches sur les communautés d'autres organismes animaux (Barbaro & Van Halder, 2009 ; Devictor & Robert, 2009 ; Filippi-Codaccioni *et al.* 2010) ou végétaux (Turcati, 2011). En effet, nous avons observé que les richesses spécifiques des espèces « généralistes » selon leurs préférences trophiques et hydriques diminuent comme celles des espèces « spécialistes » réputées plus sensibles aux perturbations. Ce résultat nous permet non seulement de réexaminer nos choix initiaux d'utilisation des traits de spécialisation dans l'indicateur à l'étude, mais aussi de rappeler que cette notion de spécialisation doit être clarifiée et qu'elle dépend de la façon d'aborder les communautés et des groupes taxonomiques qui servent à les définir. Nous avons ainsi discuté et fait émerger un début de réflexion à ce sujet dont nous avons sous-estimé l'importance au début de l'étude. Le traditionnel distinguo entre spécialistes et généralistes sur un gradient d'exploitation des plantes-hôtes (Dyer *et al.*, 2007 ; Suchackova Bartonova *et al.*, 2014) et, en conséquence, d'habitats en termes de végétation (Kotiaho *et al.*, 2005), apparaît effectivement assez réducteur au niveau des communautés même s'il est opérationnel dans la pratique. A partir de ce constat, il apparaît que les connaissances sur la spécialisation des lépidoptères hétérocères mériteraient d'être remises en perspective avec la notion de niche écologique et ses évolutions théoriques récentes (Chase & Leibold, 2003; Holt, 2009 ; Trappes, 2021). L'irruption de la thématique du changement climatique et son intégration progressive dans les travaux portés par les réseaux d'acteurs de la conservation pour comprendre les niches climatiques des espèces sont susceptibles de contribuer²¹ à cette remise en question de nos connaissances sur la spécialisation des espèces et des communautés.

D'un point de vue « zones humides-centré », les choix méthodologiques afférents à notre approche exploratoire ont limité nos possibilités de compréhension des relations entre les espèces, leurs traits et les caractéristiques des milieux. En effet, pour mettre en relation les communautés et les fonctions écosystémiques altérées par les pressions, il convient d'avoir une approche fonctionnelle tant pour les traits que pour les composantes biophysiques du milieu (Truchy *et al.*, 2015). Les changements qualitatifs et quantitatifs des eaux d'alimentation des milieux humides induits par les activités humaines de façon directe (imperméabilisation des sols, pompage, fertilisation agricole) ou indirecte (dérèglement climatique) constituent à ce titre des indicateurs fonctionnels de premier intérêt (Bouzillé *et al.*, 2014). Plus globalement, coupler l'analyse des communautés d'hétérocères avec celles des indicateurs hydrologiques, biogéochimiques et écologiques qui sous-tendent le fonctionnement (et le dysfonctionnement) des écosystèmes humides (Gayet *et al.*, 2016) représente une alternative à l'approche par les pressions et permettrait sans doute une compréhension plus directe des processus impliqués dans les dynamiques de biodiversité des milieux humides.

Dans cette optique plus fonctionnelle, nous avons également discuté de la nécessité d'intégrer l'échelle spatiale du bassin versant et les échelles de diversité adaptées à l'étude des variations

²¹ Voir les projets « sentinelles du climat » en cours en région Nouvelle-Aquitaine et Normandie avec l'intégration de groupes taxonomiques invertébrés dont les Lépidoptères.

de communautés à large échelle. Au-delà des hypothèses qui peuvent être faites sur les effets en cascade des modifications de l'environnement sur les milieux humides subordonnés et les communautés d'espèces locales, il s'agit d'un chaînon manquant à nos analyses pour aborder notre sujet dans sa globalité. En effet, sans minimiser la difficulté méthodologique et conceptuelle que cela implique, ce niveau d'organisation apparaît suffisamment intégrateur pour articuler deux visions différentes des règles d'assemblage des communautés. La vision mécaniste et déterministe, centrée sur les processus locaux et sans doute la plus en accord avec le principe de la bio-indication et la vision plus macro-écologique et probabiliste, laissant place aux processus neutres, à la contingence historique et aux processus régionaux. En somme, il s'agirait sinon de comprendre une réalité complexe, au moins de mieux contextualiser les réponses locales de l'indicateur.

Enfin, pour la mise en œuvre opérationnelle de l'indicateur ISH dans les bassins Artois-Picardie et Seine-Normandie, cette étude marque une étape importante et présente une certaine originalité. En effet, peu d'indicateurs initiés par les naturalistes ou les gestionnaires et sensés répondre à leurs besoins d'évaluation ont fait l'objet d'études dimensionnées à cette échelle spatiale et basées sur un questionnement faisant intervenir les espèces, leurs traits et les pressions. Après cette première étape de validation de l'existence d'un lien, certes encore mal compris, entre le groupe taxonomique en question et les changements de l'environnement associés aux pressions, il reste à passer aux étapes suivantes. En l'occurrence, les conservatoires d'espaces naturels en charge du développement de l'indicateur ISH doivent désormais formuler et tester des hypothèses de travail plus précises sur la relation entre l'indicateur et différents types d'impacts sur les zones humides, en particulier ceux induits par les travaux de restauration d'écosystèmes humides.

Pour envisager un indicateur fondé sur des bases scientifiques renforcées, cette conclusion générale peut donc donner lieu à de nouvelles perspectives de recherche appliquée dont les principaux objectifs sont résumés dans l'encadré 1.

Encadré 1. Perspectives de recherche pour la poursuite du développement d'un bioindicateur basé sur les communautés d'hétérocères

- Objectiver la niche trophique à l'aide de traits fonctionnels continus et étudier la réponse des traits ainsi définis aux gradients environnementaux et/ou de pression ;
- Identifier les autres traits impliqués dans la tolérance aux perturbations impactant les milieux humides : *a minima*, ceux en lien avec la mobilité des papillons et la flexibilité du cycle de développement des différents stades ontologiques ;
- Tester, en ayant recours à des expérimentations de terrain, des hypothèses de réponses des métriques de l'indicateur aux travaux de restauration : en ayant recours à des protocoles adaptés dans le temps (BACI, BARI²² – Chapman & Underwood, 2000) et dans l'espace (conditions de référence et zones témoins) à l'instar des méthodologies définies pour la restauration des cours d'eau (Vivier *et al.*, 2022).
- Développer les techniques d'observation et les métriques de diversité les plus appropriées à ces expérimentations : 1) utilisation de pièges lumineux à faible résolution spatiale avec possibilités accrues d'échantillonnage répété (temps et espace) et 2) prise en compte de l'abondance des espèces dans les relevés pour dériver des indices de diversité complétant la mesure de richesse voire, des métriques non envisagées comme la biomasse²³ en utilisant des traits morphologiques non encore exploités.

²² BACI pour « before/after-control/impact » et BARI « before/after-reference/impact » qui sont deux designs expérimentaux respectivement utilisés en écologie de la restauration pour vérifier si l'évolution du site restauré diffère d'un témoin non géré (contrôle) ou pour s'assurer qu'il suit une trajectoire conforme à celle d'un site de référence (« état objectif »). Voir aussi Sordello *et al.*, 2019.

²³ En reprenant la méthode déjà utilisée par Halmann *et al.*, (2020) pour les macro-hétérocères.

BIBLIOGRAPHIE

- Amoros, C., Petts, G. E., 1993 – *Hydrosystèmes fluviaux*. Paris, Masson. 300 p.
- Anras L., 2003 – Outils de suivis des actions d’entretien des milieux aquatiques en marais doux. Guide méthodologique. Forum des Marais Atlantiques. 26 p.
- Antoine, P., Lochet, J.-L., Limondin-Lozouët N., Auguste, P., Bahain, J.-J., Goval, E., Fagnart J.-P., Debenham, N. & Ducrocq, T., 2015 — Quaternaire et géoarchéologie de la Préhistoire Le modèle de la vallée de la Somme et des régions avoisinantes. *In* Carcaud, N. & Arnaud-Fassetta G., 2015 - La géoarchéologie française au xxie siècle. CNRS Éditions : 71-87
- Audusseau, H., Le Vaillant, M., Janz, N., Nylén, S., Karlsson, B., Schmucki, R., 2017—Species range expansion constrains the ecological niches of resident butterflies. *Journal of Biogeography*. 44.
- Barbaro, L., Van Halder, I., 2009 – Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mo-saic landscapes. *Ecography* 32 : 321–333
- Barnagaud, J.Y., 2011 — *L'avifaune commune face aux changements anthropiques: comprendre les facteurs de vulnérabilité à travers la structure et les variations de la niche écologique*. Thèse soutenue le 08 décembre 2011 pour obtenir le grade de Docteur de l’Université d’Orléans (Discipline : Écologie) 87 p. + annexes.
- Barnagaud, J.Y., Devictor, V., Jiguet, F., & Archaux, F. , 2011—When species become generalists: On-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 630–640.
- Bergès, L., & Dupouey, J.-L., 2017 — Écologie historique et ancienneté de l’état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue forestière française*, 69(4-5), 297–318.
- Blandin, P., 1986 — Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d’écologie*, n°17(4) pp.1-309.
- Blondel, J., 2003 — Guilds or functional groups: Does it matter?. *Oikos*. 100. 223 - 231. 10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x.
- Bonneil P., 2005 - *Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière*. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 227 p.
- Bournérias, M., Arnal, G., Bock, C., 2001 – *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. Belin, Paris, 639 p.
- Bouzillé, J.-B., Aidoud, A., Bonis, A., Clément, B., Hubert-Moy, L., Paillisson J.-M., 2014 – *Écologie des zones humides. Concepts, méthodes et démarches*. Editions Lavoisier, coll. Tec & Doc, 262 pages
- Breheny, P., Burchett, W., 2017 - Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal* 9:2, pages 56-71.
- Broome, A., Clarke, S., Peace, A. & Parsons, M., 2011 – The effect of coppice management on moth assemblages in an English woodland. *Biodiversity and Conservation*, 20, 729–749.
- Brousseau, P.M., Gravel, D., Handa, I.T., 2018 - On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. *Journal of animal ecology* (87):1209–1220.
- Brown, B.L., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Campbell, Grant, E.H., Hitt, N.P., Maloney, K.O., Patrick, C., 2011 - Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for

- studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30(1), 310-327.
- Bubb, P.J., Almond R., Kapos V., Stanwel-Smith D., Jenkins M., 2010 - Guidance for national biodiversity indicator development and use. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. 27
- Chao, A., Shen, T.-J., 2003 – Nonparametric estimation of Shannon’s index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10, 429–443
- Chapman M.G., Underwood A.J., 2000 –The need for a practical scientific protocol to measure successful restoration. *Wetlands* 19: 28–49.
- Charmantier, A., Barot, S., Couvet, D., Facon, B., Guégan, J.-F., Legall, L., Loeuille, N., Ronce, O., Sarrazin, F., Tissot, T., Verdu, P., 2021 – L’évolution darwinienne, la biodiversité et les humains (Coll. Clés pour comprendre). Fondation pour la recherche sur la biodiversité. 80 p.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A., 2003– Ecological niches – linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Chayré, A., Pointereau, P., 2022 - Carte Adonis des IFT - Méthodologie de calcul de l’indicateur de fréquence de traitement phytosanitaire en agriculture par commune. Version du 26 septembre 2022. 40 p.
- Collectif RhoMÉO, 2014 – La boîte à outils de suivi des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. www.rhomeo-bao.fr-Conservatoire d’espaces naturels de Savoie. 147 pages + annexes Publication février 2014 / Version 1
- Concepción, E., Moretti, M., Altermatt, F., Nobis, M., Obrist, M., 2015). Impacts of urbanisation on biodiversity: The role of species mobility, degree of specialisation and spatial scale. *Oikos*. 124.
- Cook, P.M., Tordoff, G.M., Davis, A.M., Parsons, M.S., Dennis, E.B., Fox, R., Botham, M.S., Bourn, N.A.D., 2022 – Traits data for the butterflies and macro-moths of Great Britain and Ireland, 2022. NERC EDS Environmental Information Data Centre. <https://doi.org/10.5285/33a66d6a-dd9b-4a19-9026-cf1ffb969cdb>
- Cornell, J.V., Lawton, J.H., 1992 – Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities : a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61, 1–12
- Correa-Carmona, Y., Rougerie, R., Arnal, P., Ballesteros-Mejia, L., Beck, J., Dolédec, S., & Decaëns, T. 2022 – Functional and taxonomic responses of tropical moth communities to deforestation. *Insect Conservation and Diversity*, 15, 236–247
- Cottenie K., 2005 – Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* (8): 1175–1182
- Coulthard E., McCollin D., Littlemore J., 2016 – The use of hedgerows as flight paths by moths in intensive farmland landscapes. *Journal of Insect Conservation* (20): 345–350
- Coulthard, E., Norrey, J., Shortall, C., Harris, W.E., 2019 – Ecological traits predict population changes in moths. *Biological Conservation* (233): 213-219
- Dantas de Miranda, M., Pereira, H.M., Martin, F. V. Corley, M.F.V. & Merckx, T., 2019 – Beta diversity patterns reveal positive effects of farmland abandonment on moth communities. *Nature Scientific Reports* 9 :1549
- Dapporto L., Dennis R.L.H., 2013 – The generalist–specialist continuum: Testing predictions for distribution and trends in British butterflies. *Biological Conservation* (157):229-236
- Darrah, S.E., Shennan-Farpón Y., Loh, J., Davidson, N.C., Finlayson, C.M., Gardner, R.C., Walpole, M.J., 2019 – Improvements to the Wetland Extent Trends (WET) index as a tool for monitoring natural and human-made wetlands. *Ecological Indicators* (99) : 294-298.

- de Groot, R.S., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., *et al.* (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services* 1(1), 50-61.
- Delavaud, A., Milleret, E., Wroza, S., Soubelet, H., Deligny, A., Silvain, J.-F., 2021 – Indicateurs et outils de mesure – Évaluer l'impact des activités humaines sur la biodiversité ?. Coll. Expertise et synthèse. Paris, France : FRB, 96 pages.
- Dennis, R.L.H., 2010 – *A Resource-Based Habitat View for Conservation. Butterflies in the British Landscape*. Oxford : Wiley-Blackwell. Edition - January 2010. 402 p.
- Dennis, R.L.H., 2020 – *Butterfly Biology Systems - Connections and Interactions in Life History and Behaviour*. CABI International. 472 p.
- Deraison H., 2014 - Effet de la diversité fonctionnelle de communautés d'insectes herbivores sur la diversité et le fonctionnement d'un écosystème prairial. Thèse Biologie de l'environnement, des populations, écologie. Poitiers : Université de Poitiers, 209 p.
- Devaux & Helier (coord.), 2018 – Volet " milieux humides et aquatiques continentaux" de l'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques. Rapport édité par le Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable - Commissariat général au développement durable, Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, 247 pages.
- Devictor, V. Robert, A., 2009 – Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 15, 122-130
- Devictor, V., 2014 – Chapitre 2. La polycrise de la biodiversité: les métamorphoses de la nature et de sa protection: 69-81. *In* Casetta, E. & Delord, J., 2014 – La biodiversité en question: Enjeux philosophiques, éthiques et scientifiques. Éditions Matériologiques. <https://doi.org/10.3917/edmat.delor.2014.01>
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N., 2010 – Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15–25.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. & Couvet, D., 2008 – Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 252–261.
- Diamond, J.M., 1975 – Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* : 342–444.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., ter Braak, C.J. , 2014 – Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1):14–21
- Duriez, A., 2014 – Mallette d'indicateurs de travaux et de suivis en zones humides. Forum des Marais Atlantiques, 2014. Agence de l'eau Loire-Bretagne et Conseil régional des Pays de la Loire, 177 pages.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. and Coley P. D., 2007– Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448, 696-699.
- Ellis, E.E. & Wilkinson, T.L., 2020 – Moth assemblages within urban domestic gardens respond positively to habitat complexity, but only at a scale that extends beyond the garden boundary. *Urban Ecosystems* (24): 469–479
- Fahrig L., 2013 – Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649–1663

- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C.C.M., Elvidge, C.D., Baugh, K., Portnov, B.A., Rybnikova, N.A., Furgoni, R., 2016 – The new world atlas of artificial night sky brightness. *Sci. Adv.* 2, e1600377
- Faulkner, S., 2004 – Urbanization Impacts on the Structure and Function of Forested Wetlands. *Urban Ecosystems*. 7. 89-106.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., Richardson, K., 2007 – Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distribution* 13, 252–264
- Fiedler, K. & Truxa, C., 2012 – Species richness measures fail in resolving diversity patterns of speciose forest moth assemblages. *Biodiversity and Conservation* 21: 2499–2508
- Filippi-Codaccioni, O. Devictor, V. Bas, Y. Julliard, R., 2010 – Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biological Conservation* 143, 1493-1500.
- Flynn, C. Griffin, C.T., Coll, J., Williams, C.D. 2016 – The diversity and composition of moth assemblages of protected and degraded raised bogs in Ireland. *Insect Conservation and Diversity*. 9 (4) : 302-319
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. 2003 — The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *AIBS Bulletin* 53 : 77-88
- Franzén, M. & Ranius, T., 2004 – Habitat associations and occupancy patterns of burnet moths (Zyganaeidae) in semi-natural pastures in Sweden. *Entomologica Fennica* 15: 91–101.
- Fry, R., Waring, P., 2001 - A Guide to Moth Traps and their Use. *The Amateur Entomologist* 24 : iv, 1-68.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., Simons, N. K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C. N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T., & Westphal, C., 2015 – Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6, 8568. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>
- Gardner, R.C. & Finlayson, C.M., coord., 2018 – Perspectives mondiales des zones humides : état des zones humides à l'échelle mondiale et des services qu'elles fournissent à l'humanité. Gland, Suisse: Secretariat de la Convention de Ramsar. 84 p.
- Garris, H.W., Snyder, J.A., 2010 – Sex-specific attraction of moth species to ultraviolet light traps. *Southeastern Naturalist* 9 (3): 427–434
- Gayet, G., Baptist, F., Baraille, L., Caessteker, P., Clément, J.-C., Gaillard, J., Gaucherand, S., Isselin-Nondedeu, F., Poinot, C., Quetier, F., Touroult, J., Barnaud, G., 2016 – Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides – version 1.0. Fondements théoriques, scientifiques et techniques, Onema, MNHN, 310 p., Rapport SPN 2016-91.
- Grand, J., Mello, M.-J., 2004 – A multi-scale analysis of species–environment relationships: rare moths in a pitch pine–scrub oak (*Pinus rigida*–*Quercus ilicifolia*) community, *Biological Conservation*, 119 (4): 495-506
- Gray, R.E.J., Slade, E.M., Chung, A.Y.C., Lewis, O.T., 2019 – Movement of moths through riparian reserves within oil palm plantations. *Frontiers in Forests and Global Change*, volume 2, article 68
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C., 2006 – Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399-409.
- Greene, H.W. 2005 – Historical influences on community ecology. *PNAS* 102 : 8395–8396

- Groenendijk, D. & van der Meulen, J., 2004 – Conservation of moths in The Netherlands: population trends, distribution patterns and monitoring techniques of day- flying moths. *Journal of Insect Conservation* (8) : 109–118
- Grootjans, A.P., Van Diggelen, R., 1995 - Assessing the restoration prospects of degraded fens. *Restoration of Temperate Wetlands*. 73-90.
- Guariento E., Strutzenberger P., Truxa C., Fiedler K., 2020 – The trinity of ecological contrasts: a case study on rich insect assemblages by means of species, functional and phylogenetic diversity measures. *BMC Ecol* 20:29
- Hahn M., Schotthöfer A., Schmitz J., Franke L.A., Brühl C.A., 2015 - The effects of agrochemicals on Lepidoptera, with a focus on moths, and their pollination service in field margin habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 207: 153-162
- Hallmann, C., Zeegers, T., van Klink, R., Vermeulen, R., Wielink, P., Spijkers, H., van Deijk, J. Steenis, W., Jongejans, E., 2020 – Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conservation and Diversity*. 13 : 127-139
- Hardman, C.J., Harris, D. B., Sears, J. & Dro, N., 2012 – Habitat associations of invertebrates in reedbeds, with implications for management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 22 (6): 813–826
- Hejda M., Hanzelka J., Kadlec T., Štrobl M., Pyšek P., Reif J., 2017 – Impacts of an invasive tree across trophic level: species richness, community composition and resident species' traits. *Diversity and Distribution* 23: 997–1007
- Henriques-Silva R., Lindo Z., Peres-Neto P.R., 2013. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology* 3 : 627–639.
- Holt, R.D., 2009 – Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2009, 106, 19659–19665
- Holyoak, M., Loreau, M., Strong, D., 2006 – Neutral community ecology. *Ecology* 87(6): 1368-1369
- Houard X., Bouget C., 2015 – Les communautés d'insectes : une information originale sur l'état des milieux pour le gestionnaire. *Espaces naturels* (49): 30-31
- Hubbell, S.P., 2001 – A unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hutchinson, G.E., 1957 – Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Jaros, J. & Spitzer, K., 2002 – Food plants of lepidoptera associated with an alder carr forest in south Bohemia (Central Europe). In *Zoological studies in the Vrbenské Rybníky Reserve (South Bohemia, CZ)*. Acta Musei Bohemiae meridionalis in České Budejovice - Scientiae naturales. Rocnik 42 Supplementum. 5-60
- Johnson, D., 2001 – Habitat Fragmentation Effects on Birds in Grasslands and Wetlands: A Critique of our Knowledge. *Great Plains Research: A Journal of Natural and Social Sciences*. 568.
- Jonason D., Franzen M., Ranius T., 2014 – Surveying moths using light traps: Effects of Weather and Time of Year. *PLoS ONE* 9(3) : e92453.
- Kadlec T., Kotela M., Novak I., Konvicka M., Jarosik V., 2009 - Effect of land use and climate on the diversity of moth guilds with different habitat specialization. *Community Ecology* (10):152–158

- Kadlec T., Štrobl M., Hanzelka J., Hejda M., Reif J., 2018 - Differences in the community composition of nocturnal Lepidoptera between native and invaded forests are linked to the habitat structure. *Biodiversity and Conservation* (27): 2661–2680
- Kaiser, A., Merckx, T. and Van Dyck, H., 2016 – The Urban Heat Island and its spatial scale dependent impact on survival and development in butterflies of different thermal sensitivity. *Ecology and Evolution*, 6: 4129-4140
- Keddy, P. A., 1992 – Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164.
- Keddy P. A., 2010 - *Wetland ecology: principles and conservation*. – 2nd ed. Cambridge University Press. 497 p.
- Kemp J.E., Linder H.P., Ellis A.G., 2017 - Beta diversity of herbivorous insects is coupled to high species and phylogenetic turnover of plant communities across short spatial scales in the Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography* (4), 1813–182
- Kornev K.G., Salamatin A.A., Adler P.H., Beard C.E., 2017 – Structural and physical determinants of the proboscis– sucking pump complex in the evolution of fluid-feeding insects. *Sci Rep* 7, 6582. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06391-w>
- Kotiahoj, J., Kaitala, V., Komonen, A., Päivinen, J. (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:1963–1967
- Kurze, S., Heinken T. and Fartmann, T., 2018 — Nitrogen enrichment in host plants increases the mortality of common Lepidoptera species. *Oecologia* 188 1227–1237.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. 2009 — Extinction debt : a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 564-571
- Lebrun J., 2015 – Les Lépidoptères hétérocères des zones humides du bassin de la Somme : bilan patrimonial et étude des communautés pour la construction d'un indicateur d'état des zones humides. Conservatoire d'espaces naturels de Picardie/ Agence de l'Eau Artois Picardie/Conseil départemental de la Somme: 182 p + annexes
- Lebrun J., 2020 – Développement d'un indicateur de suivi des milieux humides basé sur les communautés d'hétérocères - Synthèse des tests 2016-2019 dans le bassin Artois-Picardie. Conservatoire d'espaces naturels des Hauts-de-France. Rapport. 64 p + annexes
- Lebrun J., Dufour M., Bouttet J., 2015 – Quelle classification écologique des lépidoptères macro-hétérocères pour la construction d'un indicateur d'état des zones humides ? In Gouix N., Laviolle L. & Marc D. (Coord.) - *Les Invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 79-85
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004 - The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601-613.
- Lenoir, J., Gril, E., Durrieu, S., Horen, H., Laslier, M., Lembrechts, J. J., Zellweger, F., Alleaume, S., Brasseur, B., Buridant, J., Dayal, K., De Frenne, P., Gallet-Moron, E., Marrec, R., Meeussen, C., Rocchini, D., Van Meerbeek, K., Decocq, G., 2022 - Unveil the unseen: Using LiDAR to capture time-lag dynamics in the herbaceous layer of European temperate forests. *Journal of Ecology*, 110, 282–300.
- Lespez, L., 2012 - Les temps des paysages et de l'environnement des vallées et des plaines littorales bas-normandes. In Lespez L. (ed.), 2012 - Paysages et gestion de l'eau : sept millénaires d'histoire des vallées et des plaines littorales en Basse-Normandie. Bibliothèque du Pôle Rural 3, MRSN Caen – Presses Universitaires de Caen : 199-234

- Lindstedt C., Lindström L., Mappes J., 2008 – Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour* 75(5): 1703-1713.
- Lindstedt, C, Murphy, L, Mappes, J. 2019 – Antipredator strategies of pupae: how to avoid predation in an immobile life stage? *Philosophical transaction of the Royal Society B* (374): 20190069. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0069>
- Littlewood N.A., 2008 – Grazing impacts on moth diversity and abundance on a Scottish upland estate. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 151-160.
- Loiselle, A., Pellerin, S. & Poulin, M., 2020 – Impacts of urbanization and agricultural legacy on taxonomic and functional diversity in isolated wetlands. *Wetlands Ecology and Management*. 28. 19-34. 10.1007/s11273-019-09692-1.
- Lopez, R., Davis, C., Fennessy, S., 2002 – Ecological relationships between landscape change and plant guilds in depressional wetlands. *Landscape Ecology*. 17. 43-56. 10.1023/A:1015203802047.
- Losos, J.-B., 2008 – Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol Lett* 11:995–1003.
- Louvel, J., Gaudillat, V., & Poncet, L., 2013 - EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris, 289 p.
- Lund, M. P. & Rahbek C., 2002 - Cross-taxon congruence in complementarity and conservation of temperate biodiversity. *Animal Conservation* 5, 163–171
- Maguire D., James P., Buddle C., Bennett E., 2015 - Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services, *Global Ecology and Conservation* (4) : 73-84
- Maitre d'Hôtel, E. & Pelegrin F., 2012 – Les valeurs de la biodiversité : un état des lieux de la recherche française. Rapport FRB, série Expertise et synthèse, 2012, 48 pages
- Mangels, J., Fiedler, K., Schneider, F.D., Blüthgen N., 2017 - Diversity and trait composition of moths respond to land-use intensification in grasslands: generalists replace specialists. *Biodiversity and Conservation* 26 : 3385–3405
- Marcacci, G., Westphal, C., Wenzel, A., Raj, V., Nölke, N., Tschardtke, T., & Grass, I., 2021 - Taxonomic and functional homogenization of farmland birds along an urbanization gradient in a tropical megacity. *Global Change Biology*, 27, 4980–4994
- Martin, S., Hamlin, Q., Kendall, A.-D., Wan, L., Hyndman, D., 2021 - The land use legacy effect: looking back to see a path forward to improve management. *Environmental Research Letters*. 16. 10.1088/1748-9326/abe14c.
- McGeoch M. 1998 – The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.
- McGeoch M., 2007 – Insects and bioindication: theory and progress. In: Stewart *et al.* Insect Conservation Biology. Proceeding of the royal entomological society's 23rd symposium. p. 144-174.
- McGill, B. – Steering the trait bandwagon. In: *Dynamic ecology* [en ligne]. Posted on July 1, 2015 by Brian McGill. Disponible sur <https://dynamicecology.wordpress.com/2015/07/01/steering-the-trait-bandwagon/>(consulté le 20/08/2018).
- McGill, B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M., 2006 – Rebuilding Community Ecology from Functional Traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.

- Merckx T., Macdonald D.W., 2015 – Landscape-scale conservation of farmland moths. *In*: Macdonald D.W., Feber R.E., editors. *Wildlife Conservation on Farmland. Volume 1: Managing for Nature on Lowland Farms*. Oxford University Press; Oxford, UK: 2015.
- Merckx, T., Dantas de Miranda, M., Pereira, H.M., 2019 – Habitat amount, not patch size and isolation, drives species richness of macro-moth communities in countryside landscapes. *Journal of Biogeography* 46: 956– 967.
- Merckx, T. & Van Dyck, H., 2019 – Urbanization–driven homogenization is more pronounced and happens at wider spatial scales in nocturnal and mobile flying insects. *Global Ecology and Biogeography* 28, 1440–1455
- Merckx, T., Feber, R.E., Hoare, D.J., Parsons, M.S., Kelly, C.J., Bourn, N.A.D., Macdonald, D.W., 2012 – Conserving threatened Lepidoptera: towards an effective woodland management policy in landscapes under intense human land-use. *Biol. Conserv.* 149:32–39.
- Merckx, T., Huertas, B., Basset, Y. & Thomas, J. 2013. — A global perspective on conserving butterflies and moths and their habitats, *in* Macdonald D.W. & Willis K.J. (Eds), *Key Topics in Conservation Biology 2*. Wiley-Blackwell: 239-257.
- Merckx, T., Nielsen, M. E., Heliölä, J., Kuussaari, M., Pettersson, L. B., Pöry, J., Tiainen J., Gotthard K., Kivelä S.M., 2021 – Urbanization extends flight phenology and leads to local adaptation of seasonal plasticity in Lepidoptera. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118:e2106006118. doi: 10.1073/pnas.2106006118
- Merckx, T., Slade, E. 2014 – Macro-moth families differ in their attraction to light: implications for light-trap monitoring programmes. *Insect Conservation and Diversity* 7: 453–461.
- Mondy, C., 2012 – De la communauté à l'individu : apport des traits des invertébrés benthiques dans la bio-évaluation des cours d'eau. Thèse de doctorat en Écotoxicologie, Biodiversité, Écosystèmes. Soutenue le 04-10-2012 à l'Université de Lorraine , dans le cadre de RP2E - Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits, Environnement , en partenariat avec LIEBE - Laboratoire Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes - UMR 7146 (laboratoire). 362 p.
- Moretti, M., Dias, A.T.C., de Bello, F., Altermatt, F., Steven, L. Chown, S.I., *et al.*, 2017 – Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31 (3), pp.558-567.
- Mouillot, D., Graham N. A. J., Villéger S., Mason N.W.H., and Bellwood D.R., 2013 – A functional approach reveals community responses to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 28:167–177.
- Müller J, Stadler J, Jarzabek-Muller A, Hacker H, ter Braak C, Brandl R., 2011 – The predictability of phytophagous insect communities: host specialists as habitat specialists. *PLoS ONE* 6: e25986. doi:10.1371/journal.pone.0025986.
- Nieukerken E. J. Van, Kaila L., Kitching Ian J., Kristensen N.P., Lees D., Minet J., Mitter C., Mutanen M., Régier J.C., Simonsen T.J., Wahlberg N., Yen S.-H., Zahir R., Adamski D. et Baixeras J., 2011 – Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *In*: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa*, 3148 : 212-221
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*: 355 –364.
- Nowinszky L., Puskas J., 2012 – Light-trap Catch of Harmful Microlepidoptera Species in Connection with Polarized Moonlight and Collecting Distance. *International Scholarly Research Notices* : 1-6

- Nowinszky L., Puskas J., 2015 – Sex Ratio Analysis of Some Macrolepidoptera Species Collected by Hungarian Forestry Light Traps. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 11(2): 99-110
- Olden, J. D., Rooney, T. P. 2006 – On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113-120
- Pavlikova A. & Konvicka M. 2012 – An ecological classification of Central-European macro-moths: habitat associations and conservation status returned from life history attributes. *Journal of Insect Conservation* 16: 187-206.
- Pavoine S., Baguette M., Stevens V.M., Leibold M.A., Turlure C., Bonsall M. , 2014 – Life-history traits, but not phylogeny, drive compositional patterns in a butterfly metacommunity. *Ecology* 95: 3304-3313
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., Daniel, H., 2009 – On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118, 391–402
- Poff, N.L., 1997 – Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391-409
- Pollock, L.J., Bayly, M.J., Vesk, P.A. 2015 – The Roles of Ecological and Evolutionary Processes in Plant Community Assembly: The Environment, Hybridization, and Introgression Influence Co-occurrence of Eucalyptus. *American Naturalist* 185: 784–796.
- Potocký, P., Bartonova, P., Benes, J., Zapletal, M., Konvicka, M., 2018 – Life-history traits of Central European moths: gradients of variation and their association with rarity and threats. *Insect Conservation and Diversity*. Doi : 10.1111/icad.12291
- Pravia, A, Andersen, R., Artz, R.R.E., Boyd, K., Cowie, N.R., Littlewood N.A., 2020 – Moth responses to forest-to-bog restoration. *Mires and Peat*, Volume 26 (2020), Article 27, 19 pp., <http://www.mires-and-peat.net/>, ISSN 1819-754X
- Rákosy L. & Schmitt T., 2011 – Are butterflies and moths suitable ecological indicator systems for restoration measures of sem-natural calcareous grassland habitats? — *Ecological Indicators* 11: 1040-1045.
- Rapinel S., Clément B., Dufour S., Hubert-Moy L., 2018 – Fine-Scale Monitoring of Long-term Wetland Loss Using LiDAR Data and Historical Aerial Photographs: the Example of the Couesnon Floodplain, France. *Wetlands*, vol.38, num.3, 423-435.
- Rey, G., Marescaux, Q., 2017 — *Lacanobia splendens* (Hübner, 1808), nouvel hétérocère pour le département du Pas-de-Calais (Lep Noctuidae). *Oreina* (40) : 32-33
- Reyjol, Y., Spyrtos, V. & Basilico, L., 2013 — Bioindication : des outils pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques. Perspectives en vue du 2e cycle DCE - Eaux de surfaces continentales. ONEMA, DAST, (Les rencontres de l'Onema - Synthèse), 56 p.
- Rickert, C., Fichtner, A., van Klink, R., Bakker, J.P., 2012 – alpha- and beta-diversity in moth communities in salt marshes is driven by grazing management. *Biological Conservation* 146: 24–31
- Ricketts T.H., Daily G.C. & Ehrlich P.R., 2002 – Does butterfly diversity predict moth diversity? Testing a popular indicator taxon at local scales. *Biological Conservation* 103: 361-370.
- Ricklefs R.E., 1987 – Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167–171.
- Ricklefs, R.E., 2008 – Disintegration of the Ecological Community. *American Naturalist*, 172, 741-750.
- Root, R. B., 1967 – The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37 :317-350.

- Roth, N., Hacker, H.H., Heidrich, L., Friess, N., García-Barros, E., Habel, J.C., Thorn, S. and Müller, J., 2021 – Host specificity and species colouration mediate the regional decline of nocturnal moths in central European forests. *Ecography*, 44: 941-952
- Saulich, A. Kh., Sokolova, I.V., Musolin D. L., 2017 – Seasonal cycles of noctuid moths of the subfamily Plusiinae (Lepidoptera, Noctuidae) of the Palaearctic: Diversity and environmental control *Entomological Review* 97(2): 143-157
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. 2003 – Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 561-566.
- Schooley R.L., Cosentino B.J., 2017 – Metapopulation dynamics of wetland species. *In*: Finlayson CM, editor. *Encyclopedia of Wetlands: Structure and Function* (Vol. 1). Dordrecht: Springer; 7 p.
- Sédillot, B., Cahen, H., Blive C., 2020 – Quelle évolution des sites humides emblématiques entre 2010 et 2020? Commissariat général au développement durable, Service des données et études statistiques. 4 p. En ligne sur <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr>
- Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B., 2016 – Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931
- Shreeve T.G., Dennis R.L.H., Roy D.B. & Moss D., 2001 – An ecological classification of British butterflies: ecological attributes and biotope occupancy. *Journal of Insect Conservation* 5, 145–161
- Singer, M.S., Lichter-Marck, I., Farkas, T.E., Aaron, E., Whitney, K.D., Mooney, K.A., 2014 – Herbivore diet breadth mediates the cascading effects of carnivores in food webs. *Proc Natl Acad Sci USA* 111(26):9521–9526
- Slade, E. M., Merckx, T., Riutta, T., Beber, D. P., Redhead, D., Riordan, P., & Macdonald, D. W., 2013 – Life-history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology*, 94(7), 1519–1530.
- Socolar, J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E., Edwards D.P., 2016 - How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31.1: 67-80.
- Sordello, R., Bertheau, Y., Coulon, A., Jeusset, A., Ouédraogo, D.-Y., Vanpeene, S., Vargac, M., Villemey, A., Witté, I., Reyjol, Y., Touroult, J., 2019 – Les protocoles expérimentaux en écologie. Principaux points clefs. Rapport UMS PatrNat, CESCO, Irstea. 32 pages.
- Southwood, T. R. E. 1977 – Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.
- Southwood, T. R. E., 1988 – Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.
- Speight M. C. D., 2017 – The Syrph the Net database of European Syrphidae (Diptera), past, present and future. Syrph the Net, the database of European Syrphidae (Diptera), Vol. 96, 19 pp, Syrph the Net publications, Dublin.
- Spitzer, K. & Leps, J., 1988 – Determinants of temporal variation in moth abundance. *Oikos*, 53, 31-36.
- Spitzer, K., Danks, H., 2006 – Insect biodiversity of Boreal peat bogs. *Annual review of entomology*. 51: 137-161.
- Steiner A., Hauser C.L., 2010 – Recording insects by light traps – Chapter 16 – *In*: Eymann et al. Eds.– *Manual on field recording and protocols for All Taxa Biodiversity Inventoring and Monitoring*. Volume 8, part 2 (2010) – ABC Taxa Vol 8 – 2010
- Suchackova Bartonova, A., Beneš, J., Konvicka, M., 2014 – Generalist-specialist continuum and life history traits of Central European butterflies (Lepidoptera) - are we missing a part of the picture? *European Journal of Entomology*. 111. 10.14411/eje.2014.060.

- Šumpich, J., Konvička, M., 2012 – Moths and management of a grassland reserve: regular mowing and temporary abandonment support different species. *Biologia* 67: 973-987.
- Tammaru, T., Haukioja, E., 1996 – Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics. *Oikos* Vol. 77, No. 3: 561-564.
- Therond O. (coord.), Tichit M. (coord.), Tibi A. (coord.), Accatino F., Biju-Duval L., Bockstaller C., Bohan D., Bonaudo T., Boval M., Cahuzac E., Casellas E., Chauvel B., Choler P., Constantin J., Cousin I., Daroussin J., David M., Delacote P., Derocles S., De Sousa L., Domingues Santos J.P., Dross C., Duru M., Eugène M., Fontaine C., Garcia B., Geijzendorffer I., Girardin A., Graux A-I., Jouven M., Langlois B., Le Bas C., Le Bissonnais Y., Lelièvre V., Lifran R., Maigné E., Martin G., Martin R., Martin-Laurent F., Martinet V., McLaughlin O., Meillet A., Mignolet C., Mouchet M., Nozières-Petit M-O., Ostermann O.P., Paracchini M.L., Pellerin S., Peyraud J-L., Petit-Michaut S., Picaud C., Plantureux S., Poméon T., Porcher E., Puech T., Puillet L., Rambonilaza T., Raynal H., Resmond R., Ripoche D., Ruget F., Rulleau B., Rusch A., Salles J-M., Sauvant D., Schott C., Tardieu L., 2017 - Volet "écosystèmes agricoles" de l'Évaluation Française des Ecosystèmes et des Services Écosystémiques. Rapport d'étude, Inra (France), 966 pages.
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., Pavoine, S., 2018 – Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4. Springer New York, NY. 329 p.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., Nowak, M. A., 1994 – Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371 : 65
- Tordoff, G. M., Dennis, E. B., Fox, R., Cook, P. M., Davis, T. M., Blumgart, D., Bourn, N. A. D. 2022 – Inconsistent results from trait-based analyses of moth trends point to complex drivers of change. *Biodiversity and Conservation*. 31, pp. 2999-3018.
- Trappes, R., 2021 – Defining the niche for niche construction: evolutionary and ecological niches. *Biology and Philosophy* 36, 31.
- Truchy, A., Angeler, D., Sponseller, R., Johnson, R., Mckie, B., 2015 – Linking biodiversity, ecosystem functioning and services, and ecological resilience: towards an integrative framework for improved management. *Advances in Ecological Research*. 53. 55-96..
- Truxa, C., 2012 – Community ecology of moths in floodplain forests of Eastern Austria. Dissertation Thesis. Universität Wien. 110 p.
- Truxa, C., Fiedler, K., 2015 – Massive structural redundancies in species composition patterns of floodplain forest moths. *Ecography* 38 : 001–008,
- Tscharntke, T., 1991 – Fragmentation of Phragmites Habitats, Minimum Viable Population Size, Habitat Suitability, and Local Extinction of Moths, Midges, Flies, Aphids and Birds. *Conservation Biology* Volume 6, No 4, 530-536, 1992.
- Tsubuki, M., Yazaki, H., Hayashi, F., 2023 – Pupal warning color development in above-ground pupating species but cryptic color in ground-surface pupating species of the nine-spotted diurnal moths (Erebidae: Arctiinae: Syntomini). *Entomological Science*. 26. e12559. 10.1111/ens.12559.
- Tuffnell, F., & Bignon, J., 2019 – Terres d'eau, terres d'avenir " Faire de nos zones humides des territoires pionniers de la transition écologique". Rapport remis en janvier 2019 au Premier ministre et au Ministre d'État, ministre de la Transition écologique et solidaire : 116 pages.
- Turcati, L., 2011 – *Mesurer la biodiversité pour comprendre l'effet des perturbations sur les communautés végétales : apport des caractéristiques écologiques et évolutives des espèces*. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie (spécialité écologie) présentée pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie. Ecole doctorale Diversité du Vivant (ED 0392) Soutenue le 22 septembre 2011. 264 p.

- Uhl, B., Wölfling, M. & Fiedler, K., 2022 – Exploring the power of moth samples to reveal community patterns along shallow ecological gradients. *Ecological Entomology*, 47(3), 371–381
- Uhl, B., Wölfling, M., Fiala, B., Fiedler, K., 2016 – Micro-moth communities mirror environmental stress gradients within a Mediterranean nature reserve. *Basic and Applied Ecology* 17: 273–281
- Uhl, B., Wölfling, M., Fiedler, K., 2021 – Qualitative and Quantitative Loss of Habitat at Different Spatial Scales Affects Functional Moth Diversity. *Frontiers in ecology and evolution*. 9:637371. doi: 10.3389/fevo.2021.637371
- van der Meulen, J., Groenendijk, D., 2005 – Assessment of the mobility of day-flying moths: an ecological approach. *Proc Exp Appl Entomol*, Vol. 16 : 37-50
- van Langevelde, F., Ettema, J.A., Donners, M., WallisDeVries, M.F., Groenendijk, D., 2011 – Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths, *Biological Conservation*, Volume 144, Issue 9: 2274-2281
- Vanappelghem C., Vandeweghe R., & Debaive N., Claude J., Dussaix C., Garrigue J., Gaudet S., Langlois D., Maillet G., Sarthou V., Sarthou J.-P., Soissons A, Speight, M., Tissot B., Top D., Tourdiat S., Vallet A., 2020 – Guide technique de mise en œuvre d’une étude Syrph the Net - Retours d’expérience de l’Atelier du groupe inter-réseaux Syrphes. Réserves Naturelles de France, Les cahiers techniques. 121 p
- Vandromme, D., Demerges, D., Dupont P., 2020 – Base de données: Liste systématique et taxinomique des Lépidoptères de France (Corse comprise). *Oreina, Artemisiae - Lépidoptères de France*. Consulté le 13/08/2023.
- Végvári, Z., Juhász, E., Tóth, J.P., Barta, Z., Boldogh, S., Szabó, S., Varga, Z., 2015 – Life-history traits and climatic responsiveness in noctuid moths. *Oikos* 124, 235–242.
- Vivier A., Rolan-Meynard M., Tuaux S., Rigault B., Reyjol Y., Melun G., Jourdan S. 2022. — Principes fondamentaux et exemple d’application du « Guide pour l’élaboration des suivis d’opérations de restauration hydromorphologique en cours d’eau », in Gourdain P. (éd.), REVER 10 – 10e Colloque du Réseau d’Échange et de Valorisation en Écologie de la Restauration, Paris, 19-21 mars 2019. *Naturae* 2022 (5) : 101-111
- Vogt, J.V., Soille, P., de Jager, A., Rimavičiūtė, E., Mehl, W., Foisneau, S., Bódis, K., Dusart, J., Paracchini, M.L., Haastруп, P., Bamps, C., 2007 – A pan-European River and Catchment Database. European Commission - JRC, Luxembourg, (EUR 22920 EN) 120 pp.
- Wagner, D. L., Fox, R., Salcido, D. M. & Dyer, L. A., 2021 – A window to the world of global insect declines: Moth biodiversity trends are complex and heterogeneous. *Natl. Acad. Sci. USA* <https://doi.org/10.1073/pnas.2002549117> (2021).
- WallisDeVries, M.F., 2014 – Linking species assemblages to environmental change : Moving beyond the specialist-generalist dichotomy. *Basic and Applied Ecology* (15) : 279–287
- Whittaker, R. H., 1972 – Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3), 213–251.
- Wiklund, C., Friberg, M., 2009 – The evolutionary ecology of generalization: among-year variation in host plant use and offspring survival in a butterfly. *Ecology* 90:3406–3417
- Wilson, J.B. 1999 – Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, 86, 507-522.
- Wiszniewski, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson, M.C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J.C., 2013 – The role of biotic

- interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 2013 Feb;88(1): 15-30.
- Wölfling M., Uhl B., Fiedler K., 2019 – Multi-decadal surveys in a Mediterranean forest reserve – do succession and isolation drive moth species richness? *Nature Conservation* 35: 25–40.
- Wong, M. K. L., Guénard, B., & Lewis, O., 2018 - Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews* (2019), **94**, pp. 999–1022
- Yang L, Gratton C., 2014 - Insects as drivers of ecosystem processes. *Current Opinion in Insect Science*, Volume 2 : 26-32
- Zapater, M., Chapelet, B., 2012- Peupleraie et environnement, un regard partagé sur la place de la peupleraie dans notre territoire. Centre Régional de la Propriété Forestière Nord-Pas de Calais Picardie, Brochure, 35 p.
- Zobel, M., 2016 - The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science* 27: 8–18.

Annexe 1 – Liste des espèces observées au cours de l'étude avec précision des traits trophiques et de des classes de préférence hydrique (1/3)

ID TAXREF	Nom scientifique	Code	Spécialisation trophique	Préférence hydrique
248831	<i>Abraxas sylvata</i>	Absyl	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
249158	<i>Abrostola triplasia</i>	Abtri	Polyphagous	Mésophile (3)
931202	<i>Acronicta albovenosa</i>	Acalb	Polyphagous	Hygrophile (1)
249817	<i>Acronicta alni</i>	Acal	Polyphagous	Mésophile (3)
249823	<i>Acronicta megacephala</i>	Acm	Polyphagous	Mésophile (3)
248868	<i>Aethalura punctulata</i>	Aepun	Monophagous	Méso-hygrophile (2)
249407	<i>Amphipoea oculatea</i>	Amoc	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
989733	<i>Anaplectoides prasina</i>	Anpra	Polyphagous	Mésophile (3)
248709	<i>Anticollix sparsata</i>	Anspa	Polyphagous	Hygrophile (1)
249399	<i>Apamea remissa</i>	Apem	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249400	<i>Apamea unanimitis</i>	Apuna	Oligophagous	Hygrophile (1)
931413	<i>Apterogenum ypsillon</i>	Apyps	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
784237	<i>Archanara algae</i>	Aralg	Polyphagous	Hygrophile (1)
249382	<i>Archanara dissoluta</i>	Ardis	Monophagous	Hygrophile (1)
249379	<i>Arenostola phragmitidis</i>	Arphr	Monophagous	Hygrophile (1)
249639	<i>Atethmia centrigo</i>	Atcen	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
249153	<i>Autographa jota</i>	Aujot	Polyphagous	Mésophile (3)
249152	<i>Autographa pulchrina</i>	Aupul	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
248913	<i>Cabera exanthemata</i>	Caexa	Oligophagous	Mésophile (3)
249052	<i>Callimorpha dominula</i>	Cadom	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
249753	<i>Catocala fraxini</i>	Cafr	Polyphagous	Mésophile (3)
249754	<i>Catocala nupta</i>	Canup	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
248983	<i>Cepphis advenaria</i>	Ceadv	Polyphagous	Mésophile (3)
54555	<i>Cerura vinula</i>	Cevin	Oligophagous	Mésophile (3)
248842	<i>Chariaspilates formosaria</i>	Chfo	Polyphagous	Hygrophile (1)
249536	<i>Chilodes maritima</i>	Chmar	Strongly oligophagous	Hygrophile (1)
810102	<i>Cirrhia icteritia</i>	Ciict	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
54659	<i>Clostera anachoreta</i>	Clana	Oligophagous	Mésophile (3)
54657	<i>Clostera curtula</i>	Clcur	Polyphagous	Mésophile (3)
54664	<i>Clostera pigra</i>	Clpig	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249361	<i>Coenobia rufa</i>	Coruf	Strongly oligophagous	Hygrophile (1)
249124	<i>Colobochyla salicalis</i>	Cosa	Oligophagous	Hygrophile (1)
248402	<i>Cyclophora pendularia</i>	Cypen	Strongly oligophagous	Hygrophile (1)
54854	<i>Deilephila elpenor</i>	Deelp	Polyphagous	Mésophile (3)
249670	<i>Deltote bankiana</i>	Deban	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
781863	<i>Deltote pygarga</i>	Depy	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
520893	<i>Deltote uncula</i>	Deun	Polyphagous	Hygrophile (1)
781908	<i>Denticuculus pygmina</i>	Denpy	Polyphagous	Hygrophile (1)
249144	<i>Diachrysis chrysitis</i>	Dichr	Monophagous	Mésophile (3)
248386	<i>Drepana curvatula</i>	Drcu	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249843	<i>Earias clorana</i>	Ea clo	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
248571	<i>Ecliptopera capitata</i>	Ecca	Monophagous	Méso-hygrophile (2)
248572	<i>Ecliptopera silaceata</i>	Ecsil	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249094	<i>Eilema griseola</i>	Eigri	Polyphagous	Hygrophile (1)
248936	<i>Epione repandaria</i>	Eprep	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)

Annexe 1 – Liste des espèces observées au cours de l'étude avec précision des traits trophiques et des classes de préférence hydrique (2/3)

ID TAXREF	Nom scientifique	Code	Spécialisation trophique	Préférence hydrique
248522	<i>Euchoeca nebulata</i>	Euneb	Oligophagous	Mésophile (2)
248577	<i>Eulithis mellinata</i>	Eume	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
248574	<i>Eulithis prunata</i>	Eupru	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
248575	<i>Eulithis testata</i>	Eutes	Polyphagous	Mésophile (2)
248668	<i>Eupithecia assimilata</i>	Euass	Oligophagous	Mésophile (2)
248606	<i>Eupithecia pygmaeata</i>	Eupyg	Oligophagous	Hygrophile (1)
248596	<i>Eupithecia tenuiata</i>	Eutnn	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
248656	<i>Eupithecia trisignaria</i>	Eutr	Oligophagous	Mésophile (2)
159442	<i>Euplagia quadripunctaria</i>	Euqua	Polyphagous	Mésophile (3)
249029	<i>Furcula bifida</i>	Fubif	Polyphagous	Mésophile (2)
249027	<i>Furcula furcula</i>	Fufur	Polyphagous	Mésophile (3)
248726	<i>Gagitodes sagittata</i>	Gasa	Strongly oligophagous	Mésophile (2)
54734	<i>Gastropacha populifolia</i>	Gapop	Oligophagous	Mésophile (2)
781518	<i>Globia sparganii</i>	Gls	Polyphagous	Hygrophile (1)
54650	<i>Gluphisia crenata</i>	Glcre	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
249354	<i>Gortyna flavago</i>	Gofla	Polyphagous	Mésophile (3)
249259	<i>Graphiphora augur</i>	Graug	Polyphagous	Mésophile (2)
520903	<i>Helotropha leucostigma</i>	Helle	Polyphagous	Hygrophile (1)
54537	<i>Hepialus humuli</i>	Hehum	Oligophagous	Mésophile (3)
249351	<i>Hydraecia micacea</i>	Hymic	Polyphagous	Mésophile (2)
249352	<i>Hydraecia petasitis</i>	Hype	Monophagous	Hygrophile (1)
248519	<i>Hydrelia flammeolaria</i>	Hyfla	Polyphagous	Mésophile (2)
248689	<i>Hydriomena impluviata</i>	Hyim	Strongly oligophagous	Hygrophile (1)
249293	<i>Hypena proboscidalis</i>	Hypro	Polyphagous	Mésophile (3)
249118	<i>Hypenodes humidalis</i>	Hyhum	Polyphagous	Hygrophile (1)
248420	<i>Idaea muricata</i>	Idmu	Polyphagous	Mésophile (3)
249521	<i>Ipimorpha retusa</i>	Ipret	Oligophagous	Mésophile (2)
249522	<i>Ipimorpha subtusa</i>	Ipsub	Oligophagous	Mésophile (2)
249464	<i>Lacanobia splendens</i>	Laspl	Polyphagous	Hygrophile (1)
249037	<i>Laelia coenosa</i>	Lacoe	Oligophagous	Hygrophile (1)
54818	<i>Laothoe populi</i>	Lapop	Oligophagous	Mésophile (3)
520902	<i>Lateroligia ophiogramma</i>	Laop	Polyphagous	Mésophile (2)
781902	<i>Lenisa geminipuncta</i>	Lege	Monophagous	Hygrophile (1)
249564	<i>Leucania obsoleta</i>	Leobs	Monophagous	Hygrophile (1)
249035	<i>Leucoma salicis</i>	Lesal	Strongly oligophagous	Mésophile (2)
249771	<i>Lygephila pastinum</i>	Lypa	Oligophagous	Mésophile (3)
248997	<i>Macaria notata</i>	Mano	Oligophagous	Mésophile (3)
249310	<i>Macrochilo cribrumalis</i>	Macr	Polyphagous	Hygrophile (1)
249547	<i>Mythimna pudorina</i>	Mypud	Polyphagous	Hygrophile (1)
249550	<i>Mythimna straminea</i>	Mystr	Oligophagous	Hygrophile (1)
249255	<i>Naenia typica</i>	Natyp	Polyphagous	Mésophile (2)
249341	<i>Nonagria typhae</i>	Notyp	Strongly oligophagous	Hygrophile (1)
54580	<i>Notodonta torva</i>	Noto	Polyphagous	Mésophile (3)
248396	<i>Ochropacha duplaris</i>	Ocdu	Oligophagous	Mésophile (2)
248794	<i>Orthonama vittata</i>	Orvit	Polyphagous	Hygrophile (1)

Annexe 1 – Liste des espèces observées au cours de l'étude avec précision des traits trophiques et des classes de préférence hydrique (3/3)

ID TAXREF	Nom scientifique	Code	Spécialisation trophique	Préférence hydrique
249515	<i>Parastichtis suspecta</i>	Pasus	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249106	<i>Pelosia muscerda</i>	Pemus	Polyphagous	Hygrophile (1)
249107	<i>Pelosia obtusa</i>	Peobt	Polyphagous	Hygrophile (1)
248979	<i>Petrophora chlorosata</i>	Pech	Oligophagous	Mésophile (3)
520905	<i>Photedes extrema</i>	Phext	Oligophagous	Mésophile (3)
520904	<i>Photedes fluxa</i>	Phflu	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
247135	<i>Phragmataecia castaneae</i>	Phcas	Monophagous	Hygrophile (1)
249332	<i>Phragmatiphila nexa</i>	Phnex	Polyphagous	Hygrophile (1)
249135	<i>Plusia festucae</i>	Plfes	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
54837	<i>Proserpinus proserpina</i>	Prprose	Polyphagous	Mésophile (3)
248760	<i>Pterapherapteryx sexalata</i>	Ptsex	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
54625	<i>Pterostoma palpina</i>	Ptpal	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
782834	<i>Rheumaptera undulata</i>	Rhun	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
249331	<i>Rhizedra lutosa</i>	Rhlu	Monophagous	Hygrophile (1)
249120	<i>Rivula sericealis</i>	Riser	Oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249116	<i>Schrankia costaestrigalis</i>	Sccos	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
249117	<i>Schrankia taenialis</i>	Sctae	Polyphagous	Mésophile (3)
248509	<i>Scopula immutata</i>	Scim	Polyphagous	Hygrophile (1)
249544	<i>Senta flammea</i>	Sefla	Monophagous	Hygrophile (1)
248381	<i>Smerinthus ocellatus</i>	Smoce	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
249069	<i>Spilosoma urticae</i>	Spurt	Polyphagous	Hygrophile (1)
248920	<i>Stegania cararia</i>	Stcar	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
248921	<i>Stegania trimaculata</i>	Sttri	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
248398	<i>Tethea ocularis</i>	Teocu	Strongly oligophagous	Mésophile (3)
249113	<i>Thumatha senex</i>	Thsen	Polyphagous	Hygrophile (1)
249585	<i>Xanthia togata</i>	Xatog	Polyphagous	Hygrophile (1)
248787	<i>Xanthorhoe biriviata</i>	Xabir	Strongly oligophagous	Méso-hygrophile (2)
248792	<i>Xanthorhoe quadrifasiata</i>	Xaqua	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
249223	<i>Xestia baja</i>	Xeba	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)
249228	<i>Xestia sexstrigata</i>	Xese	Polyphagous	Méso-hygrophile (2)

Annexe 2- Liste et localisation des sites et des bassins-versants élémentaires étudiés (1/3)

Code BV/sites	Communes (code INSEE)	Surface Zones Humides_1100 (m ²)	x_wgs84	y_wgs84	Surface Bassin (km ²)
E17	Escaut Canalisé du confluent du Canal de la Sensée au confluent du Canal de Mons				921,5
E171	Valenciennes (59606)	965461	3,538016508	50,38378346	
E172	Aubigny-au-Bac (59026)	710772	3,193713759	50,26137925	
E173	Famars (59221)	480834	3,539230562	50,3118998	
E30-35-36	Canal de jonction à Douai et Dérivation de la Scarpe du Canal de jonction au bras de la Deûle et Canal Haute Deûle				2267,7
	Canal d'Aire à la Bassée du confluent du Canal de la Deûle au confluent de la Lys Canalisée et Lys rivière				
E301	Cuinchy (62262)	1488007	2,729776	50,52206506	
E302	Avion (62065)	72579	2,826315156	50,41270293	
E303	Évin-Malmaison (62321)	958216	3,026139936	50,43335888	
E305	Leforest (62497)	1381180	3,040454742	50,42600955	
E306	Hinges (62454)	666740	2,631731374	50,57565069	
E307	Mont-Bernanchon (62584)	570116	2,587114746	50,58843266	
E309	Lillers (62516)	165385	2,466843868	50,5624919	
E54	Canche de sa source au confluent du bras de bronne				1397,0
E541	Saint-Josse (62752)	1934616	1,64340419	50,47832045	
E542	Grigny (62388)	953227	2,051534404	50,38261494	
E543	Marles-sur-Canche (62556)	2215350	1,80203746	50,46229585	
E544	Monchel-sur-Canche (62577)	792150	2,22109881	50,29503974	
E55	Authie				1090,1
E551	Roussent (62723)	2199140	1,787400388	50,36429465	
E552	Authie (80043)	441143	2,470061497	50,12561222	
E553	Quend (80649)	1277019	1,662473075	50,33193765	
E554	Villers-sur-Authie (80806)	1561653	1,671592567	50,33184224	
E555	Villers-sur-Authie (80806)	1058570	1,706828152	50,32073404	
E63-60	Canal de la Somme du confluent du Canal du Nord 1ère section à l'écluse numéro 16 Lamotte				2506,3
E631	Morcourt (80569)	1207375	2,659379456	49,89514828	
E632	Ham (80410)	677639	3,066855771	49,74682782	
E633	Étinehem-Méricourt (80295)	980636	2,670193085	49,91668878	
E634	Corbie (80212)	945297	2,52671778	49,92148282	
E635	Éclusier-Vaux (80264)	1173969	2,790209916	49,94032012	
E636	Rivery (80674)	629703	2,313870991	49,89621104	
E637	Fréchencourt (80351)	938316	2,442438608	49,95421741	
E638	Saint-Quentin (02691)	1168734	3,313819558	49,85050252	
E64	C.de la Somme de l'éc16 Lamotte à l'éc24 Abbeville et C.Maritime d'Abbeville à St-Valéry-sur-Somme et Baie de Somme				1727,4
E641	Abbeville (80001)	2855164	1,831374271	50,0873615	
E642	Long (80486)	1661965	1,971918607	50,03116695	
E643	Mareuil-Caubert (80512)	2013493	1,825666319	50,07925149	
E644	Épagne-Épagnette (80268)	2605465	1,850076427	50,07723771	
E645	Bourdon (80123)	1548414	2,071645865	49,98787988	
E646	Lanchères (80464)	3116344	1,53904521	50,15649699	
E647	Belloy-sur-Somme (80082)	1721462	2,117310025	49,96618673	
E648	Breilly (80137)	1659057	2,169097576	49,93922549	
E64bis	C.de la Somme de l'éc16 Lamotte à l'éc24 Abbeville et C.Maritime d'Abbeville à St-Valéry-sur-Somme et Baie de Somme				1275,5
E640	Boves (80131)	671879	2,397718923	49,84198686	
E649	Domart-sur-la-Luce (80242)	792352	2,491384396	49,81727829	
E650	Fouencamps (80337)	943715	2,39693315	49,81951049	

Annexe 2– Listes et localisation des sites et des bassins-versants élémentaires étudiés (2/3)

Code BV/sites	Communes (code INSEE)	Surface Zones Humides_1100 (m ²)	x_wgs84	y_wgs84	Surface Bassin (km ²)
F63	L'Ourcq de sa source au confluent de la Marne				1087,2
F631	Fère-en-Tardenois (02305)	579121	3,511258135	49,20973097	
F632	La Ferté-Milon (02307)	777331	3,12153246	49,1782789	
F633	Corcy (02216)	336714	3,188986005	49,25188605	
F634	Marolles (60385)	1586446	3,098710246	49,1575735	
F635	Épieds (02280)	105688	3,495300839	49,1187304	
F64	La Marne du confluent de l'Ourcq (exclu) au confluent du Grand Morin (exclu)				344,5
F641	Congis-sur-Thérrouanne (77126)	869494	2,976633	48,99594406	
F642	Forfry (77193)	931464	2,843523449	49,06317786	
F643	Meaux (77284)	755508	2,894030082	48,9404974	
F66	La Marne du confluent du Grand Morin (exclu) au confluent de la Seine				598,4
F661	Mitry-Mory (77294)	579240	2,647903	48,96575006	
F662	Jablins (77234)	853071	2,734515005	48,91047462	
F663	Pomponne (77372)	73357	2,652589534	48,87875884	
F664	Émerainville (77169)	513122	2,610032991	48,82145342	
F665	Fresnes-sur-Marne (77196)	740787	2,719431431	48,94461542	
G01	Les bassins côtiers compris entre la limite du bassin Artois Picardie et l'embouchure de la Bresle				744,2
G011	Lannoy-Cuillère (60347)	340027	1,74549522	49,70356204	
G012	Le Tréport (76711)	1030041	1,402623878	50,05646408	
G013	Inval-Boiron (80450)	529017	1,750960942	49,88704187	
H00	L'Oise de sa source au confluent de la Serre (exclu)				1437,3
H001	Saint-Michel (02684)	366331	4,128717559	49,926662	
H002	Anor (59012)	256836	4,136021902	50,01368144	
H003	Autreppes (02040)	1868014	3,861319074	49,90407999	
H004	Boué (02103)	337680	3,706693747	50,00804022	
H005	Logny-lès-Aubenton (02435)	299216	4,204685641	49,80388211	
H01	La Serre de sa source au confluent de l'Oise				1737,8
H011	Saint-Nicolas-aux-Bois (02685)	307279	3,434795477	49,58601387	
H012	Liesse-Notre-Dame (02430)	2609323	3,809011607	49,6276519	
H013	Tavaux-et-Pontséricourt (02737)	1045523	3,893609112	49,72618877	
H02	L'Oise du confluent de la Serre (exclu) au confluent de l'Ailette (inclus)				831,1
H021	Viry-Nouveau (02820)	2627424	3,2529516	49,60966558	
H022	Amigny-Rouy (02014)	3794355	3,311078019	49,6295768	
H03	L'Oise du confluent de l'Ailette (exclu) au confluent de l'Aisne (exclu)				944,0
H031	Noyon (60471)	1039982	2,98633263	49,59465625	
H032	Marest-sur-Matz (60378)	891558	2,824601377	49,51221592	
H033	Marest-Dampcourt (02461)	3587532	3,145549273	49,5866943	
H034	Le Plessis-Brion (60501)	46985	2,878608926	49,46388208	
H035	Lassigny (60350)	228338	2,863768086	49,59729506	
H036	Monchy-Humières (60408)	1217947	2,723690493	49,46848087	
H037	Élincourt-Sainte-Marguerite (60206)	148033	2,824091182	49,53770494	
H16	L'Aisne du confluent de la Vesle (exclu) au confluent de l'Oise				829,9
H161	Attichy (60025)	478241	3,034076403	49,41029764	
H162	Pierrefonds (60491)	1389649	2,967741504	49,36331055	
H163	Vieux-Moulin (60674)	570565	2,917638381	49,39926759	
H164	Rethondes (60534)	573665	2,946505737	49,41976262	
H20	L'Oise du confluent de l'Aisne (exclu) au confluent du Thérain (exclu)				1258,6
H201	Auger-Saint-Vincent (60027)	209468	2,821706292	49,22265886	
H202	Fresnoy-la-Rivière (60260)	526200	2,924637166	49,2818591	
H203	Nogent-sur-Oise (60463)	552164	2,472225521	49,2843514	
H204	Clermont (60157)	1034849	2,418390777	49,38653273	
H205	Sacy-le-Grand (60562)	2381445	2,534766671	49,34580715	
H206	Monceaux (60406)	2641764	2,567411437	49,33411468	

Annexe 2 – Listes et localisation des sites et des bassins-versants élémentaires étudiés (3/3)

Code BV/sites	Communes (code INSEE)	Surface Zones Humides_1100 (m ²)	x_wgs84	y_wgs84	Surface Bassin (km ²)
H21	Le Thérain de sa source au confluent de l'Oise				1218,9
H211	Ons-en-Bray (60477)	1048112	1,917791346	49,42603493	
H212	Beauvais (60057)	1261284	2,06057246	49,44127659	
H213	Blacourt (60073)	831779	1,87054246	49,45023417	
H214	Achy (60004)	622411	1,981943399	49,54949298	
H215	Ansacq (60016)	355591	2,35472041	49,34129874	
H216	Bresles (60103)	3954357	2,267623184	49,39500556	
H22	L'Oise du confluent du Thérain (exclu) au confluent de la Seine				1531,3
H221	Coye-la-Forêt (60172)	234290	2,470875827	49,15237947	
H222	Mériel (95392)	469558	2,214785	49,08633106	
H223	Lamorlaye (60346)	1885752	2,402604612	49,15378576	
H224	Courteuil (60170)	962344	2,553491337	49,19673534	
H225	Ermenonville (60213)	417376	2,688305564	49,11732704	
H226	Plailly (60494)	1143323	2,583516349	49,13700351	
H227	Arronville (95023)	764422	2,103792313	49,18629879	
H30	La seine du confluent de l'oise (exclu) au confluent de l'aubette (exclu)				1289,3
H301	Guernes (78290)	250359	1,622275	49,02129706	
H302	Épône (78217)	198002	1,823061	48,97389506	
H303	Brueil-en-Vexin (78113)	186001	1,825178	49,03004506	
H304	Carrières-sous-Poissy (78123)	520830	2,016858	48,93290806	
H305	Saint-Rémy-l'Honoré (78576)	271043	1,890825077	48,75299807	
H306	Trappes (78621)	731658	1,998470497	48,78791759	
H31	L'Epte de sa source au confluent de la Seine				1490,6
H311	Villers-sur-Auchy (60687)	1937983	1,793842163	49,45954279	
H312	Saint-Pierre-es-Champs (60592)	1518207	1,737109851	49,44766248	
H313	Reilly (60528)	640579	1,853083491	49,24046612	
H314	Giverny (27285)	1169251	1,538124387	49,07325464	
H315	Amenucourt (95012)	1610402	1,648095	49,12258006	
H316	Ambleville (95011)	253811	1,688927	49,15103406	
H317	Saint-Clair-sur-Epte (95541)	1772851	1,696339423	49,22135917	
H318	Mésangueville (76426)	2029890	1,585653499	49,5594261	
H32	La Seine du confluent de l'Epte (exclu) au confluent de l'Eure (exclu)				735,7
H321	Forges-les-Eaux (76276)	749425	1,519169011	49,61460614	
H322	Le Mesnil-Lieubray (76431)	713973	1,495497886	49,51878548	
H323	Elbeuf-sur-Andelle (76230)	1285487	1,40469008	49,47130525	
H324	Morville-sur-Andelle (76455)	731429	1,428341406	49,47729426	
H325	Val-de-Reuil (27701)	1480735	1,206685289	49,25044274	

Annexe 3 – Dendrogramme de classification hiérarchique des groupes fonctionnels à partir de l'Analyse en Coordonnées Principales des traits de vie des 151 espèces de macro-hétérocères de zones humides

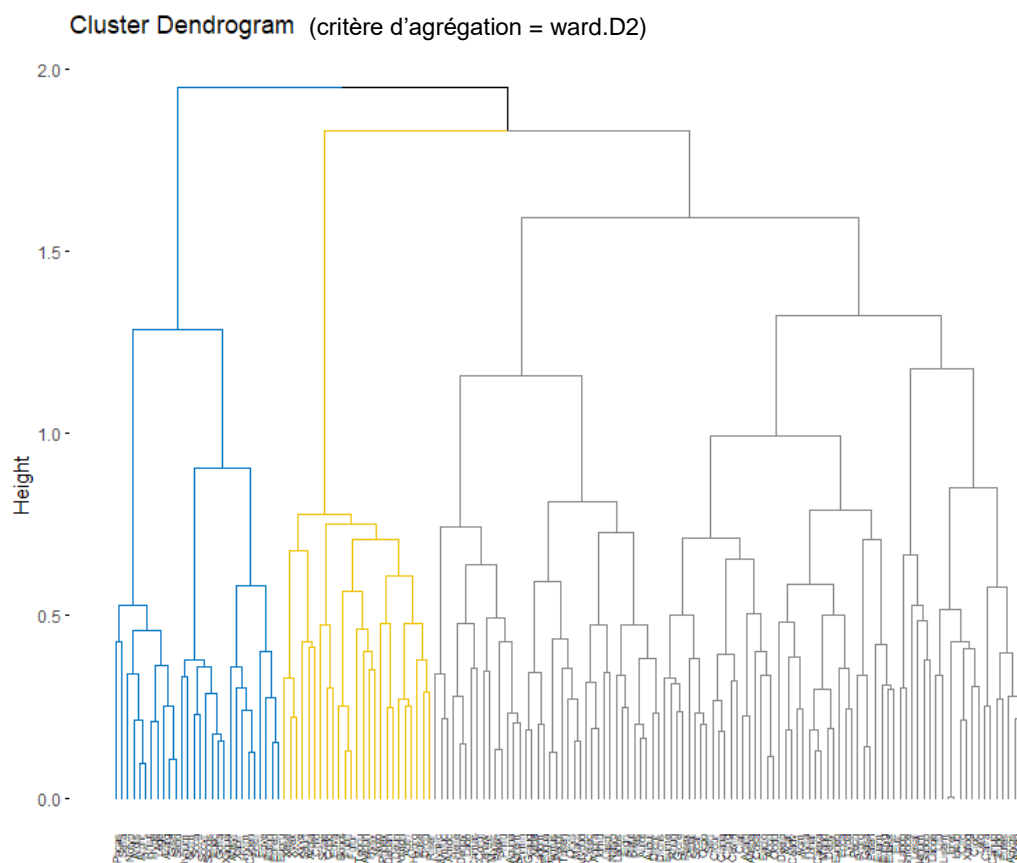


Tableau a3 – Description des 3 groupes fonctionnels à partir des modalités de traits (1/3)

Characteristic	1, N = 28 [†]	2, N = 25 [†]	3, N = 98 [†]	Characteristic	1, N = 28 [†]	2, N = 25 [†]	3, N = 98 [†]
DryM	24 (7, 40)	32 (13, 49)	32 (14, 47)	TroCAR	0 (0%)	0 (0%)	1 (1.0%)
Unknown	2	3	4	HerbPHYL	15 (54%)	22 (88%)	82 (84%)
BodS	30 (25, 37)	34 (23, 37)	32 (25, 38)	HerbBRYO	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
DevFlex1	0 (0%)	24 (100%)	2 (2.1%)	HerbFUN	0 (0%)	0 (0%)	4 (4.1%)
Unknown	1	1	2	HerbFLO	3 (11%)	3 (12%)	14 (14%)
DevFlex0	27 (100%)	0 (0%)	93 (97%)	HerbSTEM	11 (39%)	1 (4.0%)	13 (13%)
Unknown	1	1	2	HerbRHIZ	3 (11%)	0 (0%)	2 (2.0%)
TroTRE	9 (32%)	8 (32%)	48 (49%)	HerbXYLO	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
TroSHR	9 (32%)	9 (36%)	26 (27%)	Afly3.4	0 (0%)	5 (20%)	13 (13%)
TroFOR	11 (39%)	13 (52%)	31 (32%)	Afly5.6	9 (32%)	16 (64%)	45 (46%)
TroGRA	11 (39%)	5 (20%)	23 (23%)	Afly6.7	16 (57%)	20 (80%)	70 (71%)
TroNV	1 (3.6%)	0 (0%)	5 (5.1%)	Afly8.9	23 (82%)	18 (72%)	69 (70%)
TroPLD	1 (3.6%)	0 (0%)	4 (4.1%)	Afly10.2	5 (18%)	3 (12%)	12 (12%)

Tableau a3 – Description des 3 groupes fonctionnels à partir des modalités de traits (2/3)

Characteristic	1, N = 28 [†]	2, N = 25 [†]	3, N = 98 [†]
ADactNIG	27 (96%)	25 (100%)	97 (99%)
ADactDAY	1 (3.6%)	3 (12%)	10 (10%)
WingPat			
Cryptic	26 (93%)	21 (84%)	79 (81%)
Mimetic	1 (3.6%)	0 (0%)	1 (1.0%)
Undetermined	1 (3.6%)	2 (8.0%)	8 (8.2%)
Warning completely	0 (0%)	1 (4.0%)	5 (5.1%)
Warning on hindwings	0 (0%)	1 (4.0%)	5 (5.1%)
LarSoc			
Large aggregations	0 (0%)	0 (0%)	3 (3.1%)
Small groups	0 (0%)	0 (0%)	7 (7.1%)
Solitary	27 (100%)	25 (100%)	88 (90%)
Unknown	1	0	0
DietBreadth			
Monophagous	7 (25%)	1 (4.0%)	5 (5.1%)
Oligophagous	0 (0%)	3 (12%)	36 (37%)
Polyphagous	12 (43%)	18 (72%)	38 (39%)
Strongly oligophagous	9 (32%)	3 (12%)	19 (19%)
EggProt			
Bare	21 (78%)	22 (96%)	89 (94%)
Covered by hairs	0 (0%)	1 (4.3%)	3 (3.2%)
Plant tissue	6 (22%)	0 (0%)	3 (3.2%)
Unknown	1	2	3
WintSt			
Adult	0 (0%)	2 (8.0%)	2 (2.0%)
Egg	13 (46%)	1 (4.0%)	20 (20%)
Larvae	8 (29%)	7 (28%)	37 (38%)
Pupa	7 (25%)	15 (60%)	39 (40%)
PupPro			
No cocoon	27 (100%)	4 (16%)	3 (3.1%)
Slight cocoon	0 (0%)	16 (64%)	75 (77%)
Tough cocoon	0 (0%)	5 (20%)	19 (20%)
Unknown	1	0	1

Characteristic	1, N = 28 [†]	2, N = 25 [†]	3, N = 98 [†]
PupPla			
Epiphytic	0 (0%)	12 (48%)	29 (30%)
Ground	0 (0%)	7 (28%)	41 (42%)
Ground	27 (100%)	5 (20%)	5 (5.2%)
Subterranean	0 (0%)	1 (4.0%)	22 (23%)
Unknown	1	0	1
XerAff			
1	16 (57%)	5 (20%)	24 (24%)
2	8 (29%)	10 (40%)	43 (44%)
3	4 (14%)	10 (40%)	31 (32%)
ThermAff			
1	4 (14%)	3 (12%)	6 (6.1%)
2	24 (86%)	22 (88%)	90 (92%)
3	0 (0%)	0 (0%)	2 (2.0%)
ProboDev			
0	1 (3.6%)	4 (17%)	7 (7.4%)
1	0 (0%)	1 (4.2%)	3 (3.2%)
2	27 (96%)	19 (79%)	84 (89%)
Unknown	0	1	4
Surv			
1	1 (3.7%)	0 (0%)	5 (5.4%)
2	21 (78%)	19 (76%)	38 (41%)
3	5 (19%)	4 (16%)	47 (51%)
4	0 (0%)	0 (0%)	1 (1.1%)
5	0 (0%)	2 (8.0%)	2 (2.2%)
Unknown	1	0	5
Mob			
1	4 (14%)	0 (0%)	2 (2.0%)
2	15 (54%)	9 (36%)	25 (26%)
3	6 (21%)	11 (44%)	66 (67%)
4	3 (11%)	5 (20%)	5 (5.1%)
AdGEN			
1	22 (79%)	8 (32%)	70 (71%)
2	0 (0%)	12 (48%)	3 (3.1%)
3	6 (21%)	3 (12%)	25 (26%)
4	0 (0%)	2 (8.0%)	0 (0%)

Tableau a3 – Description des 3 groupes fonctionnels à partir des modalités de traits (3/3)

Characteristic	1, N = 28 ¹	2, N = 25 ¹	3, N = 98 ¹
1	0 (0%)	1 (4.2%)	7 (7.5%)
2	7 (26%)	11 (46%)	39 (42%)
3	20 (74%)	12 (50%)	47 (51%)
Unknown	1	1	5

¹ Median (IQR); n (%)

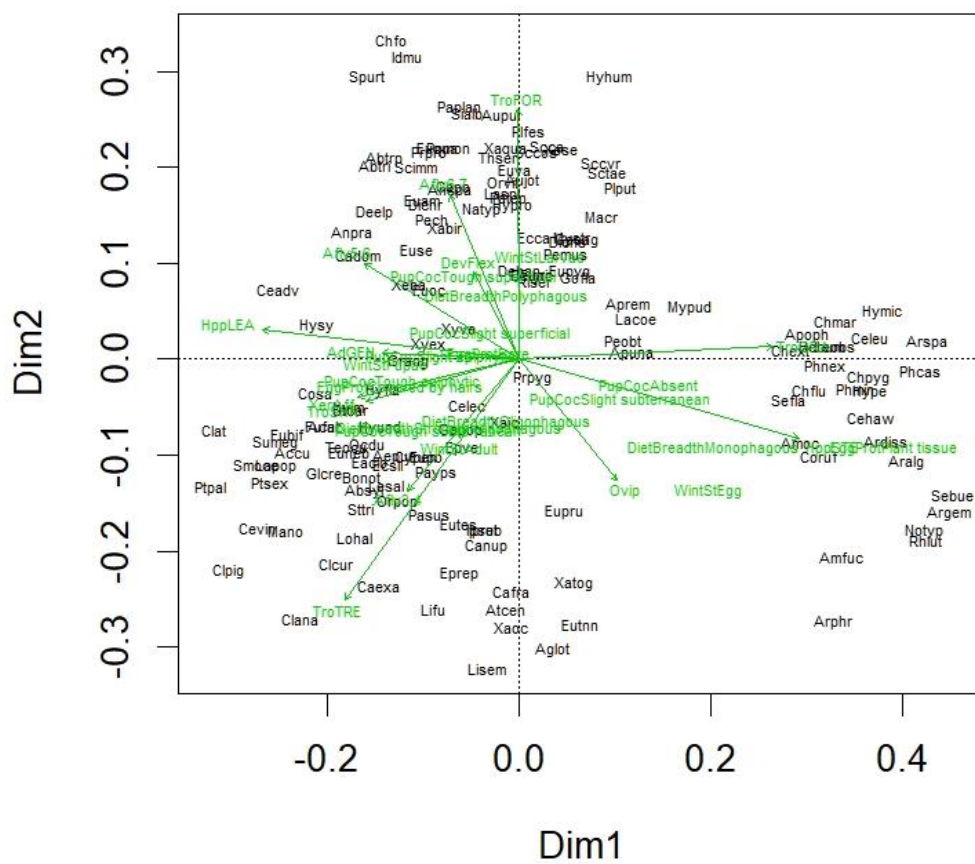


Figure a3– Résultats de l'analyse en coordonnées principales (PcoA) sur la matrice traits x espèces (% d'inertie projetée sur les deux premiers axes : axe 1 = 14,1 % ; axe 2 = 9,5 %) avec projection des scores vectoriels des modalités de traits sur le plan factoriel 1 - 2

Annexe 4 – Dendrogramme de classification hiérarchique des *guildes trophiques* à partir de l'Analyse en Coordonnées Principales des traits d'habitats et de plantes-hôtes des 151 espèces de macro-hétérocères de zones humides

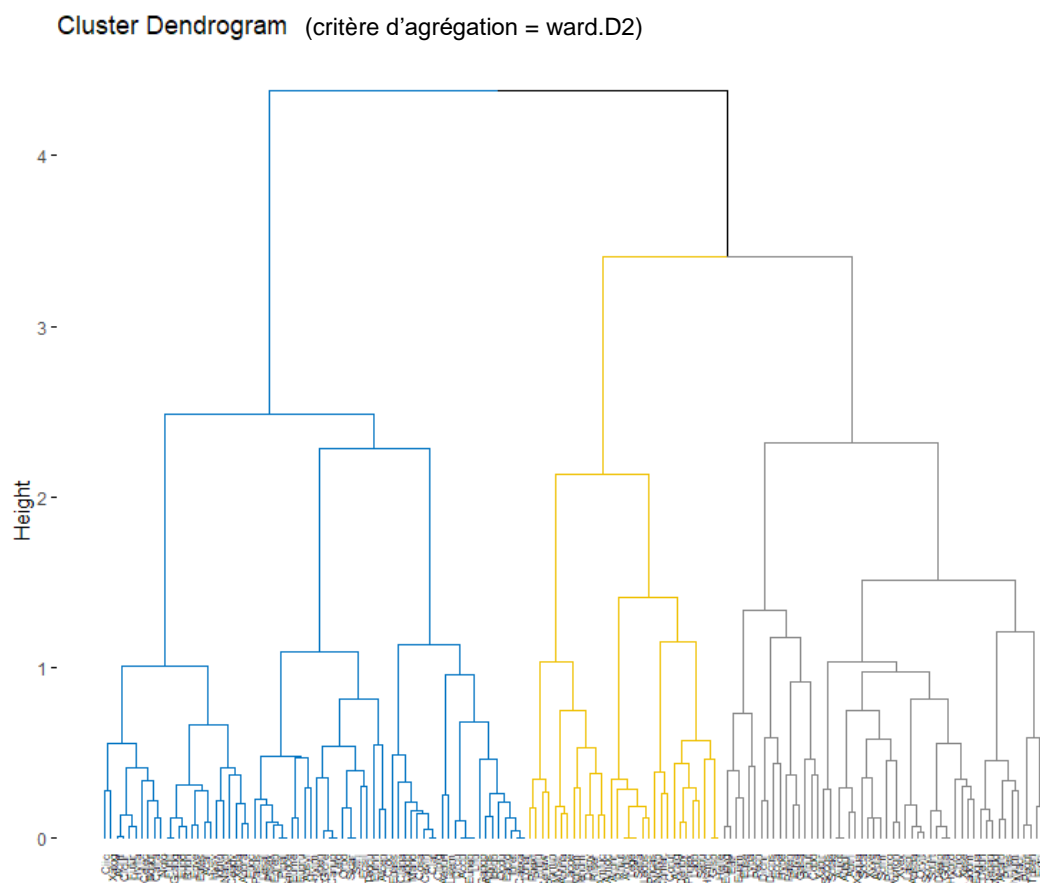


Tableau a4 – Description des 3 guildes à partir des modalités de traits (1/2)

Characteristic	1, N = 68 [†]	2, N = 52 [†]	3, N = 31 [†]
TroTRE	63 (93%)	1 (1.9%)	1 (3.2%)
TroSHR	33 (49%)	11 (21%)	0 (0%)
TroFOR	8 (12%)	44 (85%)	3 (9.7%)
TroGRA	0 (0%)	9 (17%)	30 (97%)
TroNV	0 (0%)	5 (9.6%)	1 (3.2%)
TroPLD	1 (1.5%)	4 (7.7%)	0 (0%)
TroCAR	0 (0%)	0 (0%)	1 (3.2%)
HerbPHYL	67 (99%)	44 (85%)	8 (26%)
HerbFUN	0 (0%)	4 (7.7%)	0 (0%)
HerbFLO	7 (10%)	11 (21%)	2 (6.5%)

Tableau a4 – Description des 3 guildes à partir des modalités de traits (2/2)

Characteristic	1, N = 68 [†]	2, N = 52 [†]	3, N = 31 [†]
HerbSTEM	0 (0%)	1 (1.9%)	24 (77%)
HerbRHIZ	0 (0%)	1 (1.9%)	4 (13%)
HerbXYLO	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
C3.2	0 (0%)	14 (27%)	18 (58%)
D1.1	1 (1.5%)	3 (5.8%)	1 (3.2%)
D2.2	0 (0%)	4 (7.7%)	3 (9.7%)
D2.3	0 (0%)	9 (17%)	2 (6.5%)
D4.1	2 (2.9%)	29 (56%)	22 (71%)
D5.1	0 (0%)	20 (38%)	18 (58%)
D5.2	0 (0%)	17 (33%)	10 (32%)
D5.3	0 (0%)	5 (9.6%)	5 (16%)
E2.1	1 (1.5%)	10 (19%)	6 (19%)
E2.2	1 (1.5%)	12 (23%)	6 (19%)
E3.4	1 (1.5%)	26 (50%)	11 (35%)
E3.5	0 (0%)	19 (37%)	7 (23%)
E5.1	1 (1.5%)	14 (27%)	1 (3.2%)
E5.4	7 (10%)	32 (62%)	9 (29%)

Characteristic	1, N = 68 [†]	2, N = 52 [†]	3, N = 31 [†]
F4.1	5 (7.4%)	2 (3.8%)	1 (3.2%)
F9.1	33 (49%)	3 (5.8%)	0 (0%)
F9.2	42 (62%)	4 (7.7%)	2 (6.5%)
G1.1	40 (59%)	3 (5.8%)	1 (3.2%)
G1.2	60 (88%)	11 (21%)	1 (3.2%)
G1.4	52 (76%)	9 (17%)	2 (6.5%)
G1.5	38 (56%)	4 (7.7%)	0 (0%)
G1.C	40 (59%)	3 (5.8%)	0 (0%)
G1.8	12 (18%)	2 (3.8%)	1 (3.2%)
G1.9	39 (57%)	2 (3.8%)	1 (3.2%)
G1.A	42 (62%)	5 (9.6%)	2 (6.5%)
DietBreadth			
Monophagous	2 (2.9%)	4 (7.7%)	7 (23%)
Oligophagous	20 (29%)	6 (12%)	13 (42%)
Polyphagous	24 (35%)	36 (69%)	8 (26%)
Strongly oligophagous	22 (32%)	6 (12%)	3 (9.7%)

[†] n (%)

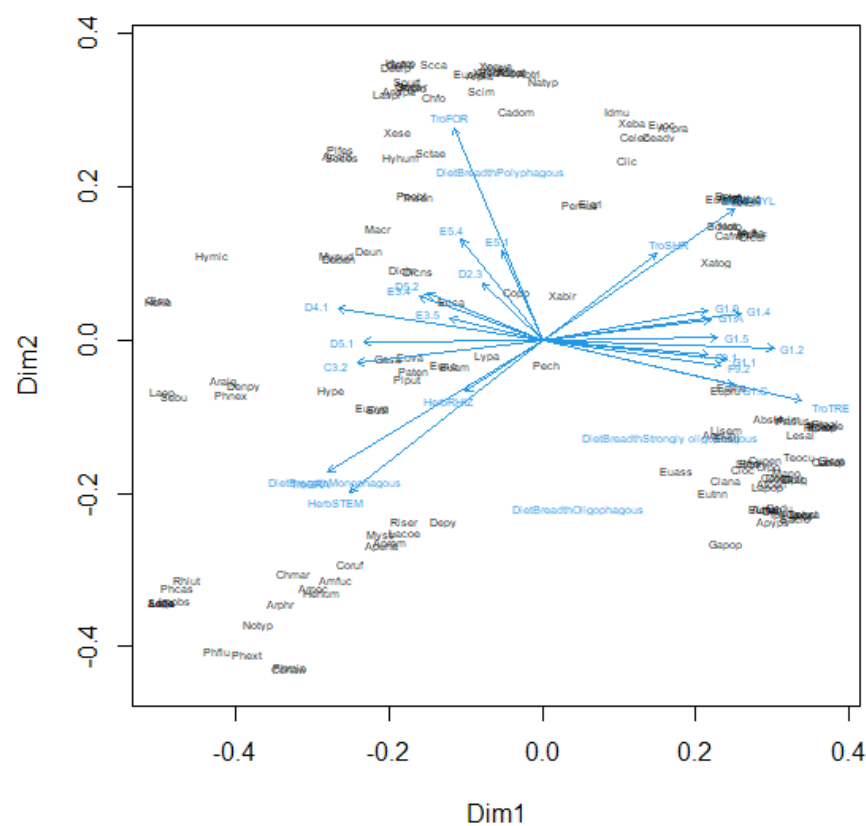


Figure a4 – Résultats de l'analyse en coordonnées principales (PcoA) sur la matrice traits x espèces (% d'inertie projetée sur les deux premiers axes : axe 1 = 23,6 % ; axe 2 = 17,1%) avec projection des scores vectoriels des modalités de traits sur le plan factoriel 1 - 2

Annexe 5- Fiche-protocole du projet BIMH-BAP



© Gaétan REY

Description et principes du protocole

Principes généraux

Le principe général repose sur le phototropisme positif des papillons nocturnes en utilisant une source lumineuse attractive. L'objectif est de dresser un inventaire le plus complet possible en un minimum de temps en visant une bonne représentativité du peuplement exploitant les différents habitats humides présents.

Type de données collectées

Les différentes espèces attirées par le piège lumineux sont notées afin d'établir une liste d'occurrences (données de présence) à chaque session (ou « relevé »). Des prélèvements de spécimens peuvent être effectués pour les déterminations délicates nécessitant un examen

ex situ par un spécialiste (armatures génitales, comparaison à une collection de référence). Autant que possible, des photos sont également réalisées pour valider ces déterminations.

Type d'échantillonnage

Compte tenu de la méthode d'observation qui attire les espèces en vol sur la zone humide, l'échantillonnage est limité à une zone choisie pour augmenter la visibilité du piège et donc optimiser son attractivité. L'échantillonnage fait appel à des observations répétées dans le temps pour couvrir la phénologie de vol des différentes espèces.

Méthode de mise en place

Stratégie d'échantillonnage

Dans la mesure du possible, une carte des unités de végétations, un repérage sur orthophotoplans (consultable sur le site www.geoportail.gouv.fr) et/ou un repérage du terrain pourront être utilisés pour pré-localiser la zone de relevé.

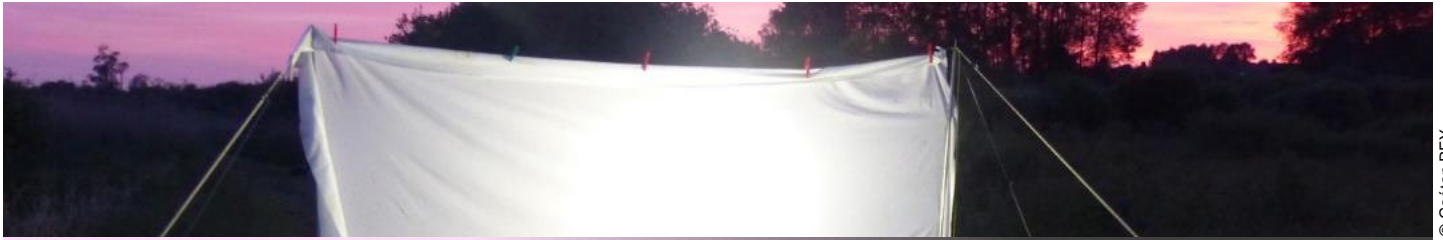
Le point de relevé doit être défini pour qu'un maximum d'habitats représentatifs (dominants) de la zone humide entre dans le champ d'action du piège (100 à 200 m). Par habitat, on entend les grands types physiologiques de végétation (niveau de la « classe de formation » végétale cf. DELASSUS, MAGNAGNON *et al.*, 2014) soit dans les zones humides du Nord de la France : les végétations aquatiques, les végétations herbacées, les fourrés arbustifs et les végétations forestières. La situation idéale est un contexte de clairière dégagée avec une absence de végétation haute à proximité faisant écran au piège.

Le point de relevé doit s'affranchir un maximum des effets de lisière avec les zones non humides connexes. Idéalement, les parties centrales de la zone humide doivent être préférées aux bordures (> 50 m au moins). De la même manière, le piège doit s'affranchir le plus possible de toute source de lumière artificielle (éclairage public en contexte péri-urbain par ex) qui pourrait affaiblir son pouvoir d'attraction.

4 réplifications temporelles par an sont à réaliser 2

années de suite et à répéter tous les 10 ans sur le même point de relevé. Chaque année, une séance de piégeage/mois est à réaliser entre début mai et fin août. Ces séances sont à répartir en fonction du calendrier lunaire, c'est-à-dire en ciblant les phases de nouvelle lune (lune noire entre le premier et le dernier quartier). De cette manière, chaque session est réalisée au cours d'une période où l'efficacité du piège est optimisée grâce à une obscurité accrue.

L'échantillonnage doit également tenir compte de l'influence des conditions climatiques même s'il reste difficile d'intégrer ce paramètre très en amont dans la planification (voir JONASON *et al.*, 2014). Une fois le préprogramme établi (phases lunaires) il est recommandé d'utiliser toute source de données météo disponible permettant de choisir le soir le plus favorable (au maximum 5 jours avant) c'est-à-dire idéalement : vent nul à faible (≤ 3 beaufort), température $> 15^{\circ}\text{C}$ en début de nuit, ciel couvert (chute moins brutale de la température), humidité atmosphérique élevée et basse pression de l'air ambiant, absence de pluie (une pluie faible et discontinue avec des températures douces n'est pas réhibitoire). Les nuits dégagées, avec du brouillard ou encore, les soirées après un épisode pluvieux et/ou une chute marquée des températures ($5-10^{\circ}\text{C}$) plusieurs jours de suite sont à proscrire.



© Gaétan REY

Méthode de mise en place

Dispositif d'observation

Le piège est constitué d'une ampoule à vapeur de mercure 125 watts éclairant un drap blanc fixé à un cadre vertical et un autre drap blanc posé au sol. La surface verticale ainsi éclairée doit être comprise entre 2 et 3 m² environ (typiquement un rectangle de 180 cm de haut et 150 cm de large). Le drap au sol doit couvrir entre 3 et 4 m² et être placé de sorte à ce qu'il déborde équitablement les deux côtés du pan vertical (± 1 m de chaque côté).

L'alimentation électrique est assurée par un générateur portable qui fournit le courant électrique. Les ampoules à vapeur de mercure 125 watts (= lampes « à décharge ») doivent impérativement être raccordée à un appareillage de type ballast et non directement au groupe électrogène.

Conditions de réalisation d'un relevé

Le piège lumineux doit être installé après le coucher du soleil et l'allumage de la lampe est à réaliser environ 20 minutes avant la nuit complète (entre le crépuscule nautique et le crépuscule astronomique) afin de ne pas manquer certaines espèces à activité essentiellement crépusculaire.

La durée de chaque séance est fixée à 2 heures après la tombée de la nuit. Au-delà de cette durée « standard », il est possible de prolonger les observations jusque tard dans la nuit, mais en notant impérativement à part les nouvelles observations faites après cette durée standard.

Chaque séance, fait l'objet d'une prise de note sur le bordereau de relevé de terrain (cf doc. joint). Au-delà des informations sur le relevé lui-même (date, localisation GPS...), il s'agit de dresser une liste de tous les papillons observés, en notant le nom scientifique (binôme linnéen selon le référentiel TaxRef du MNHN) et, pour les espèces prélevées en vue d'une identification *ex situ*, un code spécifique permettant de le préciser ultérieurement (même principe avec les photographies). La rubrique « effectif » prévue dans le bordereau : n'est pas obligatoire (seules les occurrences sont utilisées pour le

calcul de l'indicateur) mais il est recommandé de noter aussi précisément que possible le nombre d'individus observés (cf. infra).

Les observations reportées sur le bordereau ne doivent porter que sur les papillons attirés au piège lumineux (sur le drap tendu et/ou posé au sol). Les papillons observés en vol à plus de 3 m du piège peuvent être capturés au filet pour enrichir l'inventaire, mais ne seront pas intégrés à la liste (à préciser en rubrique « commentaires) s'ils ne sont pas attirés au plus près du piège (pas de chasse « à vue » dans la végétation environnante pendant la séance par ex.).

En fin de séance (les 15 dernières minutes), l'ampoule qui a éclairé un côté du piège depuis le début de la nuit sera placé sur le côté opposé jusqu'à l'extinction. Cette variante permet de « relancer » l'activité de certains papillons passés inaperçus : espèces à tendance lucifuge (posées à quelques mètres du piège) ou individus qui ont pu s'éloigner dans la végétation en se déplaçant au sol (J. BARBUT *com. pers.*).

Précautions/consignes de sécurité

Bien que le rayonnement UV des ampoules à vapeur de mercure ne soit pas considéré comme dangereux pour l'œil humain (STEINER & HÄUSER, 2010) il est recommandé d'éviter de regarder directement l'ampoule lorsque le piège fonctionne. La sensibilité des personnes étant variable, et par précaution, des lunettes de protection peuvent être portées (en vente chez certains fournisseurs de matériel entomologique).

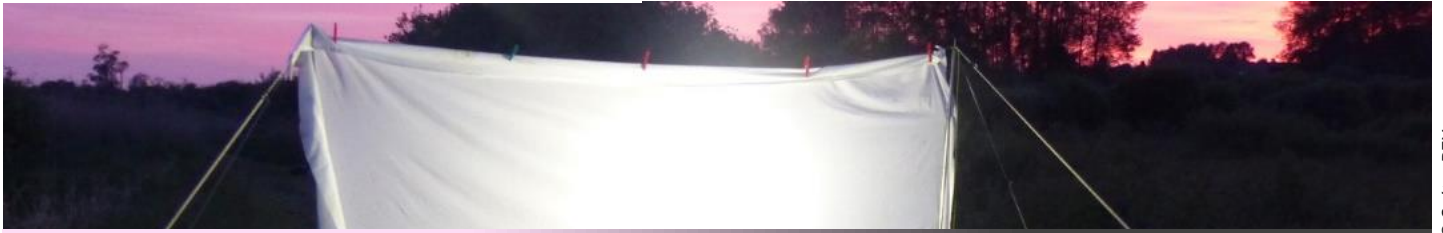
Les soirées au temps lourd, voire orageux sont particulièrement favorables (forte activité des insectes) ; néanmoins, il est impératif de ne pas s'exposer aux risques que peuvent présenter ce type de conditions (foudre) notamment à travers l'utilisation du matériel servant à tendre le drap (piquets métalliques) ou du matériel électrique.

Représentativité des données

Précision de l'information

La variabilité des captures est très dépendante du type de piège, des conditions météorologiques et de l'emplacement exact du piège sur le site. Si ce dernier paramètre reste le plus difficile à standardiser d'une séance à l'autre, la standardisation du type de piège

permet en revanche de limiter les biais d'observation qui pourraient provenir de l'utilisation d'ampoules de puissances variables ou de pièges n'offrant pas les mêmes conditions d'observation (trépied au sol par exemple et sans drap vertical faisant écran).



Représentativité des données

Précision de l'information

Il convient de bien respecter le calendrier des sessions d'échantillonnage, en veillant à un bon espacement entre les sessions de chaque mois (3 semaines environ) afin de tenir compte de la phénologie des différentes espèces entre le printemps et la fin de l'été. En outre, le respect des recommandations quant aux phases lunaires et aux conditions météo doit permettre d'éviter que certaines sessions soient « improductives » et donc de sous-évaluer la richesse spécifique en sous-échantillonnant le cortège d'espèces volant à la période concernée.

La prise en compte des données de comptage des individus est un sujet débattu (NEW, 2013), notamment pour les insectes dont le phototropisme est variable en fonction des espèces et en fonction du temps (variation inter-nuit). C'est pourquoi elles ne sont pas retenues pour le calcul de l'indicateur ce qui permet d'éviter les biais liés à une mauvaise appréciation de l'abondance réelle des papillons. Toutefois, ces données aident à préciser leur abondance relative ce qui reste une information intéressante pour interpréter l'indicateur.

Représentativité de l'information collectée

Dans le cadre des tests en cours, l'indicateur est calculé sur la base d'un seul point de relevé (un piège) pour des raisons liées aux moyens potentiellement mobilisables. Sur des grands sites, avec des habitats de grandes surfaces (faibles effets de mosaïques), il peut être envisagé de doubler le dispositif en plaçant deux pièges sur des zones jugées représentatives (en les espaçant d'au moins 500 m).

D'après la phénologie (périodes de vol) des espèces de zones humides du Bassin Artois-Picardie, la période retenue (mai à août) offre une bonne représentativité dans la mesure où elle coïncide avec le pic d'apparition d'une grande majorité d'espèces (près de 95% dans le cas de la Somme).

Sur les sites où nous disposons d'informations antérieures, le piégeage sur deux années à l'aide de ce protocole a globalement permis de confirmer qu'en répétant deux années de suite les inventaires, il était possible de détecter les espèces hygrophiles déjà connues, y compris les espèces considérées comme « rares ». Les courbes d'accumulation (richesse extrapolée) réalisées également avec des relevés effectués deux années de suite (mais en variant les postes d'observation) semblent aussi indiquer que 2 ans de relevés constituent un bon compromis entre l'échantillonnage « possible » et l'échantillonnage « souhaitable ». En effet, il est généralement considéré que 3 à 5 années de suivi constituent un effort d'échantillonnage idéal pour tendre vers l'exhaustivité.

Remarque : à noter que l'utilisation de l'indicateur ne présuppose pas d'être exhaustif en termes de richesse spécifique mais bien de comparer les valeurs obtenues sur différents sites à des valeurs de référence calculées avec un effort d'échantillonnage identique.

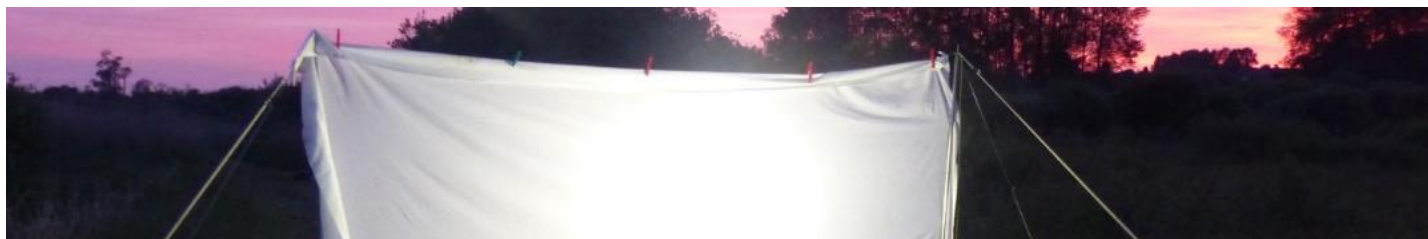
Opérationnalité de la collecte

Compétences requises

Le protocole nécessite de bonnes compétences dans la reconnaissance des papillons de nuit. Il s'adresse donc à des entomologistes ayant déjà quelques années d'expérience en la matière. A défaut (entomologistes généralistes et/ou débutants), il convient au minimum de connaître les familles de macro-hétérocères ce qui facilite l'utilisation des guides d'identification de terrain.

En outre, une liste de référence illustrée des espèces hygrophiles pour la région facilitera la reconnaissance des espèces potentielles utilisées pour le calcul de l'indicateur.

Des compétences en macrophotographie permettent de compenser les difficultés de reconnaissance sur le terrain et de constituer une iconographie de référence pour échanger avec des spécialistes



Opérationnalité de la collecte

Compétences requises

Quelques espèces peuvent poser des problèmes d'identification ; dans ce cas, il est nécessaire de prélever certains spécimens et de transmettre les échantillons à des spécialistes compétents. Dans ces cas de figure, il est nécessaire de savoir utiliser le matériel de récolte de base (flacons à cyanure, papillotes, pince souple). Pour l'inventaire des habitats humides autour du piège, des compétences de base en écologie végétale et en reconnaissance des grands types de végétation sont nécessaires. À défaut, des diagrammes d'identification des habitats Eunis jusqu'au niveau 2 sont fournis par LOUVEL *et al.* (2013) et peuvent faciliter le travail.

Impact du niveau de compétences

Jugé faible : les espèces posant de réels difficultés d'identification étant peu nombreuses dans les Hauts-de-France et pour le cortège hygrophile considéré (3 espèces du genre *Eupithecia*, 1 du genre *Abrostola*, 3 du genre *Chortodes*, 2 du genre *Plusia* et 2 du genre *Schrankia*). En proportion avec le nombre total d'espèces utilisées pour l'indicateur, ces espèces représentent à peine 10% des espèces à connaître.

Temps moyen de collecte des données

La durée d'une séance est fixe et de l'ordre de 3 heures/séance en comptant le temps d'installation et de démontage du piège. L'indicateur à l'étude requiert donc 3 jours de travail au total (3 X 8 séances soit 24 heures). Pour un opérateur salarié, ces heures effectuées pour partie de nuit sont à majorer selon les dispositions du code du travail en vigueur.

Le temps de récolte des données sur les habitats varie de 0,5 à 1 journée selon la distance et la complexité du site. Sur deux années, l'indicateur requiert donc un temps de travail total de l'ordre de 4,5 jours (4,5 heures/séances avec majoration de 50%) + 1 journée pour les habitats soit 5,5 jours.

À cela il faut ajouter la préparation et le rangement du matériel au bureau, le temps de déplacement et les frais kilométriques correspondants selon les sites concernés.

Temps de validation et de saisie des données

Le nombre de données collectées est de l'ordre de 50 à 100 taxons par relevé soit pour une année 200 à 400 données d'occurrence à saisir dans une base de données ou un tableur Excel. Le temps de gestion des données est donc relativement peu important si un outil efficace est à disposition et si la saisie est faite au fur et à mesure de l'acquisition (saisie de retour au bureau).

Un temps non négligeable est à prévoir pour la validation des déterminations des espèces *ex situ* y compris pour des opérateurs expérimentés : sur base de photographies et/ou de prélèvements de spécimens. De l'ordre de 2 jours/an.

Coût du matériel

L'essentiel du matériel peut se résumer à : un système avec drap vertical (à confectionner soi-même ou acheter chez un fournisseur spécialisé) [200 euros] + ampoules et appareillage [50 à 100 euros] + un filet à papillons [40 euros] + 1 à 2 ouvrages de détermination [60 euros] + matériel de récolte [40 euros] + lampe torche ou frontale [25 à 100 euros].

La plus grosse acquisition à prévoir correspond au groupe électrogène (moteur 4 temps). Préférer des modèles portatifs insonorisés à technologie « Inverter » d'une puissance de à 900-1000W [400 à 1500 euros selon les modèles].

Remarque : les éléments précités s'appliquent à des cas où le suivi est programmé pour une réalisation en régie. Dans le cadre d'une prestation extérieure les coûts à prévoir varient entre 5000 et 10000 euros pour une 10^{aine} de séances selon les prestataires (coûts variables entre les associations et les bureaux d'études et les temps de déplacements).

**Contribution à l'évaluation écologique des milieux humides à l'aide d'un
bioindicateur basé sur les Lépidoptères : étude des relations entre les
pressions anthropiques et les communautés d'hétérocères dans le nord
de la France**

Résumé – Les milieux humides assurent des fonctions hydrologiques, biogéochimiques et biologiques majeures. Leur tendance d'évolution est à la réduction des surfaces, l'artificialisation des milieux et la baisse de leur diversité biologique sous l'effet d'une anthropisation croissante. Les bioindicateurs permettant de détecter les effets des pressions sur ces milieux et les réponses apportées pour les réduire sont en nombre limité. Les gestionnaires des zones humides du nord de la France envisagent donc l'utilisation des Lépidoptères hétérocères pour compléter les dispositifs d'évaluation écologique existants, ce qui suppose d'identifier au préalable les descripteurs des communautés traduisant l'état d'un milieu en rapport avec les pressions. Dans ce but, nous avons étudié les liens entre les traits fonctionnels des espèces et les pressions et avons testé la réponse des communautés selon leur spécialisation écologique. Ces communautés ont été échantillonnées en faisant varier les niveaux d'artificialisation et d'intensification agricole sur 113 sites et 22 bassins versants répartis dans le nord de la France. Les observations de terrain couplées aux informations sur les traits des espèces ont permis d'analyser les corrélations entre 79 espèces, leur traits et les proxys de pressions et de modéliser les relations entre la richesse spécifique et ces proxys pour différents niveaux de spécialisation. Les résultats révèlent des associations entre certains traits et les variables de pressions, notamment des traits trophiques selon une anthropisation croissante caractérisée par des milieux aquatiques à forte présence de plantes exotiques envahissantes et des milieux forestiers plantés d'essences allochtones. Le gradient rural-urbain intervient fortement dans la structuration des communautés mais son lien avec les traits est moins net. Les richesses en espèces spécialistes et généralistes baissent quant à elles de façon comparable en fonction des pressions d'artificialisation et agricoles. Ces résultats indiquent que l'approche à l'aide des traits est adaptée pour rendre compte d'un patron général de structuration des communautés d'hétérocères et de tendances quant aux niveaux de richesse spécifique sous l'effet de l'impact environnemental des activités humaines. Ils suggèrent une possible tolérance des communautés les plus caractéristiques des milieux humides dans certaines conditions, même si les processus sous-jacents ne sont pas identifiés. Concernant l'utilisation de ce groupe taxonomique comme bioindicateur, cette étape exploratoire tempère les orientations prises pour l'intégration des traits de spécialisation dans l'indicateur. Enfin, les éléments discutés orientent les étapes suivantes du développement de l'indicateur en identifiant un besoin d'expérimentations pour tester la réponse des communautés selon différents modes de restauration écologique des milieux humides.

Mots clés : *Milieux humides, pressions anthropiques, bioindicateurs, Lépidoptères hétérocères, traits fonctionnels, spécialisation écologique, suivi de restaurations*