

Les papillons de jour du site marécageux de la Vallée de Joux (VD) (Lepidoptera Rhopalocera)

JÉRÔME PELLET

A. Maibach Sàrl, Ch. de la Poya 10, CP 99, CH-1610 Oron-la-Ville; jerome.pellet@amaibach.ch

Abstract: The butterflies (Lepidoptera) of the moorland of Vallée de Joux (Switzerland, VD). – The Vallée de Joux (VD) is a mosaic of approximately 8 km² of marshes, fenlands, transitional mires and raised bogs. This marshy landscape has been surveyed in summer 2009 in order to inventory its butterfly fauna. 43 species have been observed, among them two tyrphobiontic species (the Cranberry Fritillary *Boloria aquilonaris* and the Moorland Clouded Yellow *Colias palaeno*), four threatened hygrophilic species (the Violet Copper *Lycaena helle*, the Dusky Large Blue *Maculinea nausithous*, the Chestnut Heath *Coenonympha glycerion* and the Marsh Fritillary *Euphydryas a. aurinia*). These species were selected as priority target species for a future management plan. General recommendations for the management of these butterfly communities are provided. The species richness as well as the composition of the butterfly assemblage confer a national entomological value to the marshy landscape of the Vallée de Joux.

Résumé: Le site marécageux d'importance nationale de la Vallée de Joux (VD) abrite, sur quelques 8 km², d'importantes surfaces de milieux palustres. Ces mosaïques de prairies humides, de bas-marais, marais de transition et hauts-marais ont été parcourus durant l'été 2009 afin de recenser les espèces de papillons de jour. Un total de 43 espèces a été observé, parmi lesquelles deux espèces tyrphobiontes (le Nacré de la canneberge *Boloria aquilonaris* et le Solitaire *Colias palaeno*) et quatre espèces hygrophiles menacées (le Cuivré de la bistorte *Lycaena helle*, l'Azuré des paluds *Maculinea nausithous*, le Fadet de la mélique *Coenonympha glycerion* et le Damier de la succise *Euphydryas a. aurinia*). Ces espèces constituent des espèces cibles prioritaires pour un futur plan de gestion. Quelques pistes pour la gestion des milieux marécageux en leur faveur sont décrites. La richesse spécifique ainsi que la composition des communautés décrites confèrent au site marécageux de la Vallée de Joux une valeur entomologique nationale.

Zusammenfassung: Die 8 km² umfassenden Feuchtgebiete des Vallée de Joux (VD) bestehen aus einem Mosaik aus wertvollen Feuchtwiesen, Flach- und Hochmooren. Diese Gebiete wurden im Sommer 2009 auf die darin vorkommenden Tagfalter untersucht. 43 Arten wurden festgestellt, darunter zwei tyrphobionte Arten (der Hochmoor-Perlmutterfalter *Boloria aquilonaris* und der Hochmoorgelbling *Colias palaeno*), vier gefährdete hygrophile Arten (Blauschillernder Feuerfalter *Lycaena helle*, Dunkler Wiesenknopf-Ameisenbläuling *Maculinea nausithous*, Rostbraunes Wiesenvögelchen *Coenonympha glycerion* und Skabiosen-Schneckenfalter *Euphydryas a. aurinia*). Diese Arten wurden als Zielarten eines zukünftigen Massnahmeplans ausgewählt. Allgemeine Empfehlungen für Fördermassnahmen werden gegeben. Die Artenvielfalt wie auch die Artenzusammensetzung verdeutlichen die nationale entomologische Bedeutung der Feuchtgebiete im Vallée de Joux.

Keywords: Rhopalocera, tyrphobiontic, tyrphophilic, *Colias palaeno*, *Boloria aquilonaris*, *Lycaena helle*, *Maculinea nausithous*, *Coenonympha glycerion*, *Euphydryas a. aurinia*, *Brenthis ino*, *Melitaea diamina*, management, mowing.

INTRODUCTION

Le site marécageux d'importance nationale de la Vallée de Joux (VD) est situé à 1 000 m d'altitude dans une étroite vallée du Jura vaudois et s'étend sur quelques 8 km². L'Orbe méandre lentement au cœur de cette vallée au faible dénivelé et au climat extrêmement rude (avec environ 160 jours de végétation). L'imperméabilisation du fond de la vallée par les dépôts morainiques a généré des nappes aquifères peu profondes et affleurantes, donnant naissance à leur tour à des surfaces marécageuses diverses en fonction des conditions géologiques et hydriques (Bressoud et al. 1994). La vallée est caractérisée par une végétation palustre allant des prairies humides (*Calthion*, *Molinion*, *Filipendulion*) et bas-marais (*Phragmition*, *Magnocaricion*, *Caricion davallianae*, *Caricion fuscae*) aux hauts-marais (*Sphagnion magellanicum*) en passant par les marais de transition (*Caricion lasiocarpae*). La surface couverte par ces milieux de grande valeur biologique donne au site marécageux de la Vallée de Joux une valeur patrimoniale reconnue par son inscription à divers inventaires fédéraux (sites marécageux, zones alluviales, bas-marais, hauts-marais). Ces milieux sont illustrés dans la Fig. 1 ci-dessous.

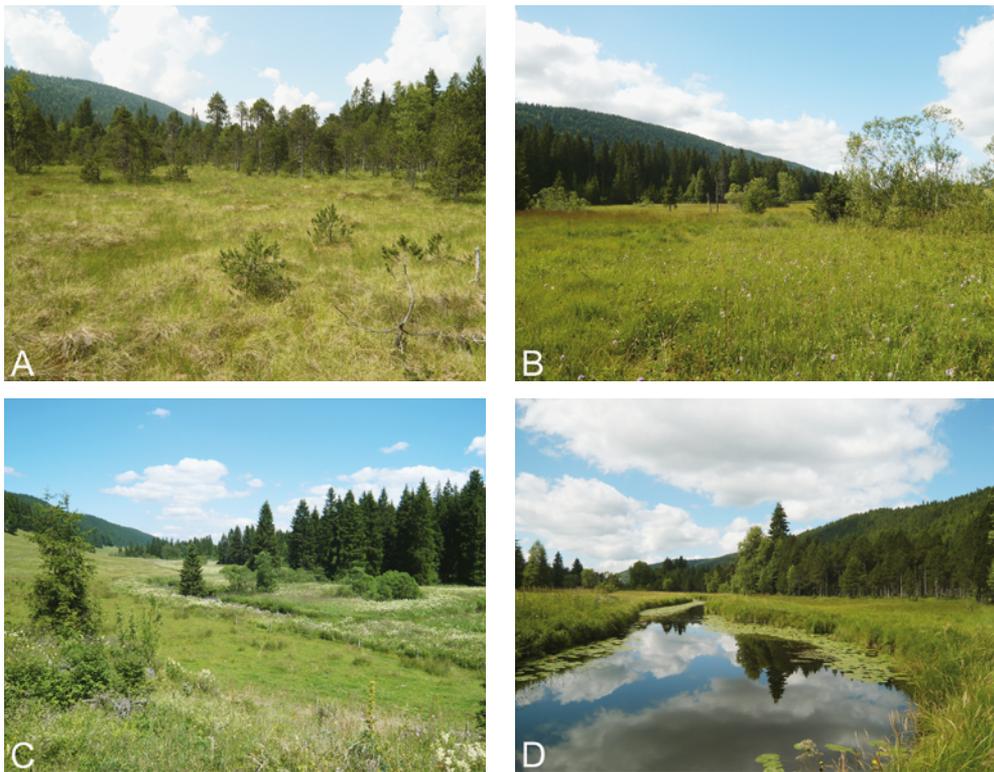


Fig. 1. Le site marécageux de la Vallée de Joux (VD) abrite une mosaïque de milieux humides: hauts-marais (A), marais de transition (B), ceinture végétale entre l'Orbe et une tourbière (C) et milieux riverains de l'Orbe (D).

Outre une végétation rare et menacée, les milieux présents hébergent une entomofaune à l'hygrophylie marquée dont font partie de nombreuses espèces de papillons menacés en Suisse (Dusej 2003). Les papillons des vallées humides jurassiennes n'ont que rarement fait l'objet d'études publiées (citons néanmoins Bressoud et al. 1994; Gonseth 1994a; Mulhauser et al. 1987). La présente étude recense les communautés de papillons de jour (Papilionoidea, Hesperioidea) observées lors d'une étude réalisée en 2009 pour le compte du Centre de conservation de la faune et de la nature qui dépend du Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud. Les assemblages d'espèces y sont décrits et quelques recommandations de gestion des milieux en faveur des papillons sont faites.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Vingt-deux transects de 250 m de long ont été répartis sur l'ensemble du site marécageux (8 km²) de manière à être représentatifs des différentes alliances végétales présentes. Chacun des transects a été parcouru au minimum trois fois entre mai et septembre 2009, en adoptant un protocole de comptage standard (voir entre autres Pollard & Yates 1993; Thomas 1983). A chaque passage, le nombre d'individus de chaque espèce a été relevé (suivi quantitatif). En fin de saison, une matrice d'observation a été établie en conservant le nombre d'individus total observés pour chaque espèce (en colonnes) et pour chaque transect (en lignes). Les données brutes ont été explorées à l'aide d'une courbe d'accumulation d'espèces (Ugland et al. 2003). La matrice des observations a ensuite été analysée à l'aide d'une analyse canonique des correspondances (Hill & Gauch 1980). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2010, fonctions "specaccum" et "decorana").

Au suivi quantitatif s'est ajouté un suivi de type qualitatif basé sur des recherches ciblées de deux espèces tyrphobiontes: le Nacré de la canneberge *Boloria aquilonaris* et le Solitaire *Colias palaeno* (ce dernier étant probablement un tyrphobionte strict à la Vallée de Joux). Ce suivi a été réalisé dans chacune des 7 tourbières présentes sur le site marécageux, avec deux passages de 2 à 4 heures chacun durant la période de vol des espèces (de mi-juin à mi-août). Afin d'étudier la relation entre la présence de ces espèces et la surface de hauts-marais primaires présents dans les 7 tourbières étudiées, nous avons procédé à une régression logistique à l'aide du logiciel R (fonction "glm"). La surface de hauts-marais primaires (c'est-à-dire uniquement la part de l'objet inscrit à l'inventaire fédéral des hauts-marais cartographiée comme marais à sphaigne capable d'héberger les plantes hôtes de ces deux espèces) de chacune des tourbières a été extraite de la base de géodonnées de l'Office fédéral de l'environnement.

RÉSULTATS

Sur les 22 transects parcourus, 43 espèces ont été observées (Tab. 1). Vingt et une de ces espèces sont classées dans le liste rouge de Gonseth (1994b) et 5 d'entre elles sont des espèces prioritaires au niveau national (SPEC 2 ou 3). Avec 90% des espèces ob-

Tab. 1. Les 43 espèces observées durant le suivi quantitatif sur 22 transects.

Espèce	Hygro- ou tyrphophile (Settele et al. 1999)	LR CH (Gonseth 1994 b)	SPEC (Carron et al. 1999)	Nombre de transects occupés (N = 22)	Nombre total d'individus observés
<i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758) s. L.				2	2
<i>Colias palaeno</i> (Linnaeus, 1761)	OUI	3		6	12
<i>Colias hyale</i> (Linnaeus, 1758)		n		2	2
<i>Colias crocea</i> (Geoffroy, 1785)				8	8
<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)				1	1
<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)				17	45
<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)				12	16
<i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)				17	50
<i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)		n		1	1
<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)				11	22
<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)				3	4
<i>Cynthia cardui</i> (Linnaeus, 1758)				16	29
<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)				12	23
<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)				3	3
<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)				3	3
<i>Mesoacidalia aglaja</i> (Linnaeus, 1758)		n		8	11
<i>Brenthis ino</i> (Rottemburg, 1775)	OUI	3		21	217
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stichel, 1908)	OUI	2	2	3	3
<i>Clossiana selene</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	OUI	3		4	12
<i>Melitaea diamina</i> (Lang, 1789)	OUI	3		12	53
<i>Euphydryas a. aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	OUI	2	2	1	2
<i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)		n		1	1
<i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)		2		1	1
<i>Erebia ligea</i> (Linnaeus, 1758)		n		6	38
<i>Erebia medusa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)		n		3	6
<i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)				3	9
<i>Aphantopus hyperantus</i> (Linnaeus, 1758)				12	114
<i>Coenonympha glycerion</i> (Borkhausen, 1788)		2	3	9	29
<i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)				7	7
<i>Hamearis lucina</i> (Linnaeus, 1758)		3		5	9
<i>Lycaena helle</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	OUI	2	2	8	32
<i>Lycaena hippothoe</i> (Linnaeus, 1761)	OUI	n		11	26
<i>Cupido minimus</i> (Fuessly, 1775)		3		1	1
<i>Maculinea nausithous</i> (Bergstraesser, 1779)	OUI	2	2	5	38
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)				3	4
<i>Plebicula dorylas</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)		3		2	2
<i>Lysandra bellargus</i> (Rottemburg, 1775)		n		1	1
<i>Adscita statices</i> (Linnaeus, 1758)	OUI			1	1
<i>Ochlodes venatus</i> (Bremer et Grey, 1853)				15	26
<i>Thymelicus lineolus</i> (Ochsenheimer, 1808)				11	26
<i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda, 1761)				3	5
<i>Zygaena filipendulae</i> (Linnaeus, 1758)				3	3
<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)				1	1

servées dans le 50% des transects les plus riches (Fig. 2), la courbe d'accumulation d'espèces démontre donc que l'échantillonnage basé sur 22 transects est suffisant pour décrire l'assemblage des papillons de jour à l'échelle du site marécageux.

L'analyse factorielle des correspondances (Fig. 3) permet d'identifier des groupes de transects en fonction des associations d'espèces qui les composent. Le premier axe d'inertie de l'analyse explique un tiers (34%) de la variance totale, tandis que le second axe d'inertie en explique 20%.

Le premier axe de l'analyse factorielle des correspondances peut être interprété comme un axe d'ouverture du milieu. On trouve à droite les transects des milieux ouverts (avec des espèces localement prairiales comme *Adscita statices*, *Hesperia comma*, *Melanargia galathea*, *Coenonympha glycerion* ou encore *Erebia medusa*). Les transects situés à gauche sont soit des friches à des degrés d'embroussaillage divers, soit des lisières forestières (avec des espèces comme *Aphantopus hyperanthus*, *Hamaeris lucina* ou *Lycaena helle*, cette dernière utilisant souvent les épicéas comme

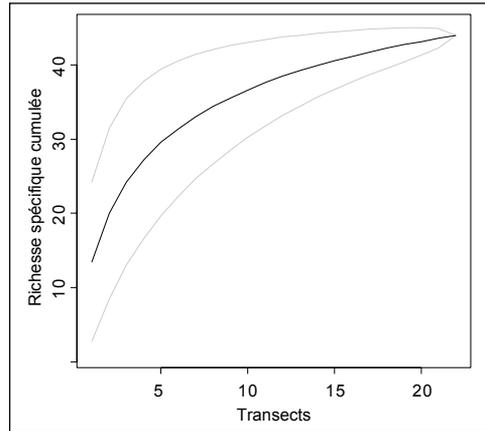


Fig. 2. Courbe d'accumulation d'espèces sur les 22 transects (avec intervalle de confiance de 95%).

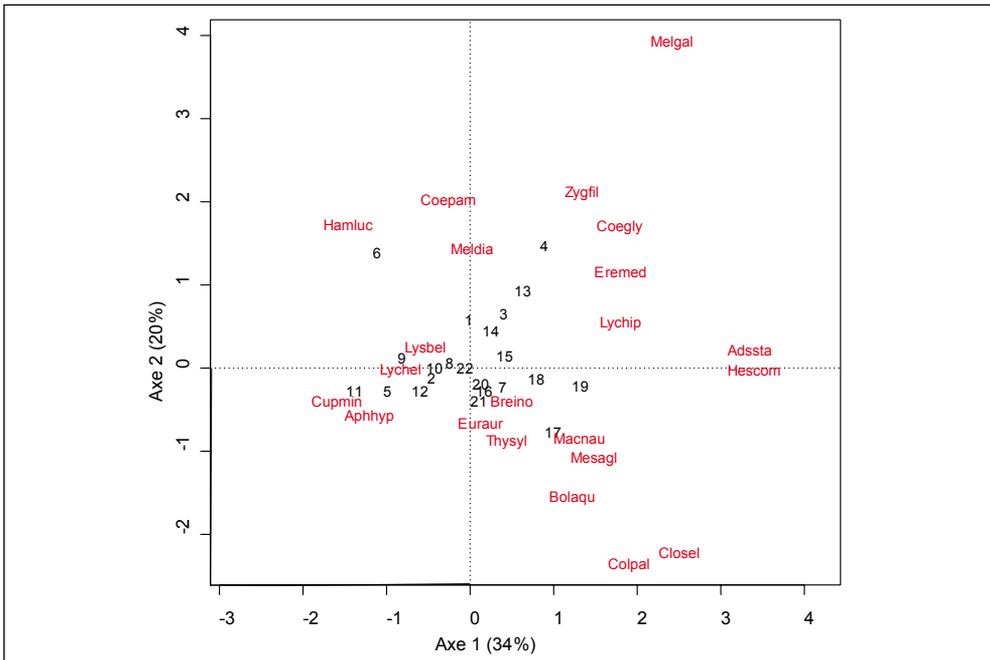


Fig. 3. Analyse factorielle des correspondances sur les 22 transects suivis quantitativement. Les transects sont numérotés en noir et les espèces, en rouge, sont abrégées par les 3 premiers caractères du nom de genre suivi des 3 premiers caractères du nom d'espèce (ex: Colpal = *Colias palaeno*).

dortoirs). Le second axe vertical illustre un gradient hydrique, avec les transects des milieux les plus secs en haut (caractérisés par *Coenonympha pamphilus*, *Zygaena filipendulae*) et les plus humides en bas (caractérisés par *Clossiana selene*, *Maculinea nausithous*, *Euphydryas a. aurina* et *Brenthis ino*). Enfin, le pôle situé en bas à droite (milieux ouverts et humides) est caractérisé par des marais de transition situés en bordure immédiate des tourbières et héberge des espèces tyrphobiontes (*Boloria aquilonaris* et *Colias palaeno*), localement tyrphophiles (*Clossiana selene*) et hygrophiles (*Maculinea nausithous* et *Euphydryas a. aurina*).

Les recherches qualitatives effectuées dans les 7 tourbières n'ont pas permis de découvrir des espèces supplémentaires à celles identifiées lors du suivi quantitatif, mais elles ont permis de préciser la distribution des deux espèces localement tyrphobiontes dans la zone prospectée. Le Nacré de la canneberge *Boloria aquilonaris* a été observé dans 3 des 7 tourbières tandis le Solitaire *Colias palaeno* a été observé dans 5 des 7 tourbières suivies.

La régression logistique entre la surface de hauts-marais primaires et la présence des deux espèces tyrphobiontes n'est pas significative pour le Solitaire *Colias palaeno*, mais indique une forte dépendance du Nacré de la canneberge *Boloria aquilonaris* à des tourbières contenant des surfaces de hauts-marais primaires de grande taille, avec un point d'inflexion situé vers 5–6 ha (Fig.4).

Cet inventaire des papillons de jour a permis de relever la présence de 4 espèces hygrophiles dans le Jura (Settele et al. 1999) dont le statut liste rouge est de 2 (Gonseth 1994b) et qui sont inscrites dans la liste des espèces prioritaires établie par le Swiss Butterfly Conservation en catégories SPEC 2 ou 3 (Carron et al. 1999) (Tab. 1). Ces espèces typiques du paysage marécageux et des marais de transition sont particulièrement menacées (voir entre autres Dusej 2003; Sawchik et al. 2005). Il s'agit du Cuivré de la bistorte *Lycaena helle*, de l'Azuré des paluds *Maculinea nausithous*, du Fadet de la mélique *Coenonympha glycerion* et du Damier de la succise *Euphydryas a. aurinia*. Ces espèces constituent des espèces cibles prioritaires pour un futur plan de gestion.

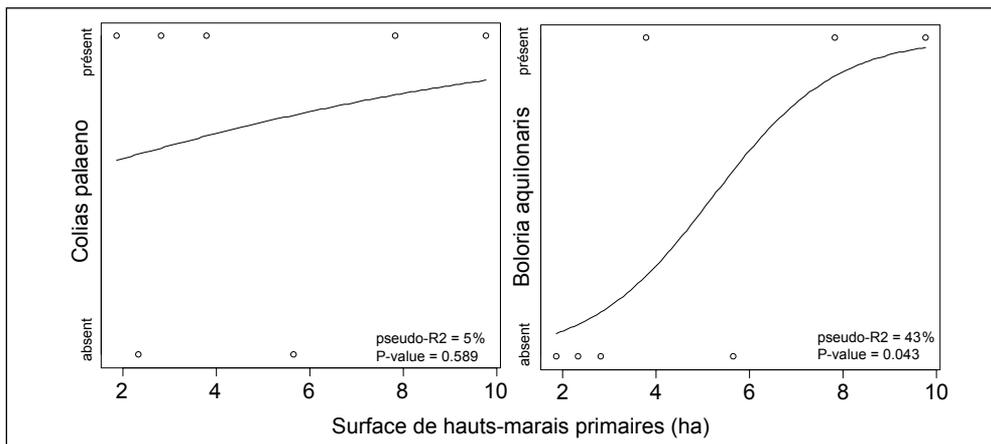


Fig. 4. Régression logistique entre la surface de hauts-marais primaires et la présence/absence de deux espèces tyrphobiontes.

On notera également la présence en grand nombre de deux espèces à l'hygrophilie marquée, le Nacré de la bistorte *Brenthis ino* et la Mélitée noirâtre *Melitaea diamina* (Tab. 1). Ces deux espèces sont également menacées (Gonseth 1994b), mais dans une moindre mesure, particulièrement à la Vallée de Joux, compte tenu de leur association avec des milieux relativement abondants (prés à litières et mégaphorbiées). Ces espèces sont néanmoins caractéristiques du site marécageux par leur abondance.

Les deux espèces tyrphobiontes, les 4 espèces cibles et les 2 espèces caractéristiques sont illustrées en Fig. 5 et leur distribution en Suisse est indiquée en Fig. 6.

DISCUSSION

Comme le montre le tableau 1, le site marécageux de la Vallée de Joux héberge la quasi-totalité des papillons de jour liés aux milieux humides du Jura (à l'exception notable du Fadet des tourbières *Coenonympha tullia*) sur une surface de 8 km². Une grande majorité des espèces hygrophiles et tyrphophiles menacées de Suisse sont présentes, justifiant ainsi les efforts de conservation entrepris par le canton de Vaud dès le début des années 90.

Nous nous permettons d'établir quelques lignes directrices pour la gestion des milieux favorables aux espèces cibles et caractéristiques décrites ici. La conservation des espèces cibles que sont le Cuivré de la bistorte *Lycaena helle*, l'Azuré des paluds *Maculinea nausithous*, le Fadet de la mélique *Coenonympha glycerion* et le Damier de la succise *Euphydryas a. aurinia* passe par des fauches tardives avec exportation de la matière fauchée (Pöyry 2007; Skorka et al. 2007). La pâture est semble-t-il défavorable pour plusieurs raisons, parmi lesquelles le piétinement et la difficulté à amaigrir des terrains eutrophisés par ce mode de gestion (Ellingsen et al. 1997; Pöyry et al. 2005; Van Es et al. 1998). Il convient de noter toutefois qu'une pâture très extensive sur de grandes surfaces (<0.5 UGB/ha) pourrait convenir à certaines espèces (Goffart et al. 2001).

Afin d'assurer la présence chaque année de milieux adéquats, une gestion en biotopes tournants sur un rythme bi- ou triennal est favorable à la plupart des espèces (Smallidge & Leopold 1997). Selon l'écologie des espèces considérées, la fauche peut avoir lieu dès août (pupation de *Lycaena helle*, voir Bauerfeind et al. 2009) ou, idéalement, plus tardivement (dès la mi-septembre) afin d'assurer la survie des stades larvaires (Rey & Wiedemeier 2004; Vogelwarte Sempach & FiBL 2009). C'est le cas en particulier pour l'Azuré des paluds *Maculinea nausithous* qui doit avoir eu le temps de rejoindre la fourmilière où il passera l'hiver (Dierks & Fischer 2009; Grill et al. 2008; Groupe de travail des lépidoptéristes 2005; Johst et al. 2006; Settele et al. 2005; Wermeille 2008), ou encore pour le Fadet de la mélique *Coenonympha glycerion* et le Damier de la succise *Euphydryas a. aurinia* qui passe une grande partie de l'arrière-été dans un nid communautaire au ras du sol (Carron 2005; Goffart et al. 2001; Konvicka et al. 2003; Rey & Wiedemeier 2004; Warren 1993; Warren 1994). La fauche sera idéalement réalisée suffisamment haut (>15–20 cm) pour préserver les stades larvaires situés au sol (Rey & Wiedemeier 2004; Vogelwarte Sempach & FiBL 2009). On veillera par ailleurs à ne faucher qu'une moitié, voire un tiers des surfaces favora-



Le Nacré de la canneberge – *Boloria aquilonaris*



Le Solitaire – *Colias palaneo*



Le Cuivré de la bistorte – *Lycaena helle*



L'Azuré des paluds – *Maculinea nausithous*



Le Fadet de la mélisse – *Coenonympha glycerion*



Le Damier de la succise – *Euphydryas a. aurinia*

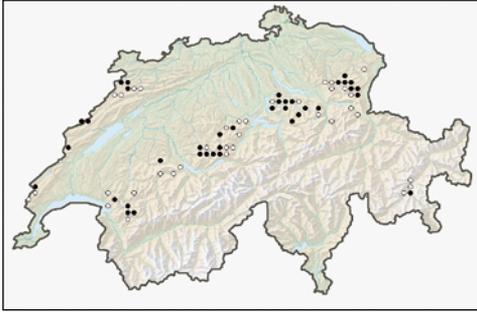


Le Nacré de la bistorte – *Brenthis ino*

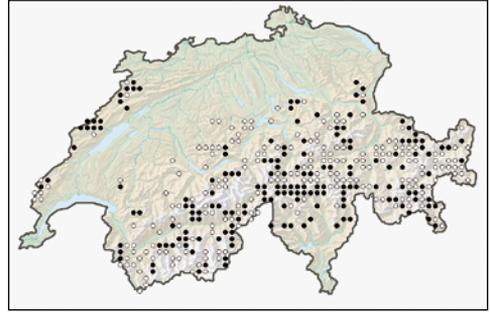


La Mélitée noirâtre – *Melitea diamina*

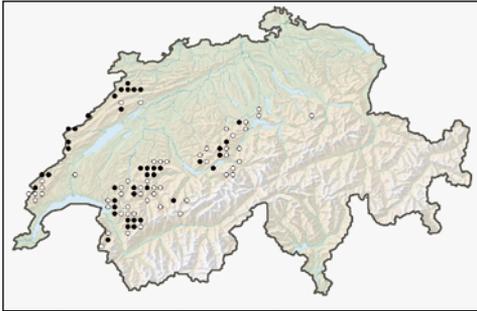
Fig. 5. Espèces cibles et caractéristiques du site marécageux de la Vallée de Joux.



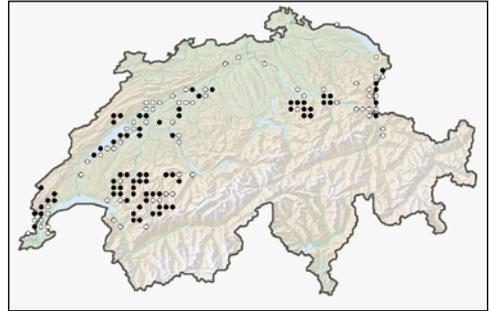
Le Nacré de la canneberge – *Boloria aquilonaris*



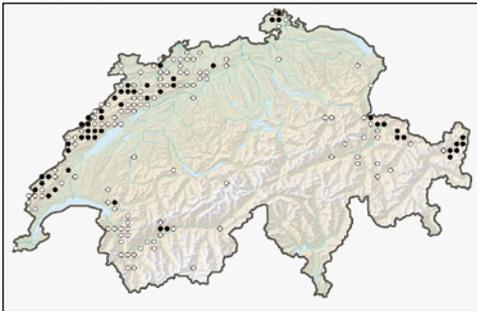
Le Solitaire – *Colias palaeno*



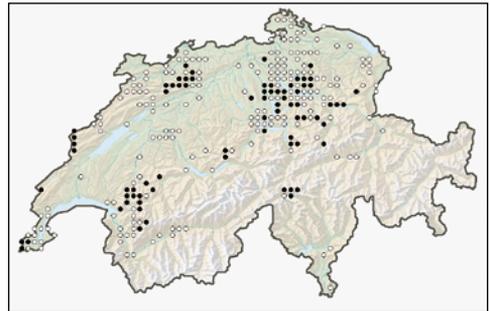
Le Cuivré de la bistorte – *Lycaena helle*



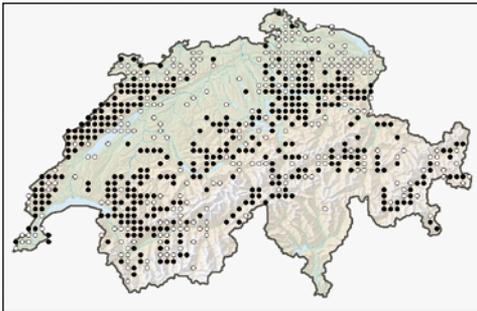
L'Azuré des paluds – *Maculinea nausithous*



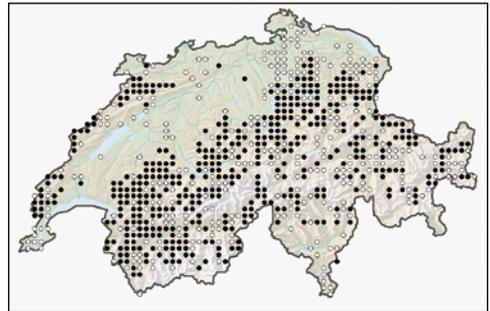
Le Fadet de la mélisque – *Coenonympha glycerion*



Le Damier de la succise – *Euphydryas a. aurinia*



Le Nacré de la bistorte – *Brenthis ino*



La Mélitée noirâtre – *Melitea diamina*

Fig. 6. Distribution des espèces cibles et caractéristiques du site marécageux de la Vallée de Joux (© CSCF 2009 et swisstopo). Ronds noirs: observations postérieures à 2000, ronds blancs: observations antérieures à 2000.

bles chaque année, de manière à conserver des zones refuges suffisantes (Goffart et al. 2001; Vogelwarte Sempach & FiBL 2009). Toutes ces espèces hygrophiles étant peu mobiles (Fischer et al. 1999) et extrêmement sensibles aux modifications du régime hydrique (Weidemann 1995), on veillera à ne pas le perturber, voire à restaurer les conditions d'inondation naturelle dans les milieux dégradés (comblement de fossés, canaux et non-entretien des drains existants). Par ailleurs, dans certains milieux où une tendance à l'embroussaillage est marquée, des actions ponctuelles de débroussaillage, voire de coupes forestières en rotation peuvent être bénéfiques, en particulier pour le damier de la succise *Euphydryas a. aurinia* (Ebert 1993a; Ebert 1993b; Goffart et al. 2001).

De manière générale, la conservation des espèces tyrphobiontes strictes passe essentiellement par la conservation de l'intégrité des hauts-marais intacts et par la restauration des hauts-marais dégradés. Les dégradations les plus courantes dans les hauts-marais sont liées à des modifications du régime hydrique par des fossés, canaux et drains. Ces modifications sont généralement suivies d'une modification radicale des caractéristiques végétales (Gonseth 1994a; Van Es et al. 1998). Les mesures les plus à même de restaurer les hauts-marais sont donc la pose de barrage et le comblement des fossés, les coupes et débroussaillage n'étant souvent que des solutions palliatives. En raison de leur dépendance locale aux prairies humides entourant les hauts-marais pour leur alimentation en nectar (Asteraceae et Dipsacaceae essentiellement), le Nacré de la canneberge *Boloria aquilonaris* et le Solitaire *Colias palaeno* requièrent des surfaces ouvertes non fauchées dans un rayon de 500 m autour des tourbières durant la période de vol (mi-juin à mi-août) (Rey & Wiedemeier 2004).

De par leur association avec des milieux particuliers et leur faible capacité de dispersion (Fischer et al. 1999), la plupart de ces espèces cibles ne peuvent être efficacement favorisées qu'en intégrant les dimensions temporelles, spatiales (planification des interventions sur l'ensemble du site) et métapopulationnelles (réseaux de populations connectées) dans le plan de gestion (Bauerfeind et al. 2009; Cozzi et al. 2008; Hula et al. 2004; Sawchik et al. 2003; Wahlberg et al. 2002 a; Wahlberg et al. 2002 b; Wettstein & Schmid 1999).

La faune des papillons de jour du site marécageux de la Vallée de Joux est non seulement caractéristique de paysages marécageux jurassiens, mais elle présente également une situation relativement réjouissante avec une grande diversité d'espèces prioritaires en Suisse. Ces caractéristiques, ainsi que le fait que les papillons de jour des milieux humides soient parmi les plus menacés de Suisse (Dusej 2003) et d'Europe (Kaczura-Kaczynska 2007), ajoutent à la valeur biologique remarquable de la Vallée de Joux.

Remerciements

Ce travail a été réalisé sur mandat du Centre de conservation de la faune et de la nature du canton de Vaud. Je remercie l'équipe du CSCF pour le traitement des demandes de données ainsi que le soin donné à la validation de celles transmises. Mme Annick Morgenthaler et M. André Wagner m'ont permis, par leurs activités d'entomologistes chevronnés, de préparer efficacement cet inventaire. Je tiens également à remercier Mme Sandrine Jutzeler, M. Alain Maibach et M. Yannick Chittaro pour les fructueuses discussions autour de l'interprétation des données et de la gestion du site marécageux de la Vallée de Joux. Ce manuscrit a également bénéficié des commentaires de MM. Yves Gonseth et Emmanuel Wermeille. Enfin, j'exprime toute ma gratitude à M. A. Cotty qui a pris la peine de retrouver des notes de terrain vieilles de plus de 15 ans et à me transmettre de précieuses données de localisation d'espèces rares.

Littérature

- Bauerfeind S., Theisen A. & Fischer K. 2009. Patch occupancy in the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented landscape: effects of habitat quality, patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 13: 271–277.
- Bressoud B., Maibach A., Cotty P.-A. & Le Cové SA. 1994. Plan de gestion du site marécageux de la Vallée de Joux. Rapport interne SFFN.
- Carron G., Wermeille E., Schiess H. & Patocchi N. 1999. Programme national de conservation des espèces prioritaires de Papillons diurnes (Rhopalocera et Hesperidae). Rapport à l'attention de l'OFEFP, 36 pp.
- Carron G., 2005. Papillons des milieux embroussaillés. SFPNP, Genève.
- Cozzi G., Müller C.B. & Krauss J. 2008. How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology* 23: 269–283.
- Dierks A. & Fischer K. 2009. Habitat requirements and niche selection of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) with a large sympatric metapopulation. *Biodiversity and Conservation* 18: 3663–3676.
- Dusej G. 2003. Les espèces hygrophiles menacées et leurs exigences. Comment conserver avec succès les espèces de papillons menacés? Colloque du 13 novembre 2003. Bern.
- Ebert G. Ed. 1993a. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1, Tagfalter I. Stuttgart, Allemagne. 552 pp.
- Ebert G. Ed. 1993b. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2, Tagfalter II. Stuttgart, Allemagne. 535 pp.
- Elligsen H., Beinlich B. & Plachter H. 1997. Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Journal of Insect Conservation* 1: 13–23.
- Fischer K., Beinlich B. & Plachter H. 1999. Population structure, mobility and habitat preferences of the violet copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Western Germany: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 3: 43–52.
- Goffart P., Baguette M., Dufrière M., Mousson L., Nève G., Sawchik J., Weiserbs A. & Lebrun P. 2001. Gestion des milieux semi-naturels et restauration de populations menacées de papillons de jour. Louvain-la-Neuve, Belgique. 125 pp.
- Gonseth Y. 1994a. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel, tourbières, prés à litière, mégaphorbiaies. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 117: 33–57.
- Gonseth Y. 1994b. In Duelli P. 1994. Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse. Office fédéral de l'environnement OFEV Berne. 97 pp.
- Grill A., Cleary D.F.R., Stettmer C., Bräu M. & Settele J. 2008. A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* 12: 617–627.
- Groupe de travail des lépidoptéristes 2005. Les papillons de jour et leurs biotopes. Volume 1, 2^{ème} impression. Ligue Suisse pour la protection de la nature, Bâle. 512 pp.
- Hill M.O. & Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58.
- Hula V., Konvicka M., Pavlicko A. & Fric Z. 2004. Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly. *Entomologica Fennica* 15: 231–241.
- Johst K., Drechsler M., Thomas J. & Settele J. 2006. Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology* 43: 333–342.
- Kaczura-Kaczynska M., 2007. Conservation and upgrading of habitat for rare butterflies of wet, semi-natural meadows. Progress report 2. Life Project LIFE 06 NAT/PL/000100. Regional Environmental Center for Central and Eastern Europe. Warszawa, Pologne.
- Konvicka M., Hula V. & Fric Z. 2003. Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture. *European Journal of Entomology* 100: 313–322.

- Mulhauser G., Pronini P., Werfeli B., Aeby P. & Mulhauser B. 1987. Les arthropodes de la mouille de la Vraconnaz. Bulletin romand d'entomologie 5: 61–91.
- Pollard E. & Yates T.J. 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation. Chapman & Hall, London. 288 pp.
- Pöyry J., 2007. Management of semi-natural grasslands for butterfly and moth communities. Finnish Environmental Institute. University of Helsinki, Helsinki, Finlande. 25 pp.
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J. & Kuussaari M. 2005. Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. Biological Conservation 122: 465–478.
- R Development Core Team. 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rey A. & Wiedemeier P. 2004. Les papillons diurnes comme espèces cibles et espèces caractéristiques. Contributions à la protection de la nature en Suisse n° 28/2004. Pro Natura, Bâle.
- Sawchik J., Dufrière M. & Lebrun P. 2003. Estimation of habitat quality based on plant community, and effects of isolation in a network of butterfly habitat patches. Acta Oecologica 24: 25–33.
- Sawchik J., Dufrière M. & Lebrun P. 2005. Distribution patterns and indicator species of butterfly assemblages of wet meadows in southern Belgium. Belgian journal of zoology 135: 43–52.
- Settele J., Feldmann R. & Reinhardt R. 1999. Die Tagfalter Deutschlands – Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. 452 pp.
- Settele J., Kühn E. & Thomas J. Ed. 2005. Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. Conference proceedings, UFZ Leipzig-Halle. 289 pp.
- Skorka P., Settele J. & Woyciechowski M. 2007. Effects of management cessation on grassland butterflies in southern Poland. Agriculture, Ecosystems and the Environment 121: 319–324.
- Smallidge P.J. & Leopold D.J. 1997. Vegetation management for the maintenance and conservation of butterfly habitats in temperate human-dominated landscapes. Landscape and Urban Planning 38: 259–280.
- Thomas J.A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. Biological Conservation 17: 195–211.
- Ugland K.I., Gray J.S. & Ellingsen K.E. 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. Journal of Animal Ecology 72: 888–897.
- Van Es J., Paillisson J.-M. & Burel F. 1998. Impacts de l'eutrophisation de la végétation des zones humides de fonds de vallées sur la biodiversité des rhopalocères (Lepidoptera). Vie et Milieu 49: 107–116.
- Vogelwarte Sempach & FiBL, 2009. Leitarten Landwirtschaftsgebiet. Schweizerische Vogelwarte Sempach. Set mit 115 Leitartenkarten.
- Wahlberg N., Klemetti T. & Hanski I. 2002a. Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. Ecography 25: 225–232.
- Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V. & Hanski I. 2002b. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. Oecologia 130: 33–43.
- Warren M.S. 1993. A review of butterfly conservation in central southern Britain II. Site management and habitat selection of key species. Biological Conservation 64: 37–49.
- Warren M.S. 1994. The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the Marsh Fritillary *Eurodryas aurinia*. Biological Conservation 67: 239–249.
- Weidemann H.J. 1995. Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2ème édition. Augsburg. 659 pp.
- Wermeille E., 2008. Projet pour la promotion des *Maculinea* dans les marais de l'Ouest vaudois. Pro Natura, Bâle.
- Wettstein W. & Schmid B. 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effects of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. Journal of Applied Ecology 36: 363–373.