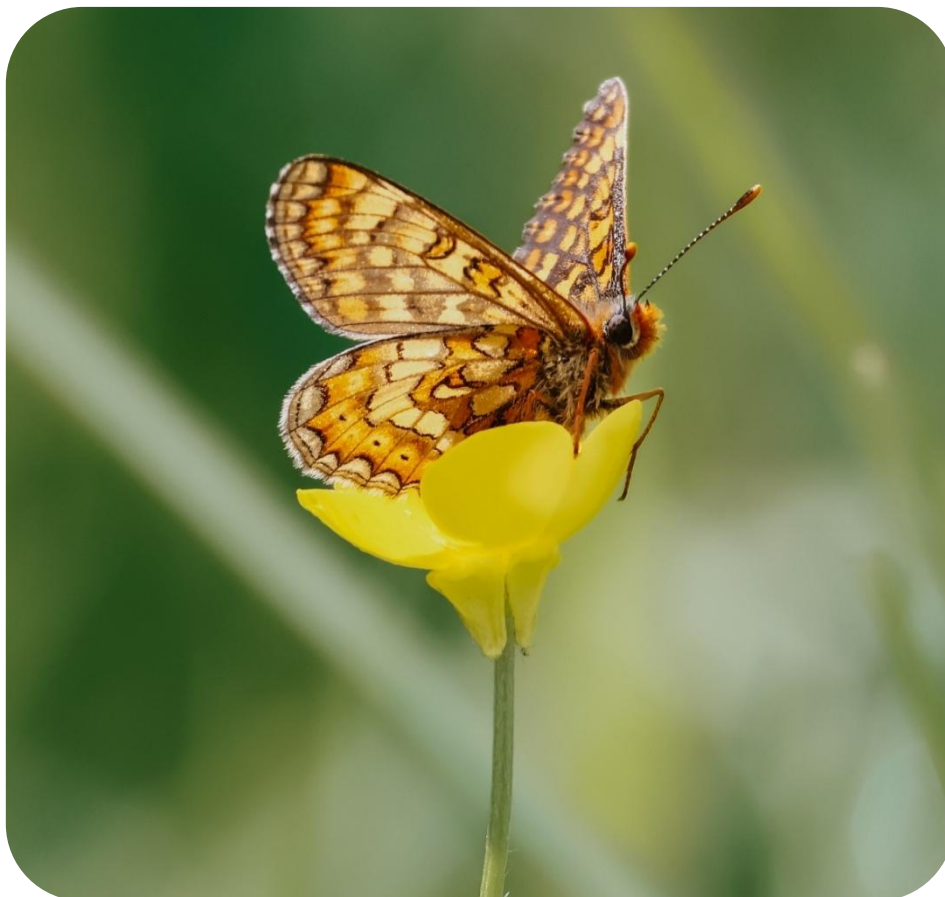


Caractérisation de l'habitat du Damier de la Succise
(*Euphydryas aurinia*) et étude de la connectivité
paysagère entre les populations sur le site Natura 2000
« Petite Montagne du Jura »



Master mention Biodiversité, Écologie et Évolution
- Parcours Gestion Adaptative de la Biodiversité

Année 2024/2025

Présenté par : Nina FRICHER

Encadrant : Clément GIACOMO

Responsable pédagogique : Alexandre MILLON

Charte relative à la lutte contre le plagiat de l'Université d'Aix-Marseille

Approuvée par le Conseil des Études et de la Vie Universitaire de l'Université d'Aix-Marseille en date du 4 octobre 2012,

Approuvée par le Conseil Scientifique de l'Université d'Aix-Marseille en date du 16 octobre 2012,

Approuvée par le Conseil d'Administration de l'Université d'Aix-Marseille en date du 27 novembre 2012,

Préambule

Afin de garantir la qualité des diplômes délivrés à ses usagers, l'originalité des publications pédagogiques et scientifiques de ses personnels enseignants et/ou chercheurs, et faire respecter les droits de propriété intellectuelle des auteurs, l'Université d'Aix-Marseille est engagée dans la lutte contre le plagiat.

Les travaux réalisés par les usagers et par les personnels de l'Université doivent répondre à l'ambition de produire un savoir inédit et d'offrir une lecture nouvelle et personnelle d'un sujet.

Les travaux concernés par cette obligation sont notamment : les thèses, les mémoires, les articles, les supports de cours, sans que cette liste soit exhaustive.

Article 1

Le plagiat consiste à reproduire un texte, une partie d'un texte, toute production littéraire ou graphique, ou les idées originales d'un auteur, sans lui en reconnaître la paternité.

Tout plagiat, quel qu'en soit le support, constitue une faute.

Le plagiat constitue à la fois la violation la plus grave de l'éthique universitaire et un acte de contrefaçon. C'est un délit au sens de l'article L 335-2 du code de la propriété intellectuelle.

En outre, le fait de commettre un plagiat dans un document destiné à être publié constitue une circonstance aggravante.

Article 2

Les usagers et les personnels de l'Université ne doivent pas commettre de plagiat dans leurs travaux.

Article 3

Les reproductions de courts extraits de travaux préexistants en vue d'illustration ou à des fins didactiques sont admises sans nécessité de demander le consentement de l'auteur, uniquement dans le strict respect de l'exception de courte citation.

Dans ce cadre, les usagers et les personnels de l'Université s'engagent, lorsqu'ils reproduisent de courts extraits de tels travaux, à identifier clairement qu'il s'agit d'un emprunt, en apposant des guillemets, et en indiquant le nom de l'auteur et la source de l'extrait.

Article 4

L'Université d'Aix-Marseille est attachée au respect des droits de propriété intellectuelle et se réserve la possibilité de rechercher les tentatives de plagiat, notamment par l'utilisation d'un logiciel adapté.

Article 5

Les cas présumés de plagiat feront l'objet de poursuites engagées par l'Université devant les instances compétentes, et leurs auteurs seront passibles de sanctions disciplinaires.

Ces violations des droits de propriété intellectuelle pourront également donner lieu à des poursuites judiciaires. Nous certifions avoir pris connaissance de la présente charte et nous nous engageons à la respecter.

Fait à Arintheod, le 17/08/2025

Nom et signature :

Fricher



Résumé

Cette étude porte sur le Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia aurinia*), un papillon d'intérêt communautaire, protégé en France et présent sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura ». Les objectifs étaient de déterminer les variables environnementales influençant sa présence et d'évaluer la connectivité paysagère entre ses populations, afin de proposer des mesures de gestion adaptées.

Un protocole de suivi basé sur le modèle Site Occupancy a été mis en place sur 55 transects répartis dans différents types d'habitats favorables (prairies humides et pelouses marneuses). Ce modèle a permis de prendre en compte la probabilité de non-détection. Les variables testées incluaient la hauteur de végétation, la densité de la plante hôte (*Succisa pratensis*), la richesse floristique, le type de structures paysagères environnantes, l'embroussaillage et le mode de gestion. La connectivité fonctionnelle potentielle a été évaluée à l'aide du logiciel Circuitscape, à partir des données de présence relevées sur le terrain.

Les résultats ne se sont pas révélés statistiquement significatifs, mais des tendances ont été constatées. L'espèce semble préférer des hauteurs de végétation intermédiaires (~46 cm) dans des habitats favorables préservés, offrant à la fois des zones ouvertes et des éléments boisés. La connectivité paysagère apparaît globalement bonne, notamment au centre du site, mais plus fragile au sud, où l'alternance de massifs forestiers et de grandes plaines agricoles réduit la continuité des habitats ouverts favorables à l'espèce.

La métapopulation locale semble viable, mais le maintien et la restauration des pelouses marneuses et prairies humides restent essentiels, particulièrement dans les zones de moindre connectivité. La mise en place de mesures agro-environnementales et climatiques (MAEC) et de contrats Natura 2000, sur davantage de surface du site, en concertation avec les acteurs locaux, sont des mesures clés pour garantir la pérennité de l'espèce en maintenant la qualité et la connectivité de ses habitats.

Mots clés : Damier de la Succise, Natura 2000, Site Occupancy, connectivité paysagère, conservation des habitats

Abstract

This study focuses on the Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia aurinia*), a butterfly of community interest, protected in France and present in the Natura 2000 site “Petite Montagne du Jura.” The objectives were to determine the environmental variables influencing its presence and to assess landscape connectivity between its populations, in order to propose appropriate management measures.

A monitoring protocol based on the Site Occupancy model was implemented on 55 transects distributed across different types of suitable habitats (wet meadows, marl grasslands). This model made it possible to take into account the probability of non-detection. The variables tested included vegetation height, host plant density (*Succisa pratensis*), floristic richness, type of surrounding landscape structures, scrub overgrowth, and management method. Functional connectivity was assessed using the Circuitscape software, based on presence data collected in the field.

The results were not statistically significant, but trends were observed. The species seems to prefer intermediate vegetation heights (~46 cm) in preserved, favorable habitats offering both open areas and wooded elements. Landscape connectivity appears to be good overall, particularly in the center of the site, but more fragile in the south, where the alternation of forest massifs and large agricultural plains reduces the continuity of open habitats favourable to the species.

The local metapopulation appears to be viable, but the maintenance and restoration of marly grasslands and wet meadows remain essential, especially in areas of lower connectivity. The implementation of Agri-Environmental and Climate Measures (AECM) and Natura 2000 contracts over a larger proportion of the site, in consultation with local stakeholders, are key measures to ensure the persistence of the species by maintaining the quality and connectivity of its habitats.

Keywords : Marsh Fritillary, Natura 2000, Site Occupancy, landscape connectivity, habitat conservation

Remerciements

Je tiens dans un premier temps à remercier Clément Giacomo, mon maître de stage, pour sa disponibilité et son soutien constant tout au long du stage. Merci de m'avoir toujours écoutée, rassurée et guidée. Sa confiance m'a permis de travailler avec une grande autonomie, tout en bénéficiant de ses conseils avisés. Merci également à lui de m'avoir partagé et transmis sa passion naturaliste en particulier pour les oiseaux et les papillons, ce qui a rendu cette expérience encore plus enrichissante.

Ma reconnaissance va également à l'ensemble de l'équipe Natura 2000, Magalie Kherbouche, Anne-Sophie Mennetrier et Marika Nizan pour m'avoir permis de découvrir différents aspects de leur métier, que ce soit lors de suivis chiroptères et herpétologiques, de réunion de chantier ou encore du comptage glaïeuls.

Je les remercie donc chaleureusement ainsi que l'ensemble de l'équipe de Terre d'Emeraude Communauté (pôle technique, assainissement, police intercommunale, petite enfance et France Services) pour leur accueil, leur bonne humeur et les nombreux moments de partage qui ont rythmé ces 6 mois de stage. Toute cette équipe m'a permis de me sentir pleinement intégrée tout en créant une ambiance conviviale et motivante.

Je remercie également l'ensemble des agriculteurs et des propriétaires privés pour leur disponibilité et leur coopération dans la réalisation de cette étude.

Merci à Pauline Monteyne pour m'avoir accompagnée et aidée lors de quelques sorties sur le terrain et pour avoir été présente tout au long de ce stage.

Je remercie enfin le président de Terre d'Emeraude Communauté, Monsieur Philippe Prost, pour m'avoir permis de réaliser ce stage.

Table des matières

Résumé	
Abstract	
Remerciements	
Introduction	1
Matériels et méthodes	4
Site d'étude : Natura 2000 Petite Montagne du Jura	4
Organisme d'étude : le Damier de la Succise.....	5
Plan d'échantillonnage.....	5
Protocole de suivi.....	6
Variables environnementales.....	7
Variables relevées sur le transect.....	7
Variables relevées à l'échelle de l'habitat favorable présumé.....	8
Variables de passage.....	8
Analyses statistiques.....	9
Caractérisation de l'habitat du Damier de la Succise.....	9
Connectivité paysagère	11
Résultats	12
Résultats globaux – model averaging	12
Tendances observées dans les meilleurs modèles.....	13
Analyse de la connectivité paysagère.....	16
Discussion	17
Choix du modèle Site Occupancy	17
Variables de caractérisation de l'habitat.....	17
Variable de détection	18
Variables relevées à l'échelle du transect.....	18
Variables relevées à l'échelle de l'habitat favorable	20
Connectivité paysagère	21
Mesures de gestion et conservation.....	22
Conclusion.....	25

Bibliographie.....	26
Déroulé du stage.....	31
Table des annexes.....	33

Introduction

L'habitat est un élément clé en écologie, car il influence la répartition des espèces, leur cycle biologique et la dynamique des populations. Il constitue ainsi un pilier fondamental des études portant sur la conservation des organismes ou encore l'écologie du paysage (Roger et al. 2003 ; Southwood, 1977). Sa caractérisation permet d'identifier les conditions favorables au maintien des espèces et d'orienter des actions de restauration et de protection des milieux naturels (Noss et al. 2000 ; Wilkenning et al. 2019). Certaines espèces, dites bioindicatrices, permettent de suivre l'évolution de l'état écologique des habitats et leurs éventuels changements. En réagissant de manière prévisible à des changements dans leur environnement, ces espèces permettent d'évaluer la qualité d'un milieu. Ainsi, elles permettent de refléter l'état écologique d'un habitat en réponse à des perturbations naturelles ou anthropiques (Holt et Miller, 2010). Parmi ces espèces bioindicatrices les papillons sont largement utilisés pour évaluer l'état de conservation des milieux ouverts, en raison de leur sensibilité aux modifications environnementales et de leur rôle dans les écosystèmes, tant comme pollinisateurs que comme proies (Ghazanfar et al. 2016 ; Thomas, 2005). Leur déclin rapide, observé dans de nombreux paysages fragmentés et anthropisés, constitue un signal d'alerte fort.

Ce déclin s'explique en grande partie par la réduction des surfaces d'habitats favorables (Wenzel et al. 2006) liée à l'intensification des pratiques agricoles, telles que la fauche précoce, l'usage de pesticides, ou encore le surpâturage ainsi que l'abandon des parcelles les plus difficiles à exploiter (Benton et al. 2003, Krebs et al. 1999). Ces causes entraînent une dégradation des habitats et modifient la configuration du paysage, avec une perte d'hétérogénéité. Cette homogénéisation réduit parfois la connectivité entre les habitats favorables et affecte, par cascade, la survie des papillons (Valtonen et al. 2006, Villemey et Archaud, 2018). A cela s'ajoute une diminution des ressources florales nécessaires à l'alimentation des imago (Aviron et al. 2011). Ce contexte souligne l'urgence d'une gestion adaptée des habitats et du maintien pérenne des corridors écologiques (Davis et al. 2007 ; Radchuk et al. 2012). En effet, la connectivité écologique, permettant aux individus de se déplacer, de se reproduire ou de coloniser de nouveaux habitats, est centrale pour le bon maintien des populations d'espèces animales. Elle détermine dans quelle mesure les espèces peuvent se déplacer entre les parcelles d'habitats favorables au sein de paysages fragmentés (Baguette et Van Dyck, 2007 ; Taylor et al. 1993). Sans cette connectivité entre les habitats la dispersion des espèces est réduite, augmentant leur risque d'extinction locale (Cushman et al.

2013). Dans le cas des papillons, évoluant pour une grande partie des espèces en métapopulation (Thomas et Hanski, 1997), des corridors écologiques tels que des haies, bandes enherbées ou des lisières jouent un rôle clé en facilitant leurs déplacements et en limitant les effets de l'isolement (Dover et al. 2000 ; Ernoult et al. 2013). Ils permettent ainsi la survie des populations en maintenant un équilibre dynamique entre extinctions locales et recolonisation de nouvelles parcelles d'habitats (Hanski, 1999).

Dans l'objectif de conserver les habitats et les espèces menacés par la dégradation des milieux naturels et le déclin important de la biodiversité au cours de ces dernières décennies, l'Union Européenne a mis en place le réseau Natura 2000 en application des directives « Oiseaux » et « Habitats ». Ces directives ont pour objectifs de préserver la biodiversité en protégeant des habitats d'intérêt communautaire et les espèces qui en dépendent (Blin, 2009). Ce réseau permet également de mettre en relation les différents acteurs des territoires afin de mettre en place des mesures de gestion adaptées. Parmi les 230 types d'habitats naturels qu'abrite ce réseau (INPN, 2025) les pelouses sèches et les zones humides font partie de ceux à fort enjeux. C'est également dans ces habitats que l'on rencontre de nombreux papillons et notamment le Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*, Rottemburg, 1775). Ce dernier fait partie des espèces classées d'intérêt communautaire et est protégé en France. Sa présence est liée à sa plante hôte principale, la Succise des prés (*Succisa pratensis*), qui se développe sur les prairies humides et les pelouses marneuses et qui est très sensible à la fermeture du milieu causée par l'embroussaillage (Rameau et al. 1989 ; Ryelandt, 2015). Cette fermeture engendre un fractionnement des milieux ouverts et par cascade l'isolement des populations (Krauss et al. 2003). Ce papillon évoluant en métapopulation, il est très sensible à ces changements dans le paysage (Smee et al. 2011). Dans ce type de dynamique, les populations locales occupent des patches d'habitats favorables dispersés dans un paysage, avec des extinctions locales régulières compensées par des recolonisations depuis d'autres patches. La fragmentation du paysage peut entraver les échanges entre patches, réduire les flux de gènes et limiter les possibilités de recolonisation (Hanski, 1999). Ainsi, la simple présence d'habitats favorables ne garantit pas la viabilité de la métapopulation si ceux-ci deviennent trop isolés les uns des autres. Il est alors essentiel de réussir à maintenir une liaison entre les habitats, pour favoriser les mouvements de dispersion nécessaires à la survie de la métapopulation (Warren, 1994) et éviter un risque d'extinction rapide (Bulman, 2001).

Ainsi, l'étude de la connectivité paysagère et des caractéristiques locales des habitats telles que la disponibilité en plantes-hôtes, la hauteur de végétation et le type de gestion des parcelles est

indispensable pour comprendre et prédire la répartition du Damier de la Succise. Le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » constitue un territoire stratégique pour la conservation de cette espèce, car il abrite un noyau important de populations et des habitats variés qui lui sont favorables, allant des prairies humides aux pelouses sèches. Toutefois, la répartition de l'espèce reste mal connue sur le site en raison d'un manque de prospection sur de nombreux habitats qui semblent favorables. Il apparaît donc nécessaire d'étudier sa répartition afin d'examiner les liens potentiels entre son occurrence et les conditions écologiques locales et paysagères, dans le but d'orienter des stratégies de gestion et de conservation à mettre en œuvre sur ce territoire. Cette étude se concentre sur les habitats humides présents en petite montagne du Jura tels que les prairies humides, marais et pelouses marneuses où se développe, la plante hôte *Succisa pratensis* du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*). Plus précisément, c'est l'écotype *Euphydryas aurinia aurinia* qui est étudié car il est inféodé à ces milieux et est le plus répandu en France (Bensettiti et Gaudillat, 2002 ; Jacquot, 2012 ; Ryelandt, 2015). Les objectifs de l'étude sont de déterminer les facteurs écologiques qui influencent la distribution du Damier de la Succise, afin d'identifier les habitats favorables à sa présence, puis d'évaluer la connectivité paysagère entre ses populations. Pour ce faire, une stratégie d'échantillonnage a été mise en place permettant l'étude de sa répartition et la caractérisation de l'habitat. Ces objectifs permettent de répondre à la problématique suivante : Quelles sont les variables environnementales influençant la répartition du Damier de la Succise, et quel est le degré de connectivité potentielle entre ses habitats sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » ?

Dans un premier temps, il est supposé que (1) Les caractéristiques de l'habitat, incluant de nombreuses variables telles que, la structure de la végétation, la densité de la plante hôte ou encore le type de gestion appliqué (fauche, pâturage ou absence de gestion), influencent la probabilité de présence du Damier de la Succise. Une densité élevée de plantes hôtes est attendue pour augmenter la probabilité d'occupation (Anthes et al. 2003 ; Wahlberg et al. 2002). La hauteur de végétation optimale varie selon les études, mais semble généralement inférieure à 30 cm (Merlet et al. 2012). La présence de bordures boisées peut également jouer un rôle positif en offrant des microclimats favorables (Lafranchis, 2000). Selon les modalités de gestion, certains types de pratiques pourraient maintenir des conditions favorables à l'espèce, tandis que d'autres pourraient réduire la qualité de l'habitat et limiter sa présence (Holder, 2004 ; Villemey et Archaud, 2018 ; Warren, 1994). Ainsi, il est attendu que les parcelles pâturées, présentant une hétérogénéité de micro-habitats et offrant une densité élevée de plantes-hôtes présentent une probabilité d'occupation plus élevée par le Damier de la Succise.

Dans un second temps (2) Une forte connectivité des habitats est supposée influencer positivement la présence du Damier de la Succise et la survie de ses populations, notamment en favorisant les échanges génétiques et la dispersion entre les parcelles d'habitats favorables (Hanski, 1994). Ces hypothèses visent à vérifier si la répartition actuelle du Damier de la Succise sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » résulte principalement de la qualité des habitats et de leur gestion, ou si elle est davantage influencée par la connectivité paysagère. Cette approche permettra de proposer des mesures de gestion adaptées et d'orienter des actions de conservation.

Matériels et méthodes

Site d'étude : Natura 2000 Petite Montagne du Jura

Le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » a été créé en 2004 au titre des directives « Oiseaux » et « Habitats ». Il est situé en région Franche-Comté, dans le sud du département du Jura. Il couvre une surface de 38 293 hectares et s'étend sur 35 communes. C'est une région naturelle constituée de roches sédimentaires calcaires et marneuses. L'altitude du site varie de 280 m à 841 m, et le climat semi-continental est marqué par des températures moyennes comprises entre 0 et 17 °C, ainsi que des précipitations annuelles relativement élevées (1 200 à 1 500 mm). Le site est composé de milieux diversifiés qui forment une mosaïque d'habitats, avec 43 % de forêts et 25 % de pelouses et prairies (Chaput, 2005). Les milieux ouverts tels que les pelouses et prairies (représentant 4 700 hectares) sont très variés et favorisent une biodiversité remarquable. On retrouve notamment le Damier de la Succise, inféodé à certains habitats oligotrophes tels que les pelouses marneuses et certaines prairies humides.

Les pelouses marneuses sont des formations végétales herbacées spécifiques aux couches géologiques issues de marnes oxfordiennes, fréquemment exposées par l'érosion. La variation de texture du sol est originale, détrempée après une averse et crevassée par la sécheresse estivale. Ces pelouses favorisent une biodiversité spécifique, souvent caractérisées par des plantes xérophiles et hygrophiles (Collaud, 2019).

Les prairies humides sont des écosystèmes herbacés qui se développent à proximité d'une source d'eau. Le sol étant temporairement engorgé, c'est ce qui conditionne leur composition floristique et faunistique (CEN Franche-Comté, 2025). Dans cette étude les habitats présumés favorables au Damier de la Succise concernent les prairies humides oligotrophes qui se

caractérisent par un sol pauvre en éléments nutritifs et une flore souvent très diversifiée (Foucault et Géhu, 1978).

Organisme d'étude : le Damier de la Succise

Le Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) est un papillon protégé au niveau national et inscrit à l'annexe II de la directive « Habitats-Faune-Flore » (Bensettiti et Gaudillat, 2002), soulignant son statut d'espèce d'intérêt communautaire.

Ce papillon étant dépendant de milieux ouverts et fonctionnant selon une dynamique de métapopulation, la connectivité entre ses habitats favorables est donc essentielle. La présence d'éléments arborés linéaires telles que des lisières ou des haies semble alors un facteur important de sa présence permettant de faciliter ses déplacements (Junker et Schmitt, 2010 ; Lafranchis, 2000). Il possède une capacité de dispersion qui dépend de la qualité de l'habitat, notamment de la densité de plantes hôtes disponibles (Betzholtz et al. 2007). La distance de dispersion peut alors fortement varier, mais son rayon de dispersion reste de l'ordre de 1 à 2 km (Merlet et al. 2012).

La période de vol de l'imago est de 3 à 4 semaines, principalement entre mai et juin (Junker et al. 2021). Les femelles viennent pondre leurs œufs à l'arrière des feuilles de la Succise des prés. Les chenilles s'y développent ensuite en nids communautaires avant leur diapause hivernale, en fin d'été. Elles continueront ensuite de s'alimenter en solitaire au printemps jusqu'à leur nymphose (Hula et al. 2004 ; Puissauve et al. 2015).

Plan d'échantillonnage

Afin d'évaluer la présence de l'écotype *Euphydryas aurinia aurinia*, 55 points d'échantillonnage ont été sélectionnés de manière aléatoire parmi les zones d'habitats présumés favorables au sein du site Natura 2000. Cette qualification, d'habitats favorables, repose sur la typologie des milieux et de connaissances écologiques sur l'espèce. L'échantillonnage couvre ainsi deux principaux types d'habitats, les prairies humides et les pelouses marneuses, des milieux propices au développement de la Succise des prés et donc favorables au Damier de la Succise (Jacquot, 2012 ; Merlet et al. 2012 ; Puissauve et al. 2015). Une distance minimale de 1 km entre chaque point a été imposée afin de limiter le risque d'autocorrélation spatiale des données, en se basant sur la capacité de dispersion de l'espèce.

A partir de ces points, des transects de 100 m ont été tracés de manière à traverser les habitats sélectionnés (Figure 1), incluant des parcelles à usage agricole, des parcelles non exploitées et des parcelles utilisées pour des usages de loisirs (chevaux). Les propriétaires ont été contactés individuellement afin de les avertir de la réalisation de l'étude sur leur parcelle et de recueillir des informations sur la gestion menée sur chacune d'entre elles. L'ensemble de la sélection des points d'échantillonnage et le traitement spatial des couches ont été réalisés à l'aide du logiciel QGIS (version 3.16.7).

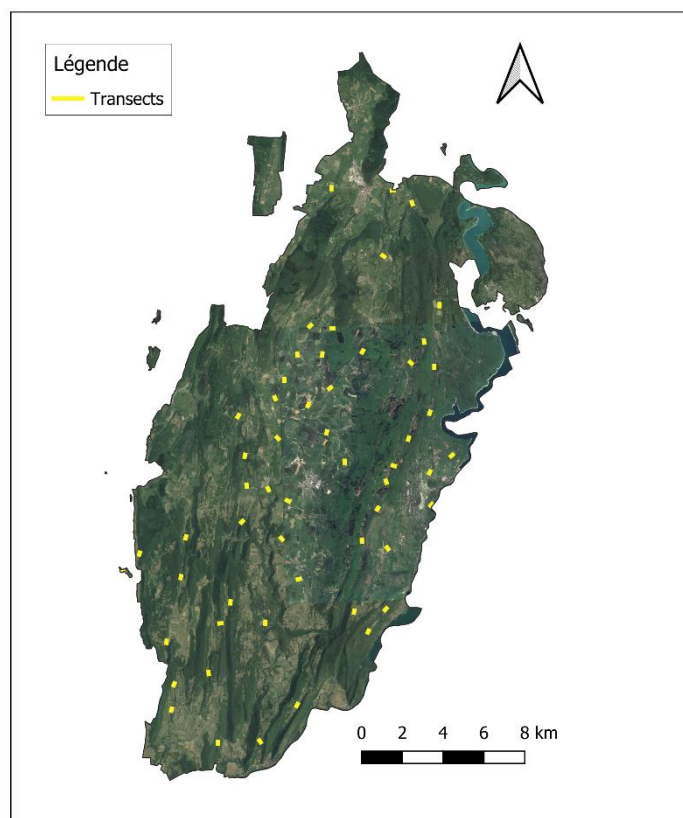


Figure 1 : Répartition des 55 transects d'échantillonnage sur le site Nature 2000 "Petite Montagne du Jura".

Protocole de suivi

Le protocole utilisé lors de cette étude consiste à parcourir chaque transect de 100 m durant 10 minutes. L'observateur progresse librement le long du transect et relève la présence ou l'absence de l'espèce sur une largeur de 2,5 m de part et d'autre du transect. L'identification du papillon a été réalisée principalement à vue à l'aide d'une paire de jumelles. Toutefois, la capture d'individu au filet a pu être effectuée en cas de doute sur l'identification (sous autorisation de la DREAL). Ces prospections doivent se faire lorsque les conditions météorologiques sont optimales, c'est-à-dire une température minimale de 13 °C lorsque le

temps est ensoleillé, un vent inférieur à 30 kilomètres/heure et une couverture nuageuse d'au maximum 50 % (Sevilleja et al. 2019).

La prospection des transects a débuté le 30 avril 2025, à partir du moment où les premiers imagos ont été détectés sur des stations où leur présence était déjà connue. Chaque transect a ensuite été visité à trois reprises entre le 30 avril et le 11 juin 2025.

Variables environnementales

Plusieurs variables environnementales ont été utilisées au cours de cette étude afin de caractériser l'habitat du Damier de la Succise. Ces variables ont été relevées à l'échelle du transect et à l'échelle de l'habitat favorable présumé, autour du transect.

Variables relevées sur le transect

Afin de caractériser le couvert herbacé, la hauteur de végétation moyenne maximale a été mesurée. Pour cela, la hauteur maximale de la végétation au point de contact entre la végétation et un bâton de mesure, tenu à la verticale, a été relevée tous les 10 mètres le long du transect (David et al. 2010). Cette méthode a été réalisée pour chaque transect au cours du troisième passage. Une moyenne a ensuite été calculée afin d'obtenir une valeur représentative du couvert herbacé. Cette hauteur de végétation est importante pour maintenir des conditions microclimatiques adéquates au bon développement larvaire du Damier de la Succise (Fowles et Smith, 2006).

Les cartes d'habitats disponibles étant parfois anciennes, la typicité de l'habitat a été estimée en relevant, le long du transect de 100 mètres, sur une bande de 5 mètres de large, la présence de plantes indicatrices des deux habitats considérés (Voirin et Boucard, 2019) (Annexe 1). Le nombre de plantes indicatrices étant différent pour les deux habitats, un pourcentage de plantes présentes sur le total considéré a été effectué. La présence de ces espèces permet de diagnostiquer l'état de conservation et la stabilité des habitats recensés comme favorables. L'absence ou la raréfaction de ces plantes peut signaler une altération de l'habitat ou une transition vers un autre type.

En suivant le même protocole, la présence des plantes nectarifères particulièrement attractives et butinées par le Damier de la Succise, a également été recensée. Les espèces ciblées correspondent à des plantes à fleurs majoritairement roses à pourpres (notamment *Thymus spp.*,

Scabiosa spp., *Cirsium spp.*, *Bistorta officinalis*) ou jaunes (*Ranunculus spp.*, composées telles que *Leontodon* ou *Hypochaeris*) (Lafranchis et al. 2015).

Afin d'évaluer la disponibilité de la plante hôte, le même parcours a été effectué le long de chaque transect, en effectuant une estimation visuelle du nombre de pieds de *Succisa pratensis*, selon une méthode d'évaluation semi-quantitative (Elzinga et al. 1999). Quatre classes ont été utilisées pour évaluer son abondance : absente (aucun pied observé), faible (jusqu'à 50 pieds), modérée (de 51 à 200 pieds) et forte (plus de 200 pieds).

Variables relevées à l'échelle de l'habitat favorable présumé

La superficie totale (en hectare) de chaque habitat favorable a été calculée via QGIS. La surface de l'habitat semble jouer sur la probabilité d'occupation avec une augmentation de la présence lorsque la superficie est plus importante (Anthes et al. 2003 ; Brückmann et al. 2010).

Le type de gestion effectué sur les parcelles, a été noté en trois catégories : pâture, fauche ou absence de gestion agricole.

Le pourcentage d'embroussaillage présent sur la zone d'habitat favorable a été pris en compte selon les 4 classes suivantes : 0/25 - 25/50 - 50/75 - 75/100 afin de caractériser la fermeture du milieu.

La structure paysagère environnante, en bordure des habitats favorables, a été notée selon trois catégories haie, lisière et haie/lisière. Ces éléments paysagers peuvent jouer un rôle dans la connectivité entre les habitats et servir de corridors pour la dispersion du Damier de la Succise (Merlet et al. 2012).

Pour finir, dans un rayon de 1 km autour de chaque transect a été calculé via QGIS le pourcentage d'habitat présumé favorable. Un pourcentage élevé pouvant indiquer une continuité écologique propice à la dispersion du Damier de la Succise. À l'inverse, un faible pourcentage dans ce rayon pourrait traduire un isolement des populations, augmentant le risque d'extinction locale.

Variables de passage

Lors de chaque passage, les conditions météorologiques ont été relevées afin de prendre en compte leur influence sur l'activité du papillon. Le vent a été noté absent ou modéré et le soleil comme modéré (couverture nuageuse jusqu'à 50 %) ou fort. L'ensoleillement est un facteur important car la chaleur augmente les mouvements des adultes (Goffart et al. 2001). La date et l'heure de début et de fin de transect ont également été recensées.

Analyses statistiques

Caractérisation de l'habitat du Damier de la Succise

Préparation du jeu de données

Après exploration visuelle des données, en amont de la modélisation, des variables ont été regroupées ou transformées afin de garantir une représentativité suffisante de chacune des catégories et d'optimiser la qualité statistique des modèles. En effet, certaines variables présentaient un déséquilibre dans la répartition des observations entre catégories, certaines étant très peu représentées dans le jeu de données.

En ce qui concerne les variables de sites, les classes « 50/75 % et 75/100 % » de la variable embroussaillage ont été regroupées sous la modalité « 50/100 % » les données dans ces catégories étant trop peu nombreuses. Pour la variable plante hôte les classes « présence faible » et « présence modérée » ont été fusionnées dans la catégorie « présence modérée », les occurrences en « présence faible » étant trop rares.

Certaines variables de passages ont également été modifiées, les heures de passage ont été converties en minutes afin de faciliter leur traitement en tant que variable continue. Les dates ont été codées en nombre de jours écoulés depuis le début du suivi (jour 1 correspondant au premier jour de terrain). Pour finir, les variables qualitatives de conditions météorologiques (soleil, vent) ont été transformées en variables numériques ordinales.

Modèle Site Occupancy

Pour estimer la probabilité réelle d'occupation de l'habitat favorable par le Damier de la Succise, le modèle de Site Occupancy développé par MacKenzie et al. (2002) a été utilisé. Cette approche permet de réduire le biais lié à la non-détection de l'espèce sur un site, ici défini comme le transect, qui constitue l'unité d'échantillonnage. Cela est particulièrement pertinent dans le cadre de cette étude où les habitats favorables présumés sont parfois d'une superficie importante, la détection du Damier de la Succise sur le transect peut donc être incertaine. Une absence de détection lors d'un passage ne signifiant pas nécessairement une absence réelle de l'espèce. C'est pourquoi, afin de mieux estimer la probabilité d'occupation, ce modèle se base sur une méthode d'échantillonnage impliquant plusieurs visites d'un même transect (trois dans le cadre de cette étude). Lors de chaque passage la présence (1) ou l'absence (0) du papillon est notée, formant ainsi une séquence pour chaque transect.

La construction du modèle se fait à l'aide de la librairie « unmarked » (Fiske et Chandler, 2011), via le logiciel R. Le modèle d'occupation distingue deux processus, le processus biologique de présence, représenté par la probabilité d'occupation de l'espèce au site i (Ψ_i) et le processus d'observation (p_i) qui correspond à la probabilité de détection de l'espèce au site i , lors d'un passage. Le but étant de trouver le maximum de vraisemblance des probabilités d'occupation et de détection.

La probabilité de présence du Damier de la Succise étant dépendante de certaines variables mesurables, la modélisation est réalisée en intégrant des covariables, qui se répartissent en deux types. Les covariables de sites, qui ne varient pas entre les passages (e.g. taux d'embroussaillage, présence de haies et/ou lisières...) et qui sont utilisées pour modéliser la probabilité d'occupation Ψ_i . Les covariables de passage quant à elles varient entre les visites (météo, date et heure de début et fin de prospection) et influencent la probabilité de détection p_i , en tenant compte des conditions d'observation fluctuantes. Les covariables sont intégrées dans le modèle d'occupation, après avoir été converties en facteurs pour les variables catégorielles et standardisées pour les variables numériques. Une analyse de corrélation a été réalisée pour vérifier l'absence de colinéarité entre les covariables. Certaines d'entre elles se sont vu attribuer un effet quadratique lorsque les explorations graphiques mettaient en évidence une relation non linéaire.

Les données ont ensuite été formatées dans un objet `unmarkedFrame` via la fonction `unmarkedFrameOccu` (Fiske et Chandler, 2011). En raison du grand nombre de covariables et du nombre limité de sites, l'analyse a été structurée selon deux modèles distincts afin de garantir une puissance statistique suffisante. Un modèle "transect", regroupant les variables mesurées directement sur les transects et un modèle "habitat favorable", intégrant les variables relevées à l'échelle plus large que celle du transect, décrivant les caractéristiques du paysage alentour. Pour chacun de ces deux jeux de variables, un modèle global a été construit en incluant l'ensemble des covariables d'occupation et de détection. L'ajustement de ces deux modèles a été vérifié à l'aide du test de MacKenzie-Bailey (MacKenzie et Bailey, 2004), permettant d'estimer le paramètre de surdispersion c -hat.

Les modèles ont ensuite été construits en suivant l'approche standard décrite par MacKenzie et al. (2006). Dans un premier temps des modèles de détection ont été comparés en gardant l'occupation Ψ constante afin de sélectionner les covariables de passages les plus informatives. Ensuite, des modèles d'occupation ont été construits dans le même but, en fixant cette fois-ci

la covariable de détection identifiée. L'ensemble des modèles a été comparé à l'aide du critère d'information corrigé d'Akaike (AICc) en y intégrant la valeur du c-hat afin de corriger l'ajustement. Pour finir, l'approche de *model averaging* a été appliquée lorsque plusieurs modèles présentaient un $\Delta\text{QAICc} < 2$, et ce à l'aide du package AICcmodavg (Mazerolle, 2025). Le but étant d'obtenir des prédictions pondérées des effets des covariables en tenant compte du poids des différents modèles.

Connectivité paysagère

Afin d'étudier la connectivité paysagère entre les populations de Damier de la Succise, l'angle de la connectivité fonctionnelle potentielle a été choisi, elle correspond à l'influence des structures paysagères sur le comportement de dispersion des organismes (Bourgeois et al. 2017). La connectivité a été modélisée à l'aide de la théorie des circuits (Circuitscape), qui considère le paysage comme un circuit électrique (McRae et al. 2008). Les circuits sont définis comme des réseaux de nœuds, les nœuds correspondant aux points de présence relevés du Damier de la Succise, ces derniers sont connectés par des résistances. Plus la résistance est faible, plus le flux de courant (qui correspond à la dispersion de l'espèce) est important et inversement. Cette approche permet de mettre en évidence les chemins potentiels de dispersion, selon plusieurs trajectoires possibles, entre les différentes populations, sur la base des caractéristiques du paysage.

Une carte de résistance du paysage a été produite à partir d'une couche shapefile d'occupation du sol. Les différents types d'habitats présents sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » ont été classés selon leur résistance paysagère à la dispersion du Damier de la Succise. Ces derniers ont été regroupés en sept classes de résistance, avec des valeurs allant de 1 à 100 (Annexe 2 et 3). Cette classification repose sur les connaissances écologiques actuelles de l'espèce (Merlet et al. 2012) et d'études similaires sur d'autres papillons (Pérez-Sánchez et al. 2020 ; Rochat et al. 2017). Les habitats favorables (prairies humides, pelouses marneuses) ont été associés à une résistance minimale (valeur 1), tandis que les milieux jouant un rôle de corridor (haies, lisières) ont reçu une valeur de 10. Les habitats semi-favorables, où l'espèce peut transiter mais non se maintenir (pelouses sèches, prairies mésophiles, vergers...), ont reçu des valeurs intermédiaires (allant de 20 à 70), et les habitats non favorables à très défavorables pour son déplacement (forêts, grandes cultures, zones urbanisées) des valeurs élevées (de 80 à 100). Certaines zones de la couche shapefile d'occupation du sol n'étaient pas renseignées en

termes d'habitat. Afin de ne pas exclure ces secteurs de l'analyse, des valeurs de résistances leur ont été attribuées. Les polygones d'une surface supérieure à un hectare ont été examinés individuellement, et une classe de résistance cohérente leur a été manuellement assignée en fonction du type d'occupation du sol. Pour les zones de plus petites tailles, une valeur de résistance moyenne (50) a été attribuée par défaut, dans le but de limiter leur influence tout en conservant leur rôle potentiel dans la matrice paysagère. Cette couche a ensuite été convertie en raster.

Un raster de points de présence du Damier de la Succise a également été produit à partir des données de prospection collectées au cours de l'étude ainsi que celles relevées depuis les cinq dernières années sur le site Natura 2000.

Les couches raster de résistance et de points de présence ont été créées avec une résolution de 25 mètres/pixel, puis converties au formats ASCII. Un fichier d'extension .ini a ensuite été créé, le mode « pairwise » a été sélectionné, il permet de calculer les chemins de moindre résistance entre toutes les paires de nœuds, tout en tenant compte de l'ensemble des flux possibles. L'analyse de la connectivité a finalement été réalisée à l'aide du logiciel Circuitscape version 5.0 via le langage de programmation Julia (Hall et al. 2021). Une carte raster représentant les flux de courant cumulés à travers le paysage a été générée en sortie. Elle permet ainsi d'identifier les voies les plus probables de déplacement entre les sites occupés.

Résultats

D'après l'ensemble des relevés, 50,9 % des sites présentent au moins une détection de présence du Damier de la Succise. Sur 20 % des sites sa présence a été relevée au cours des trois passages. La proportion de sites avec détection varie légèrement selon les visites : 30,9 % lors du premier, 43,6 % au deuxième, et 32,7 % au troisième passage.

Résultats globaux – model averaging

L'ensemble des modèles candidats ($\Delta\text{QAICc} < 2$) au processus de *model averaging* sont présentés ci-dessous (Tableaux 1 et 2). L'analyse des résultats issus de cette méthode n'indique qu'aucune des variables environnementales testées n'a d'effet significatif sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise, et ce pour les deux types de modèles (transect et habitat favorable). En effet, les intervalles de confiance de l'ensemble des covariables incluaient la

valeur zéro, suggérant une forte incertitude autour de leurs effets, voire l'absence d'effet. Ainsi aucune des covariables utilisées ne permet d'expliquer de manière robuste la présence de l'espèce à l'échelle des sites échantillonnés.

Tableau 1 : Meilleurs modèles candidats d'occupation à l'échelle de l'habitat favorable ($\Delta\text{QAICc} < 2$), utilisés pour le *model averaging*, avec les estimations des effets des covariables ($\pm$ ES) et leurs mesures de qualité QAICc.

Modèle	logit(Ψ)embr ous25/50	logit(Ψ)embr ous50/100	logit(Ψ)haie_1 isiere	logit(Ψ)lisiere	logit(Ψ)pource _habitat_1k m	logit(Ψ)super ficie_ha	logit(p)vent	QAICc	Delta_QAIC c
hab_1	1.21 $\pm$ 0.70	1.41 $\pm$ 0.85	-	-	0.39 $\pm$ 0.35	-	1.03 $\pm$ 0.53	142.73	0.00
hab_2	1.39 $\pm$ 0.73	1.52 $\pm$ 0.89	1.27 $\pm$ 0.78	-0.54 $\pm$ 0.75	-	-	1.03 $\pm$ 0.53	142.77	0.03
hab_3	-	-	-	-	0.17 $\pm$ 0.30	-0.25 $\pm$ 0.31	1.03 $\pm$ 0.53	142.88	0.14
hab_4	-	-	1.00 $\pm$ 0.74	-0.25 $\pm$ 0.68	-	-0.26 $\pm$ 0.33	1.03 $\pm$ 0.53	143.44	0.70
hab_5	0.91 $\pm$ 0.66	1.05 $\pm$ 0.8				-0.16 $\pm$ 0.32	1.03 $\pm$ 0.53	143.66	0.93
hab_6	-	-	1.04 $\pm$ 0.77	-0.18 $\pm$ 0.67	-0.017 $\pm$ 0.31	-	1.04 $\pm$ 0.53	143.94	1.21

Tableau 2 : Meilleurs modèles candidats d'occupation à l'échelle du transect ($\Delta\text{QAICc} < 2$), utilisés pour le *model averaging*, avec les estimations des effets des covariables ($\pm$ ES) et leurs mesures de qualité QAICc.

Modèle	logit(Ψ)pource _ind	logit(Ψ) I(pource_ind^ 2)	logit(Ψ) ht_veg	logit(Ψ) I(ht_veg^2)	logit(Ψ) plantes_necta r	logit(Ψ) pource_ind:pla ntes_nectar	logit(Ψ) I(pource_ind^ 2):plantes_ne ctar	logit(p)vent	QAICc	Delta_QAIC c
trans_1	-0.088 $\pm$ 0.43	-0.78 $\pm$ 0.39	0.32 $\pm$ 0.46	-1.03 $\pm$ 0.56	-	-	-	1.03 $\pm$ 0.53	152.82	0.00
trans_2	0.15 $\pm$ 0.48	-0.68 $\pm$ 0.55	-	-	-1.20 $\pm$ 0.57	0.056 $\pm$ 0.49	1.53 $\pm$ 0.71	1.02 $\pm$ 0.52	154.63	1.8

Tendances observées dans les meilleurs modèles

Bien qu'aucune variable explicative n'ait montré d'effet significatif après *model averaging*, certains modèles individuels, parmi les mieux classés ($\Delta\text{QAICc} < 2$), suggèrent des tendances écologiquement intéressantes, bien que non robustes statistiquement. En effet, certaines covariables présentent des p-values inférieures ou proches du seuil de significativité ($0.03 < p < 0.08$). Les effets des covariables concernées sont notés en gras dans les Tableaux 1 et 2.

C'est le cas notamment du modèle trans_1 qui indique un effet quadratique de la hauteur de végétation sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise (Figure 2), avec une hauteur optimale pour sa présence autour de 46 cm, ce résultat reste une tendance ($p = 0.063$).

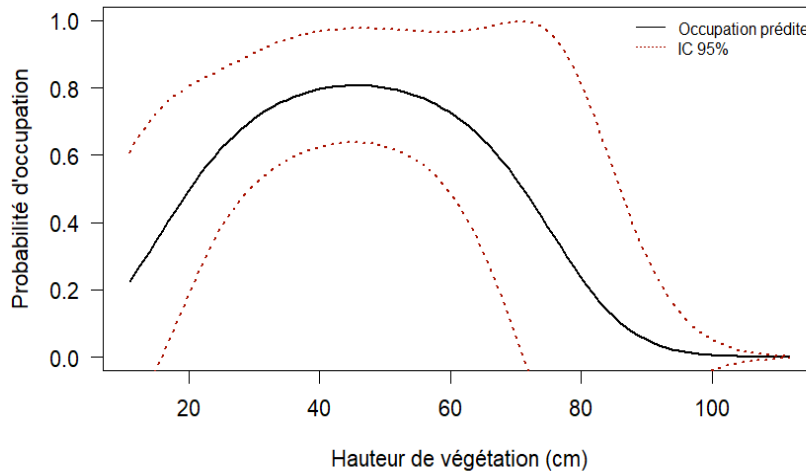


Figure 2 : Tendence observée de l'effet de la hauteur de végétation (cm) sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise, selon le modèle trans_1. La courbe noire correspond à la prédiction du modèle (incluant un effet quadratique), et les lignes pointillées aux intervalles de confiance (IC) à 95 %.

Ce modèle (trans_1), suggère également un effet quadratique significatif ($p = 0.044$) du pourcentage de plantes indicatrices sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise (Figure 3). Selon les prédictions, la probabilité d'occupation tend à être plus élevée lorsque le pourcentage de plantes indicatrices est intermédiaire, autour de 60 %.

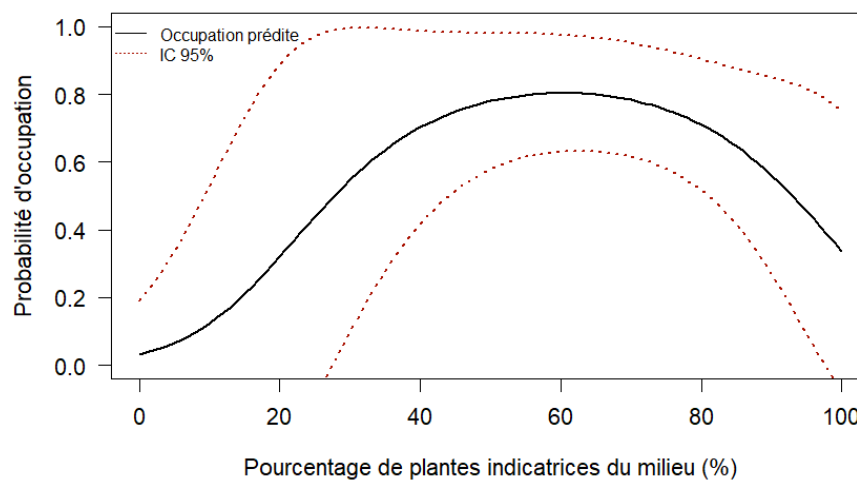


Figure 3 : Tendence observée de l'effet du pourcentage de plantes indicatrices du milieu sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise, selon le modèle trans_1.

Le deuxième meilleur modèle de transect (trans_2) suggère que l'effet quadratique du pourcentage de plantes indicatrices sur la probabilité d'occupation varie en fonction de la richesse spécifique en plantes nectarifères ($p = 0.031$). De plus, la richesse en plantes nectarifères semble avoir un effet négatif sur la probabilité d'occupation (-1.20 ± 0.57 ; $p = 0.034$) ce qui suggère que la présence du Damier de la Succise diminue lorsque la diversité en plantes nectarifères est trop élevée. La figure 4 illustre cette interaction selon trois niveaux de richesse en plantes nectarifères ($Q1 = 2$ espèces, médiane = 3 espèces, $Q3 = 4$ espèces). Lorsque

la richesse en plantes nectarifères est faible (Q1), la probabilité d'occupation est maximale, avec un optimum autour de 60 % de plantes indicatrices. En revanche, lorsque la diversité en plantes nectarifères augmente (Q3), la probabilité d'occupation diminue et l'effet du pourcentage de plantes indicatrices s'inverse.

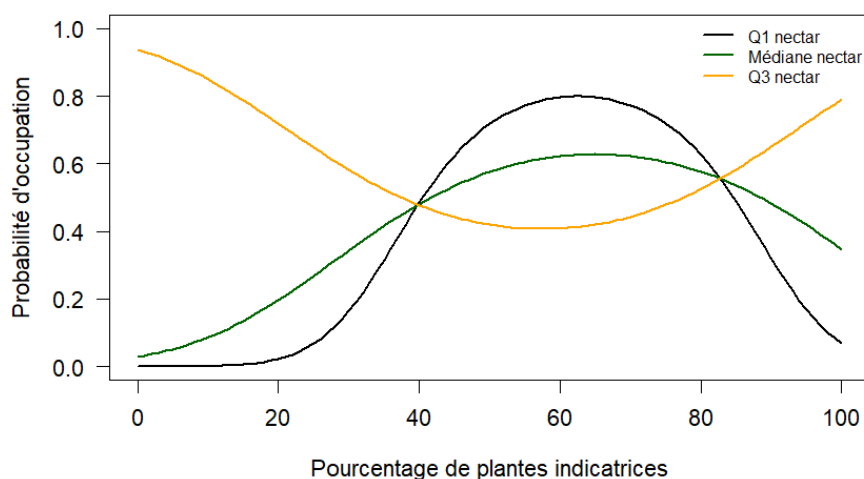


Figure 4 : Tendence observée de l'interaction entre le pourcentage de plantes indicatrices de l'habitat favorable et la richesse spécifique en plantes nectarifères sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise, selon le modèle trans_2. La richesse en plante nectarifère est représentée selon trois niveau (1^{er} quartile, médiane et 3^{ème} quartile).

Les deux meilleurs modèles d'habitat (hab_1 et hab_2) suggèrent une tendance positive de l'influence du pourcentage d'embroussaillage sur la probabilité d'occupation (Figure 5). Bien que les effets ne soient pas significatifs ($p=0.08$), les sites présentant un embroussaillage intermédiaire (25/50 %) ou élevé (50/100 %) tendent à présenter une probabilité d'occupation plus élevée comparativement aux sites faiblement embroussaillés (0/25 %).

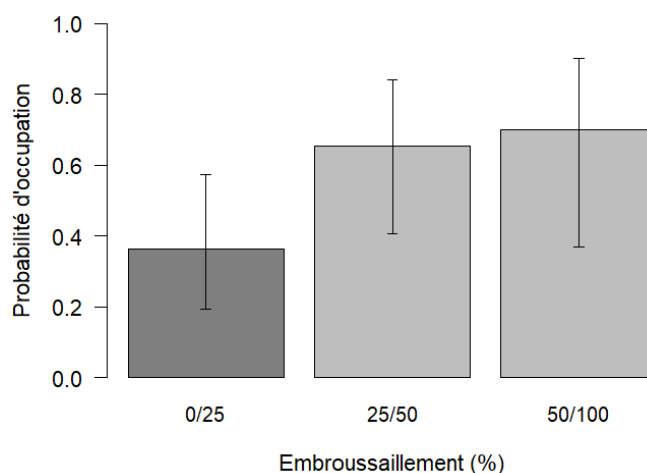


Figure 5 : Tendence observée de l'effet du pourcentage d'embroussaillage sur la probabilité d'occupation du Damier de la Succise, selon le modèle hab_1.

Analyse de la connectivité paysagère

La carte des flux de connectivité cumulés (Figure 6) met en évidence les trajectoires les plus probables de dispersion du Damier de la Succise à travers le paysage du site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura ». Les points de présence du Damier de la Succise, représentés en bleu, correspondent aux nœuds du réseau de connectivité.

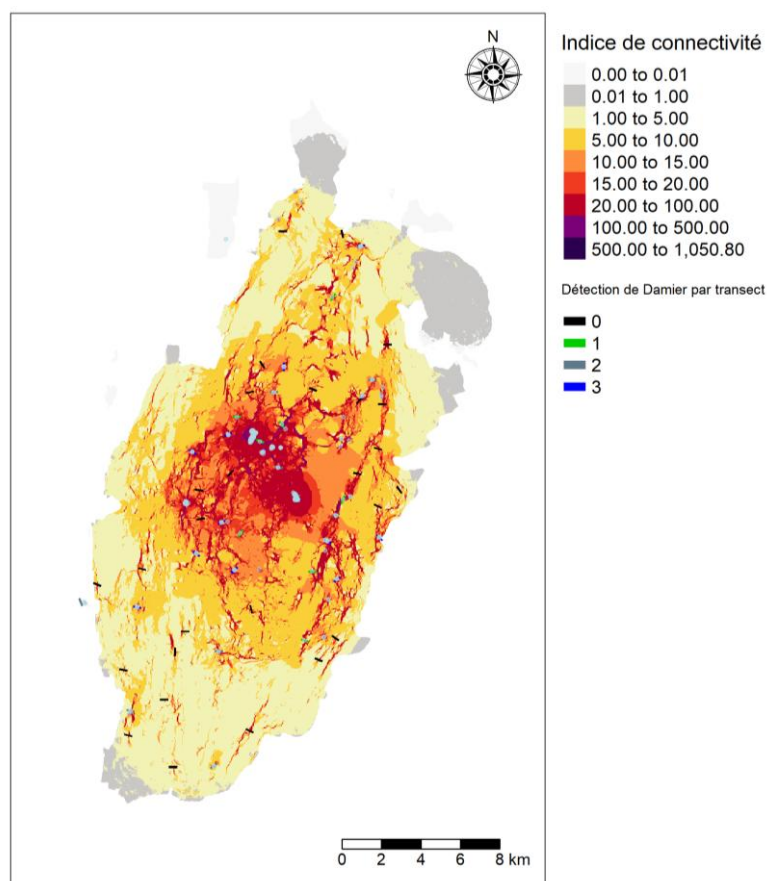


Figure 6 : Carte des flux de connectivité entre les points de présence du Damier de la Succise (points en bleu). Les valeurs élevées (en violet) correspondent aux zones fortement traversées par les flux, avec une connectivité élevée. Les valeurs faibles (en gris) sont des zones peu traversées par les flux, où la connectivité est faible. Les valeurs intermédiaires (de rouge à jaune) correspondent à une connectivité modérée. Les transects noirs correspondent aux transects sur lesquels aucune présence n'a été détectée au cours de l'étude, les verts lorsque le damier a été contacté lors d'un seul passage, les gris lors de deux passages et les bleus lors des trois passages.

Les valeurs les plus élevées (jusqu'à 1050,8, en violet) indiquent les zones les plus traversées par les flux de courant. Ici, elles se trouvent principalement au centre du site, représentant les axes de dispersion préférentiels du Damier de la Succise entre les différents points de présence. À l'inverse, les zones aux valeurs proches de zéro (en gris clair) sont très peu ou non traversées par les flux, traduisant une faible connectivité ou une inaccessibilité. Ici, elles se situent en bordure du site Natura 2000.

La carte met également en évidence des passages de flux, étroits, avec une valeur de connectivité importante (rouge, bordeaux), mais ces passages sont entourés par des zones de faible connectivité (jaune clair) et ce en particulier dans la partie sud du site.

Discussion

Choix du modèle Site Occupancy

Le modèle Site Occupancy a été choisi en raison de sa capacité à prendre en compte la non-détection, un biais fréquent lors des relevés d'espèces sur le terrain. Dans cette étude, ce choix était particulièrement pertinent du fait de la variabilité des conditions météorologiques et des périodes d'émergences qui différaient selon les zones prospectées sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura ». En effet, le suivi a été réalisé sur une période de six semaines à partir de la détection du premier individu. La grande hétérogénéité microclimatique du site, qui couvre 38000 ha, avec des altitudes variant de 400 m à 700 m pour nos sites échantillonnés, a conduit à des fluctuations dans les observations. Certains sites ont ainsi été visités trop tôt, avec une absence constatée lors du premier passage suivi de détections ultérieures. A l'inverse, d'autres ont été visités trop tard, avec des présences détectées lors des deux premiers passages mais pas du dernier. De plus, les conditions météorologiques ont été défavorables (vent, pluie) au cours des dernières semaines de terrain ce qui a décalé le troisième passage sur plusieurs sites, pouvant expliquer les absences sur certains d'entre eux. Cela souligne l'importance d'effectuer plusieurs passages par site et de prendre en compte, dans les analyses, la détection de l'espèce et les covariables qui peuvent l'expliquer.

Variables de caractérisation de l'habitat

L'analyse des covariables mesurées au cours de cette étude pour la caractérisation de l'habitat du Damier de la Succise n'a révélé que des tendances écologiques potentielles. Cette absence de relations fortes peut s'expliquer par la variabilité des caractéristiques écologiques entre les sites échantillonnés, liée à la diversité paysagère du site d'étude. Elle peut également être due au nombre limité de sites échantillonnés, entraînant un manque de fiabilité du modèle logistique. En effet, un minimum de 10 événements par variable prédictive doit être utilisés pour garantir une estimation robuste (Peduzzi et al. 1995). Or, dans notre étude cette règle

n'était pas systématiquement respectée ce qui a pu augmenter l'incertitude des estimations et expliquer, en partie, l'absence de relations significatives.

Variable de détection

Parmi les variables de détection testées, le vent est la seule qui a montré une tendance notable, la probabilité de détection du Damier de la Succise augmentait lorsque le vent était présent. Une hypothèse peut être émise pour expliquer ce résultat. Les imagos passent 60 % de leurs temps perchés sur une tige (Lafranchis et al. 2015) et s'envolent lors d'un dérangement, d'un changement de ressource florale ou lors d'une poursuite avec un autre individu. Le vent pourrait provoquer des envols spontanés et contraindre les individus à rester en vol un peu plus longtemps avant de se reposer, ce qui les rend plus visibles lors du passage sur le transect. Cette tendance semble donc davantage liée à une meilleure visibilité pour l'observateur lors de conditions légèrement venteuses plutôt qu'à une augmentation de l'activité réelle des papillons. L'activité en vol étant particulièrement dépendante d'un fort ensoleillement (Bensettiti et Gaudillat, 2002).

Variables relevées à l'échelle du transect

Concernant les variables environnementales influençant l'occupation du Damier de la Succise, la hauteur moyenne de végétation le long des transects a montré une tendance suggérant une préférence pour des hauteurs intermédiaires, autour de 46 cm. Au-delà comme en deçà de cette valeur, la probabilité d'occupation avait tendance à diminuer. Ce résultat diffère de plusieurs études antérieures, qui rapportent des hauteurs optimales plus basses, bien que variables selon les articles. La plupart indiquent des valeurs comprises entre 4 et 25 cm (Bensettiti et Gaudillat, 2002 ; Betzholtz et al. 2007 ; Hobson et al. 2002) pour une ponte optimisée et le bon développement des chenilles (Pschera et Warren, 2018). Une hauteur supérieure à 30 cm peut s'avérer défavorable, en particulier dans les paysages fragmentés et lorsque la densité de la plante hôte est faible (Betzholtz et al. 2007 ; Botham et al. 2011 ; Merlet et al. 2012).

Dans cette étude, sur l'ensemble des sites suivis, la hauteur moyenne de végétation était de 42,6 cm soit nettement supérieure aux valeurs généralement rapportées dans la littérature. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette différence. D'une part, malgré une hauteur moyenne élevée, la strate herbacée reste peu dense sur la majorité des sites, les plantes hôtes demeurant accessibles. La mesure retenue ne prend en compte que la tige la plus haute, certaines zones peuvent donc présenter une végétation globalement basse ponctuée de tiges isolées plus hautes, traduisant une hétérogénéité structurale de la végétation susceptible de maintenir des conditions

microclimatiques favorables au Damier de la Succise. Elle offre des tiges pour le perchage des imagos et une protection contre le dessèchement, l'ensoleillement direct ou les fortes pluies pour les œufs et chenilles. À l'inverse, une végétation très rase pourrait exposer ces stades précoces à des conditions extrêmes. D'autre part, selon Botham et al. (2011), plus le paysage est fragmenté, plus la végétation doit être basse pour rester favorable à l'espèce. Ainsi, la hauteur relevée dans cette étude, plus importante que dans la plupart des travaux antérieurs, pourrait traduire une fragmentation relativement faible du site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura ».

Les ressources trophiques et de qualité de l'habitat sont essentiels pour le maintien des populations de Damier de la Succise, influençant à la fois la reproduction et la survie des différents stades du cycle de vie. Trois variables liées aux ressources ont été testées dans cette étude : la densité de la plante hôte, la richesse en plantes nectarifères et le pourcentage de plantes indicatrices des milieux favorables considérés.

La plante hôte joue un rôle particulièrement déterminant dans la présence de l'espèce, avec un lien direct entre son abondance et la persistance des populations de Damier de la Succise (Brunbjerg et al. 2017 ; Bulman, 2001 ; Goffart et al. 2001). Les femelles pondent de préférence sur des pieds de succise de grande taille, bien exposés, avec une densité importante afin de favoriser la survie des chenilles (De Boissieu, 2000 ; Warren, 1994). Dans cette étude, bien que cette variable n'ait été significative que dans un modèle univarié, les sites présentant une densité plus élevée montraient une probabilité d'occupation plus importante.

À l'inverse, la richesse en plantes nectarifères a présenté une tendance à effet négatif sur la probabilité d'occupation. Ce résultat, surprenant au vu du rôle essentiel des ressources florales pour la survie des imagos (Van Swaay et Warren, 1999), pourrait refléter un effet indirect lié au type d'habitat. En effet, l'interaction avec le pourcentage de plantes indicatrices suggère une probabilité d'occupation maximale pour des valeurs intermédiaires autour de 60 %. Cela pourrait suggérer un équilibre entre un habitat favorable présumé de bonne qualité et une disponibilité modérée en ressources florales. De plus, les habitats considérés comme favorables dans notre étude (pelouses marneuses et prairies humides) sont composés majoritairement de plantes à floraison tardive (Collaud, 2019 ; Voirin et Boucard, 2019), soit après la période de vol des imagos. Une richesse en plantes nectarifères plus importante pourrait indiquer un changement de type d'habitat, qui serait alors moins propices au développement du Damier de la Succise.

Variables relevées à l'échelle de l'habitat favorable

Le mode de gestion est un facteur jouant directement sur un ensemble de variables écologiques et qui détermine, de ce fait, la qualité et la structure des habitats. Dans cette étude aucun effet significatif n'a pu être mis en évidence sur le rôle qu'il joue sur la probabilité d'occupation. Cela pourrait être due à un déséquilibre entre les modalités de gestion, la majorité des parcelles étaient pâturées (60 %), tandis que la fauche et l'absence de gestion ne représentaient que 11 parcelles chacune.

L'exploration visuelle des données permet tout de même d'émettre des suppositions intéressantes. Les parcelles fauchées semblent moins favorables et plus dégradées, avec trois parcelles sur onze présentant un pourcentage nul de plantes indicatrices et aucune détection du Damier de la Succise. Ce constat pourrait traduire un type de pratique trop intensif (fauche associée à un apport important de fertilisant) entraînant un enrichissement des sols et donc une modification du type d'habitat. A l'inverse, sur les parcelles sans gestion la présence de l'espèce a été assez fréquemment constatée (sept parcelles sur les onze). Cela pourrait être lié à un embroussaillage plus important offrant une hétérogénéité de micro-habitats, notamment des refuges pour les imagos (Girardeau, 2008). Enfin, le pâturage semble compatible avec la présence de l'espèce (16 parcelles sur 33 étaient occupées). Son effet dépend toutefois du chargement et du type de bétail, de la période et de la durée de pâturage (Holder, 2004). Ces informations n'ayant pas pu être documentées pour l'ensemble des parcelles, elles n'ont pas été prises en compte dans cette étude.

Dans de nombreux travaux la présence de l'espèce est liée positivement à l'augmentation de la superficie de la parcelle d'habitat favorable (Anthes et al. 2003 ; Brückmann et al. 2010). Cependant, dans notre étude, cette variable n'a montré aucun effet significatif, pouvant suggérer que la qualité de l'habitat (structure, ressources) joue un rôle plus déterminant que la superficie sur le maintien du Damier de la Succise (Chazot et al. 2022).

Les structures paysagères, telles que les haies et lisières, sont connues pour influencer les déplacements et la survie du Damier de la Succise. Elles peuvent être utilisées à la fois comme sources de nectar, abris contre le vent et comme corridors facilitant les déplacements de longue distance (Junker et Schmitt, 2009 ; Simon, 2007). Bien qu'aucun effet n'ait été mis en évidence pour cette variable, cette absence de résultat significatif peut s'expliquer par la configuration du site. Toutes les parcelles étudiées étaient bordées par au moins une haie, une lisière, ou les deux, et aucune n'était totalement isolée. Cette caractéristique semble refléter un bon état de conservation du paysage local, favorable à la dispersion du Damier de la Succise.

La variable embroussaillage a quant à elle montré une tendance positive dans les modèles. Cet effet est cohérent avec l'idée qu'un embroussaillage modéré favorise l'espèce en créant une hétérogénéité structurelle et des microclimats favorables, en offrant une alternance de zones ouvertes pour les plantes hôtes et de refuges pour les imagos contre le vent, les fortes pluies ou l'ensoleillement excessif (Bulman, 2001). À l'inverse, l'absence totale d'embroussaillage peut refléter une gestion trop intensive (fauche fréquente ou pâturage ras), généralement défavorable à l'espèce (Merlet et al. 2012).

L'ensemble de ces résultats confirme partiellement l'hypothèse (1). Le Damier de la Succise semble davantage présent lorsque les parcelles conservent une hauteur de végétation intermédiaire et présentent une quantité modérée de ligneux, créant ainsi une mosaïque de micro-habitats. Ces tendances suggèrent qu'un pâturage adapté pourrait être plus propice que la fauche, bien que cette variable n'ait pas montré d'effet significatif dans cette étude. Pour finir, une densité élevée de plantes hôtes, ainsi qu'une bonne qualité de l'habitat indiquée par la présence de plantes indicatrices, semble également favoriser sa présence.

Connectivité paysagère

La connectivité paysagère représente le degré par lequel le paysage influence les déplacements entre les habitats favorables, pour une espèce donnée (Taylor et al. 1993). Dans cette étude, nous avons choisi d'évaluer une connectivité fonctionnelle potentielle à l'aide de Circuitscape, plutôt qu'une connectivité structurelle ou réelle. Ce choix s'explique par l'absence de protocole intégrant la prise en compte de données génétiques ou de type Capture-Marquage-Recapture, nécessaires à une estimation de connectivité réelle, tout en disposant de données de présence suffisantes pour alimenter un modèle de dispersion à l'échelle du paysage (Avon et Bergès, 2014 ; Bourgeois et al. 2017).

La carte de flux de connectivité obtenue (Figure 6) met en évidence un noyau de population principal situé au centre du site Natura 2000, à partir duquel partent plusieurs axes de flux, traduisant une forte connectivité dans cette zone.

Lorsque l'on croise ces résultats avec le nombre de détection du Damier de la Succise par transect au cours de cette étude, certains transects révèlent une détection au cours d'un seul des trois passages. Cela pourrait correspondre à des individus en transit vers d'autres populations, cette espèce étant capable de se disperser en moyenne dans un rayon de 1 à 2 km avec un maximum observé de 20 km (Warren, 1994). Ces transects sont d'ailleurs situés sur des couloirs

de flux importants et certains sont proches de la périphérie de la zone d'étude, pouvant correspondre à une dispersion des individus vers des populations situées hors de notre zone d'étude. Certaines de ces populations périphériques sont connues, notamment au nord du site sur le secteur de Pont-de-Poitte. A l'est, une connexion probable existerait vers Lect. Celle-ci pourrait se faire grâce à des individus franchissant ponctuellement la rivière, dont la faible largeur faciliterait le passage. On observe également, au sud-est, des flux suggérant une connexion avec le secteur connu de Germagnat.

A l'inverse, les zones en bordure du site, au nord et au sud, apparaissent avec des valeurs de flux très faibles (gris). Ces zones sont à interpréter avec prudence, car elles peuvent résulter d'un manque de points de présence périphériques et de l'effet bord de la zone d'étude avec des valeurs nulles autour. C'est le cas notamment pour les deux points de présence situés à l'ouest qui sont dans des parties de la zone d'étude non reliée directement au restant du site. Le modèle engendre donc automatiquement des valeurs nulles aux marges du raster et les flux ne peuvent pas être correctement calculés.

La partie sud du site montre majoritairement des indices de connectivité plus faibles (jaune), ce qui peut s'expliquer par la présence de massifs forestiers et de quelques plaines agricoles peu pourvues en corridors linéaires (haies, lisières). Toutefois, cette même zone présente des couloirs à forte valeur de flux mais isolés. La reconnexion de ces zones avec le noyau de population principal pourrait permettre d'éviter, sur le long terme, de compromettre la viabilité de la métapopulation locale (Botham et al. 2011). Il apparaît donc nécessaire de préserver ces zones, et de restaurer certains habitats intermédiaires environnant, notamment via le maintien de clairières, haies et prairies fleuries (Ryelandt, 2015).

Ces résultats soutiennent l'hypothèse (2), une connectivité forte semble associée aux zones les plus occupées, tandis que les secteurs faiblement connectés pourraient constituer des points de vulnérabilité pour la métapopulation.

Mesures de gestion et conservation

Nos résultats soulignent l'importance de considérer simultanément la qualité de l'habitat local et la connectivité à l'échelle du paysage pour comprendre et préserver les dynamiques du Damier de la Succise (Anthes et al. 2003 ; Botham et al. 2011 ; Bulman, 2001). En effet, si des habitats favorables de qualité sont indispensables à l'installation et à la reproduction de l'espèce, leur isolement peut fortement limiter leur occupation dans un contexte de

fonctionnement en métapopulation, caractérisé par des phases d'extinction et de recolonisation (Betzholtz et al. 2007 ; Warren, 1994). À l'inverse, une bonne connectivité paysagère permet de faciliter les déplacements entre les populations, mais elle ne peut, à elle seule, garantir la persistance de la métapopulation si les habitats présents sur la zone sont dégradés ou inadaptés (Merlet et al. 2012 ; Thomas et al. 2001).

Dans le cas du site Natura 2000 de la Petite Montagne, le contexte paysager apparaît globalement favorable au maintien d'une métapopulation viable du Damier de la Succise. Le territoire présente une mosaïque d'habitats variés, interconnectés par un réseau de haies, lisières et ourlets, qui assurent une bonne connectivité écologique (Giacomo, 2023 ; Ryelandt, 2015).

Les mesures de gestion les plus efficaces pour le maintien du Damier de la Succise s'appuient sur une combinaison de pratiques adaptées. En premier lieu, un pâturage extensif, notamment bovin, constitue la méthode la plus recommandée. Il permet de maintenir une structure hétérogène de la végétation favorable au papillon tout en évitant la fermeture trop importante des milieux. Il permettrait également de stimuler le développement de la Succise des prés (Holder, 2004). La charge optimale est estimée entre 0,4 et 0,7 UGB/ha/an, sur une période de 3 mois maximum, idéalement entre mars/avril et/ou en septembre/octobre, afin d'éviter le piétinement des nids en période de vulnérabilité larvaire (Holder, 2004 ; Simon, 2007 ; Warren, 1994). Le pâturage ovin est à proscrire, en raison de son impact négatif sur *Succisa pratensis*, du fait d'une consommation trop importante (Bensettiti et Gaudillat, 2002 ; Merlet et al. 2012).

Concernant la fauche, les recommandations convergent vers une fauche tardive, réalisée après le mois d'août, voire en octobre pour permettre à la Succise des prés de disséminer ses graines (Girardeau, 2008). La hauteur de fauche doit être supérieure à 10-15 cm, afin de préserver les nids de chenilles et les rosettes de Succise des prés (De Boissieu, 2000 ; Goffart et al. 2001 ; Holder, 2004). Une gestion en rotation pluriannuelle est préférable à une fauche annuelle. Toutefois, cela peut s'avérer être une forte contrainte pour les agriculteurs, surtout si cela comprend l'ensemble de la parcelle. L'idéal serait alors d'aménager des zones refuges autour des stations de forte densité de plante hôte, et de les exclure de la fauche avec une rotation annuelle (Simon, 2007). Une autre mesure essentielle concerne l'absence d'apport de fertilisants. L'enrichissement des sols en nitrates et phosphates est néfaste pour la Succise des prés, pouvant amener à sa disparition (Vergeer et al. 2003). Il est donc recommandé de laisser la végétation prairiale évoluer naturellement (Villemey et Archaud, 2018).

Enfin, la connectivité paysagère doit être maintenue à travers un réseau de haies, de lisières et de clairières, qui facilitent les déplacements des imagos et servent de zones de repos ou d'abris (Junker et Schmitt, 2009 ; Simon, 2007). Les petites zones d'habitats favorables peuvent également jouer un rôle de relais entre les populations les plus importantes (Merlet et al. 2012). Cela permet des échanges d'individus dans le but de maintenir une diversité génétique et la viabilité de la métapopulation.

Ces recommandations sont appliquées sur le site Natura 2000 de la Petite Montagne, où plusieurs outils de gestion sont déjà mobilisés. L'activité agricole est importante et une grande partie est exercée de manière semi-extensive, en lien avec l'AOP Comté (80 % des surfaces agricoles du site), qui impose des contrôles de fertilisation, de chargement bovin et de surface pâturée par vache (CIGC, 2024). Par ailleurs, des contrats Natura 2000 et des MAEC (Mesures Agro Environnementales et Climatiques) ont été engagés par 28 % des exploitations du site Natura 2000, couvrant plus de 900 ha des habitats d'intérêt communautaire. Ces mesures contribuent à la restauration et au maintien de la biodiversité dans son ensemble, tout en étant particulièrement cohérentes avec les exigences écologiques du Damier de la Succise. Elles reposent sur des pratiques agricoles raisonnées et durables, telles que la fauche ou le pâturage tardif, l'absence de fertilisation, le maintien de milieux ouverts et de zones humides (Giacomo, 2023). Mais ces engagements ne correspondent qu'à 2,94 % de la superficie agricole utilisée (SAU) du territoire et il est donc essentiel d'étendre ces mesures à davantage de surface.

Le plus pertinent serait de cibler des zones situées entre les populations de Damier de la Succise, notamment dans la partie sud du site où la connectivité semble plus fragile. Il apparaît important de préserver les habitats favorables encore ouverts et d'engager des actions de réouverture ciblées, notamment sur des anciennes prairies humides ou pelouses marneuses actuellement embroussaillées mais suffisamment proches pour rester accessibles aux déplacements du Damier de la Succise. De plus, certaines parcelles ont été exclues des systèmes d'exploitation agricole car peu mécanisables donc moins rentables. Il serait alors intéressant de rouvrir ces parcelles via des contrats Natura 2000 qui permettraient par la suite la reprise du terrain par un agriculteur. La gestion de ces parcelles pourra, par la suite, être soutenue par le dispositif MAEC et la signature de baux ruraux à clauses environnementales.

Enfin, des pratiques telles que le pâturage tournant, la création d'exclos temporaires, ou le maintien d'une certaine densité de ligneux isolés (bosquets, ourlets non fauchés) permettent de concilier gestion agricole et objectifs de conservation. L'enjeu est de maintenir une mosaïque

de milieux ouverts à semi-ouverts, connectés et fonctionnels, afin de garantir la viabilité à long terme de la métapopulation du Damier de la Succise sur le territoire.

Il serait alors pertinent de réaliser des suivis réguliers des populations et de la végétation afin d'ajuster au mieux les pratiques. Cette étude pourrait également être complétée par des mesures d'abondance des imagos ou du suivi des nids communautaires des chenilles afin de réaliser une évaluation plus précise de la qualité des sites et de distinguer les sites occasionnellement occupés de ceux véritablement utilisés pour la reproduction. Des approches de génétique des populations permettraient, quant à elles, d'analyser les flux de gènes et la connectivité réelle entre les populations. Enfin, il serait pertinent de comparer des parcelles avec et sans MAEC pour évaluer concrètement l'efficacité de ces mesures sur l'espèce et sur la viabilité des populations locales.

Conclusion

Le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura » présente un enjeu fort pour la conservation du Damier de la Succise, l'espèce y étant bien représentée, avec un noyau de population particulièrement important au centre du site. Bien que l'habitat n'ait pas pu être caractérisé de manière précise, plusieurs tendances ressortent : une préférence pour une hauteur de végétation intermédiaire autour de 46 cm, l'importance de la qualité de l'habitat favorable (pelouses marneuses et prairies humides) et le rôle bénéfique d'un paysage hétérogène associant zones ouvertes et éléments boisés, favorisant des microclimats variés. La connectivité paysagère apparaît globalement bonne, mais reste plus fragile dans la partie sud du site. La préservation des habitats favorables existants, ainsi que la restauration de milieux dégradés ou trop embroussaillés mais à potentiel, sont essentielles pour améliorer les liaisons entre les populations principales et soutenir le fonctionnement de la métapopulation. La viabilité actuelle de cette dernière souligne l'intérêt de poursuivre les efforts de conservation, notamment en mobilisant et en accompagnant les acteurs locaux, agriculteurs comme propriétaires privés, via la mise en place de mesures agro-environnementales et climatiques (MAEC) et de contrats Natura 2000 adaptés.

Bibliographie

- Anthes, N., Fartmann, T., Hermann, G. & Kaule, G. (2003). Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. *Journal of Insect Conservation*, 7, 175-185. <https://doi.org/10.1023/A:1027330422958>
- Aviron, S., Herzog, F., Klaus, I., Schüpbach, B. & Jeanneret, P. (2011). Effects of Wildflower Strip Quality, Quantity, and Connectivity on Butterfly Diversity in a Swiss Arable Landscape. *Restoration Ecology*, 19, 500-508. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00649.x>
- Avon, C. & Bergès, L. (2014). Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats. Rapport projet Diacofor, Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture. Aix-en-Provence. 32 p.
- Baguette, M. & Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117-1129. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4>
- Bensettiti, F. & Gaudillat, V. (2002). Cahier d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 7 – Espèces animales. La Documentation française, Paris, 1065, 263-267.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182-188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Betzholtz, P.-E., Ehrig, A., Lindeborg, M. & Dinnétz, P. (2007). Food plant density, patch isolation and vegetation height determine occurrence in a Swedish metapopulation of the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of Insect Conservation*, 11, 343-350. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9048-3>
- Blin, M.-C. (2009). Les directives Oiseaux et Habitats. *Revue Juridique de l'Environnement*, 34, 115-119. <https://doi.org/10.3406/rjenv.2009.4823>
- Botham, M.S., Ash, D., Aspey, N., Bourn, N.A.D., Bulman, C.R., Roy, D.B., et al. (2011). The effects of habitat fragmentation on niche requirements of the marsh fritillary, *Euphydryas aurinia*, (Rottemburg, 1775) on calcareous grasslands in southern UK. *Journal of Insect Conservation*, 15, 269-277. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9344-9>
- Bourgeois, M., Cossart, É. & Fressard, M. (2017). Mesurer et spatialiser la connectivité pour modéliser les changements des systèmes environnementaux. Approches comparées en écologie du paysage et en géomorphologie. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 23, 289-308. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.11895>
- Brückmann, S.V., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2010). Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47, 799-809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01828.x>
- Brunbjerg, A.K., Høye, T.T., Eskildsen, A., Nygaard, B., Damgaard, C.F. & Ejrnæs, R. (2017). The collapse of marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) populations associated with declining host plant abundance. *Biological Conservation*, 211, 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.015>
- Bulman, C.R. (2001). Conservation biology of the Marsh Fritillary Butterfly *Euphydryas aurinia*. PhD thesis, University of Leeds.
- CEN Franche-Comté. (2025). Prairies humides. [Accueil - CEN Franche-Comté], <https://cen-franchecomte.org/nos-sites-protoges/les-differents-milieux/prairies-humides/> (last accessed 3.28.2025).
- Chaput, E. (2005). Document d'objectifs, site Natura 2000 Petite montagne du Jura FR4301334-FR4312013. 99 p. + fiches-actions + cartes + annexes.
- Chazot, N., Faurby, S., Van Swaay, C., Ekroos, J., Wahlberg, N., Bacon, C.D., et al. (2022). Large-scale assessment of habitat quality and quantity change on declining European butterflies. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.09.29.510048>
- CIGC (2024). Révision du Cahier des charges du Comté. Poligny. 6 p.

- Collaud, R. (2019). Plan de conservation des pelouses marnicoles du Tetragonolobo - Bromenion en Franche-Comté. Conservatoire botanique national de Franche-comté - Observatoire régional des invertébrés. Besançon. 15 p. + annexes.
- Cushman, S.A., McRae, B., Adriaensen, F., Beier, P., Shirley, M. & Zeller, K. (2013). Biological corridors and connectivity. *Conservation Biology*, 21, 384-404.
- David, T.P., Herrick, J.E. & Abbott, L.B. (2010). A Comparison of Cover Pole With Standard Vegetation Monitoring Methods. *Journal of Wildlife Management*, 74, 600-604. <https://doi.org/10.2193/2009-136>
- Davis, J.D., Debinski, D.M. & Danielson, B.J. (2007). Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Landscape Ecology*, 22, 1341-1354. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9111-9>
- De Boissieu, D. (2000). Modes de gestion adaptés au maintien du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) en Centre-Bretagne. Qualité de l'habitat, mobilité du papillon et impact de la fauche sur ses populations. PhD thesis, Université des Sciences et Technologies de Lille.
- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K. & Glossop, S. (2000). Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 80, 227-242. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00149-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00149-3)
- Elzinga, C., Salzer D. & Willoughby J.W. (1999). Measuring and Monitoring Plant Populations. *Journal of Range Management*, 52, 544. <https://doi.org/10.2307/4003786>
- Ernoul, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., et al. (2013). Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 15-27.
- Fiske, I. & Chandler, R. (2011). unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software*, 43, 1-23. <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- Foucault, B. & Géhu, J.-M. (1978). Essai synsystématique et chorologique sur les prairies à *Molinia caerulea* et *Juncus acutiflorus* de l'Europe occidentale. *Bulletin de Colloques Phytosociologiques*, 7, 135-164.
- Fowles, A.P. & Smith, R.G. (2006). Mapping the Habitat Quality of Patch Networks for the Marsh Fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Wales. *Journal of Insect Conservation*, 10, 161-177. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-6291-6>
- Ghazanfar, M., Malik, M.F., Hussain, M., Iqbal, R. & Younas, M. (2016). Butterflies and their contribution in ecosystem: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4, 115-118.
- Giacomo, C. (2023) Dossier de candidature, Dépôt d'un Projet Agro-Environnemental et Climatique (PAEC) Campagne 2023. Document interne, Terre d'Emeraude Communauté.
- Girardeau, M. (2008). Suivi des populations du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) sur la Réserve Naturelle Nationale de Montenach et d'autres sites du nord mosellan. Rapport de stage M2, Conservatoire des Sites Lorrains, Université d'Angers.
- Goffart, P., Baguette, M., Dufrene, M., Mousson, L., Nève, G., Sawchik, J., et al. (2001). Gestion des milieux semi-naturels et restauration de populations menacées de papillons de jour. Division Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement, Division de la Nature et des Forêts. Région Wallonne. 125 p.
- Hall, K.R., Anantharaman, R., Landau, V.A., Clark, M., Dickson, B.G., Jones, A., et al. (2021). Circuitscape in Julia: Empowering Dynamic Approaches to Connectivity Assessment. *Land*, 10, 301. <https://doi.org/10.3390/land10030301>
- Hanski, I. (1994). Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 131-135.
- Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos*, 87, 209-219. <https://doi.org/10.2307/3546736>
- Hobson, R., Bourn N.A.D. & Warren, M. (2002). Conserving the Marsh Fritillary in Britain. *British Wildlife*, 13, 405-411.

Holder, E. (2004). Etude et gestion de la population de Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) du Venec (Finistère). Rapport d'étude, Bretagne Vivante-Société. 30 p.

Holt, E.A. & Miller, S.W. (2010). Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. Nature Education Knowledge, 3.

Hula, V., Konvička, 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. <https://doi.org/10.33338/ef.84226>

INPN. (2025). Le réseau Natura 2000. [<https://inpn.mnhn.fr/>], <https://inpn.mnhn.fr/programme/natura2000/presentation/objectifs> (last accessed 3.05.2025).

Jacquot, P. (2012). Les papillons menacés en Franche-Comté, Damier de la succise *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775). Conservatoire botanique national de Franche-comté - Observatoire régional des invertébrés. 2 p.

Junker, M., Konvicka, M., Zimmermann, K. & Schmitt, T. (2021). Gene-flow within a butterfly metapopulation: the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* in western Bohemia (Czech Republic). Journal of Insect Conservation, 25, 585-596. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00325-8>

Junker, M. & Schmitt, T. (2010). Demography, dispersal and movement pattern of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) at the Iberian Peninsula: an alarming example in an increasingly fragmented landscape? Journal of Insect Conservation, 14, 237-246. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9250-1>

Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2003). How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? Journal of Biogeography, 30, 889-900. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00878.x>

Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. & Siriwardena, G.M. (1999). The second Silent Spring? Nature, 400, 611-612. <https://doi.org/10.1038/23127>

Lafranchis, T. (2000). Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. Biotope, Mèze. 448 p.

Lafranchis, T., Jutzeler, D., Guillosse, J.-Y., Kan P. & B. (2015). La Vie des Papillons. Diatheo. 752 p.

MacKenzie, D.I. & Bailey, L.L. (2004). Assessing the fit of site-occupancy models. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, 9, 300-318. <https://doi.org/10.1198/108571104X3361>

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J. & Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology, 83, 2248-2255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2006). Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier, Amsterdam. 648 p.

Mazerolle, M.J. (2025). AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.AICcmodavg>

McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H. & Shah, V.B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. Ecology, 89, 2712-2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>

Merlet, F., Houard X. & Dupont P. (2012). Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia aurinia* (Rottemburg, 1775)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques. Office pour les insectes et leur environnement & Service du patrimoine naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 7 p.

Noss, R.F., O'Connell, M.A., & Murphy, D.D. (2000). The Science of Conservation Planning: Habitat Conservation under the Endangered Species Act. Journal of Wildlife Management, 64.

Peduzzi, P., Concato, J., Feinstein, A.R. & Holford, T.R. (1995). Importance of events per independent variable in proportional hazards regression analysis II. Accuracy and precision of regression estimates. Journal of Clinical Epidemiology, 48, 1503-1510.

- Pérez-Sánchez, A.J., Schibalski, A., Schröder, B., Klimek, S. & Dauber, J. (2020). Disentangling the effects of host resources, local, and landscape variables on the occurrence pattern of the dusky large blue butterfly (*Phengaris nausithous*) in upland grasslands. *Journal of Insect Conservation*, 24, 327-341. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00204-3>
- Pschera, J. & Warren, J.M. (2018). Microhabitat selection by ovipositing females and pre-diapause larvae of a Welsh population of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Insect Conservation*, 22, 571-579. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0086-4>
- Puissauve, R., Legros, B. & Dupont, P. (2015). Fiches d'information sur les espèces aquatiques protégées : Damier de la Succise, *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775). Service du patrimoine naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle & Onema. Paris. 4 p.
- Radchuk, V., WallisDeVries, M.F. & Schtickzelle, N. (2012). Spatially and Financially Explicit Population Viability Analysis of *Maculinea alcon* in The Netherlands. *PLOS One*, 7, e38684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038684>
- Rameau, J.C., Mansion D. & Dumé, G. (1989). Flore forestière française : guide écologique illustré. Institut pour le développement forestier, Paris. 1785 p.
- Rochat, E., Manel, S., Deschamps-Cottin, M., Widmer, I. & Joost, S. (2017). Persistence of butterfly populations in fragmented habitats along urban density gradients: motility helps. *Heredity*, 119, 328-338. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.40>
- Roger, L.H., Shreeve, T. & Van Dyck, H. (2003). Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102, 417-426. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0579.2003.12492.x>
- Ryelandt, J. (2015). Fiche technique d'aide à la gestion et à l'entretien des biotopes du damier de la succise *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775). Conservatoire botanique national de Franche-comté - Observatoire régional des invertébrés. Besançon. 8 p.
- Sevilleja, C.G., Van Swaay, C.A.M., Bourn, N., Collins, S., Settele, J., Warren, M.S., Wynhoff, I. & Roy, D.B. (2019). Butterfly Transect Counts: Manual to monitor butterflies. Report VS2019.016, Butterfly Conservation Europe & De Vlinderstichting/Dutch Butterfly Conservation. Wageningen. 15 p.
- Simon, A. (2007). Suivi des populations d'*Euphydryas aurinia* sur pelouses calcicoles. Rapport de stage M2, Conservatoire des Sites Naturels de Haute-Normandie, Université de Rouen.
- Smee, M., Smyth, W., Tunmore, M., French-Constant, R. & Hodgson, D. (2011). Butterflies on the brink: habitat requirements for declining populations of the marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) in SW England. *Journal of Insect Conservation*, 15, 153-163. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9334-y>
- Southwood, T.R.E. (1977). Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *The Journal of Animal Ecology*, 46, 336-365. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68, 571-573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Thomas, C.D. & Hanski, I. (1997). Butterfly Metapopulations. In I. Hanski & M.E Gilpin (Eds), *Metapopulation Biology* (pp. 359-386). Academic press
- Thomas, J.A. (2005). Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 360, 339-357. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1585>
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., et al. (2001). The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society*, 268, 1791-1796. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1693>
- Valtonen, A., Saarinen, K. & Jantunen, J. (2006). Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation*, 29, 133-148. <https://doi.org/10.32800/abc.2006.29.0133>
- Van Swaay, C.A.M. & Warren, M.S. (1999). Red Data book of European butterflies (Rhopalocera). Nature and Environment, 99, Council of Europe Publishing, Strasbourg.

- Vergeer, P., Rengelink, R., Copal, A. & Ouborg, N.J. (2003). The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology*, 91, 18-26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00736.x>
- Villemey, A. & Archaux, F. (2018). Quel est le rôle de la connectivité des habitats sur les papillons en contexte agricole ? *Sciences Eaux & Territoires*, 25, 72-77. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2018.25.14>
- Voirin, M. & Boucard, É. (2019). Actualisation de la cartographie de la végétation des milieux ouverts du site Natura 2000 de la Petite Montagne du Jura (FR4301334-FR4312013). Rapport final, Mosaïque environnement. 168 p. + annexes + atlas cartographique.
- Wahlberg, N., Klemetti, T. & Hanski, I. (2002). Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. *Ecography*, 25, 224-232. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250210.x>
- 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. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90615-7](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90615-7)
- Wenzel, M., Schmitt, T., Weitzel, M. & Seitz, A. (2006). The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. *Biological Conservation*, 128, 542–552. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.022>
- Wilkening, J., Pearson-Prestera, W., Mungi, N.A. & Bhattacharyya, S. (2019). Endangered species management and climate change: When habitat conservation becomes a moving target. *Wildlife Society Bulletin*, 43, 11-20. <https://doi.org/10.1002/wsb.944>

Déroulé du stage

Au cours de ce stage j'ai eu l'occasion de participer à différentes missions réalisées au quotidien par les agents Natura 2000. Cela m'a permis de découvrir la diversité de leurs activités aussi bien en termes de gestion, que d'animation.

J'ai notamment pris part à plusieurs suivis floristiques et faunistiques. Ainsi, j'ai pu participer à des recensement amphibiens, en période de reproduction (d'avril à juin), à des suivis chiroptères (acoustique et comptage à vue) (de juin à fin juillet). De plus, j'ai participé à des inventaires ornithologiques par points d'écoute et recensement exhaustif de sites. J'ai parfois aidé à la réalisation des inventaires de papillons de jour. Pour finir, j'ai aidé au comptage du glaïeul des marais (*Gladiolus palustris*) durant deux journées sur l'ENS du lac et marais de Viremont qui est la station la plus abondante de France. Chaque agent étant spécialisé dans un ou plusieurs groupes taxonomiques, cette organisation permet d'intervenir sur l'essentiel des habitats et des espèces du territoire.

J'ai également participé à des missions liées à la gestion des habitats. Une journée a été consacrée à l'élaboration d'un cahier des charges pour la réalisation d'un contrat Natura 2000 de réouverture d'une pelouse sèche. Cette action menée sur le terrain a eu pour but de définir les zones à réouvrir, et de délimiter le tracé des clôtures, en vue de mettre en place une gestion pastorale. J'ai assisté au suivi d'un chantier de réouverture d'une pelouse sèche, nous avons rencontré l'équipe technique du département afin de déterminer ensemble les arbres à couper. J'ai aussi pu participer à deux chantiers de réouverture de milieux naturels (marais et pelouses sèches). Pour finir, j'ai assisté à une réunion de chantier pour un projet de création d'un platelage sur l'Espace Naturel Sensible de Viremont. Lors de cette réunion différents acteurs impliqués dans le projet étaient présents, des agents Natura 2000, le chef de projet en bureau d'étude, les maîtres d'œuvre, des agents du département, des agents du syndicat des eaux...

J'ai également pu découvrir les actions de communication, formation et sensibilisation pour le grand public et les acteurs engagés sur le site Natura 2000. Cela, en participant à une journée de formation destinée aux agriculteurs, dans le cadre des Mesures Agro-Environnementales et Climatiques (MAEC), consacrée à la gestion des pelouses sèches. La journée combinait des apports théoriques en salle et des observations de terrain pour évaluer l'état des parcelles grâce à des critères phytosociologiques. J'ai contribué à la conception de supports pédagogiques à destination des écoles (cartes d'identité d'espèces, puzzles, activités de classement du vivant/non vivant). Ces outils ont ensuite servi aux interventions des agents Natura 2000 auprès

des enfants pour les sensibiliser à la biodiversité. Pour finir, j'ai assistée à une animation odonate menée par une agent Natura 2000 et une représentante de la fédération de chasse ainsi qu'à une animation sur les chouettes menées par un agent Natura 2000 et le Groupe Ornithologique du Jura.

Enfin, j'ai pris part à une réunion d'équipe, composée des agents Natura 2000 et de leur élu référent afin d'échanger et de faire un point sur l'avancement des projets en cours et à venir.

Table des annexes

Annexe 1	1
Annexe 2	1
Annexe 3	3

Annexes

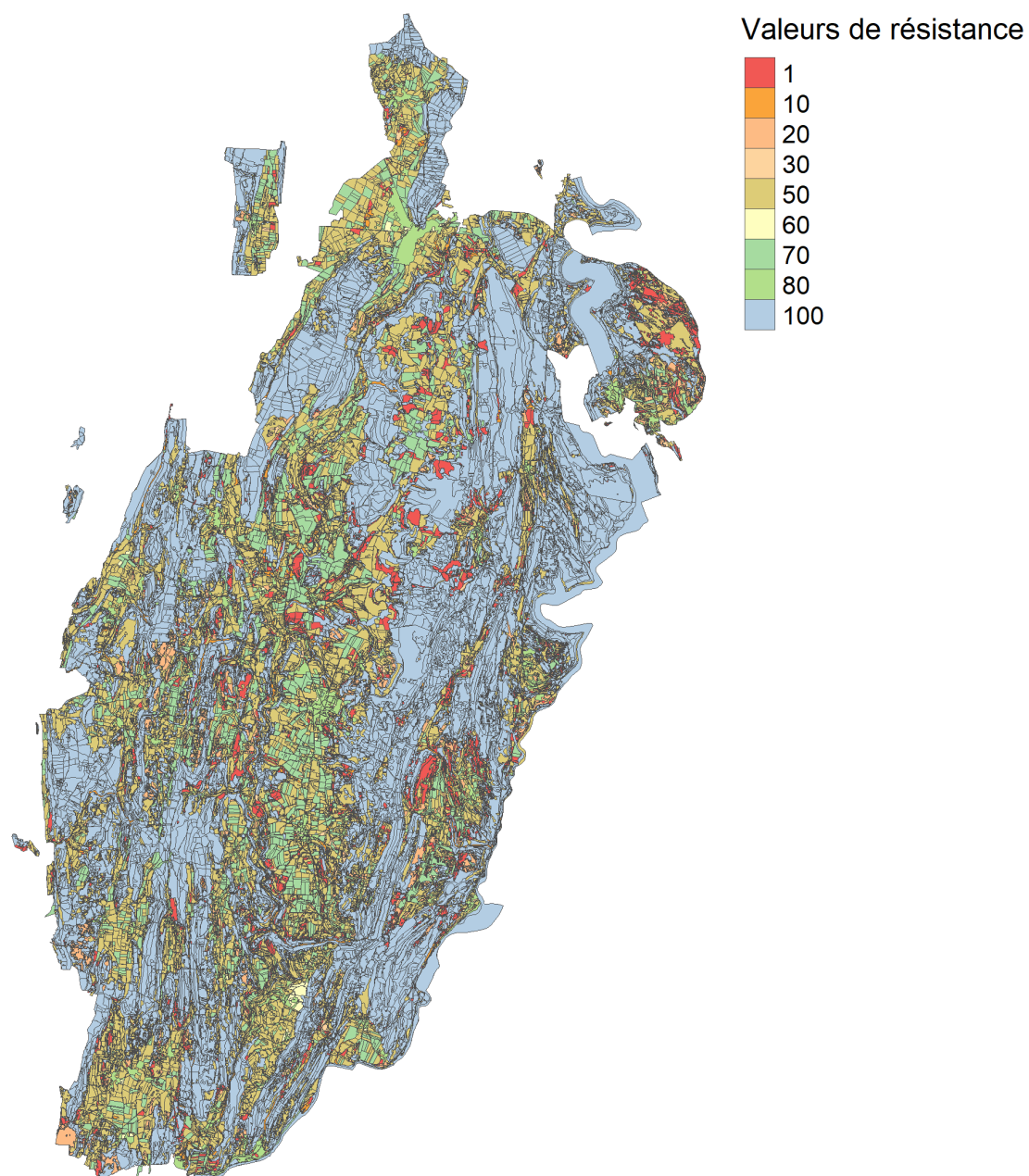
Annexe 1 : Liste des plantes indicatrices des deux types d'habitats favorables sélectionnés.

Plantes indicatrices	
Pelouses marneuses	Prairies humides/Mégaphorbiaies
<i>Blackstonia perfoliata</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>Orobanche gracilis</i>	<i>Mentha longifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>Lotus maritimus</i>	<i>Ranunculus polyanthemoides</i>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Genista tinctoria</i>	<i>Genista tinctoria</i>
<i>Hippocrepis comosa</i>	<i>Silaum silaus</i>
<i>Poterium sanguisorba</i>	<i>Carex hostiana</i>
<i>Cirsium acaulon</i>	<i>Carex flacca</i>
<i>Briza media</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Bromopsis erecta</i>	
<i>Carex flacca</i>	
<i>Linum catharticum</i>	
<i>Carlina vulgaris</i>	

Annexe 2 : Tableau regroupant les différents types d'habitats présents sur le site Natura 2000 « Petite Montagne du Jura », les numéros Corine Biotopes associés et la valeur de résistance associée à chacun d'eux.

Types d'habitats	Numéro Habitats Corine Biotopes	Résistance d'un pixel de 25 m
Habitats favorables	34.322B, 34.41, 34.42, 37.1, 37.311, 37.714, 37.72, 54.21, 54.23, 54.541	1
Haies et lisières	44, 44.12, 44.13, 44.22, 44.3, 44.315, 44.32, 44.332, 44.911, 44.9112, 44.92, 44.921, 84.1, 84.2, 84.3, 89.22, 89.24	10
Pelouses sèches et steppes	34.11, 34.114, 34.322, 34.3328, 34.35	20
Roselières et Laîches	53.11, 53.111, 53.13, 53.14, 53.143, 53.147, 53.15, 53.16, 53.21, 53.2121, 53.2122, 53.2141, 53.2142,	30

	53.2151, 53.216, 53.217, 53.3	
Habitats mixtes (zones rudérales, friches, fruticées, carrières...)	24.1, 24.12, 24.16, 24.224, 24.44, 31.81, 31.811, 31.8123, 31.82, 31.831, 31.86, 31.88, 37.21, 37.214, 37.24, 37.241, 37.242, 37.71, 38.1, 38.111, 38.112, 38.22, 86.41, 86.42, 87.1, 87.2	50
Vergers, parcs, jardins	83.1, 83.15, 85, 85.11, 85.12, 85.2, 85.3, 85.32	60
Cultures, prairies améliorées	81, 81.1, 82, 82.1, 83.21	70
Villes et villages	85.4, 86	80
Forêts, taillis, plantations, eaux douces	22.1, 22.13, 22.411, 22.42, 22.421, 22.422, 22.432, 22.441, 31.87, 31.8712, 31.872, 31.8C, 31.8D, 31.8E, 31.8F, 31.8G, 31.G, 41, 41.1, 41.13, 41.131, 41.133, 41.161, 41.24, 41.262, 41.271, 41.39, 41.4, 41.41, 41.45, 41.71, 41.711, 41.712, 41.B, 41.D, 61, 61.31, 61.312, 62, 62.15, 62.152, 62.3, 62.4, 62.41, 83.3, 83.31, 83.3111, 83.3112, 83.32, 83.321, 83.3211, 83.324, 83.325	100



Annexe 3 : Carte d'occupation du sol avec les différents habitats regroupés selon leur valeur de résistance associée, allant de 1 pour les habitats les plus favorables à 100 pour les habitats les moins favorables à la dispersion du Damier de la Succise.