

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

Band: 67 (1994)

Heft: 1-2

Artikel: La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des
pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois

Autor: Gonseth, Yves

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-402542>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 07.10.2024

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

La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois ¹

YVES GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

The diurnal butterflies (Lepidoptera Hesperioidea and Papilionoidea) of pastures, dry grasslands and meadows in the Jura mountains of Neuchâtel. - Results of the study of diurnal Lepidoptera (Lepidoptera Hesperioidea and Papilionoidea) of 68 pastures and 72 dry grasslands or meadows in the Jura mountains of Neuchâtel are presented. Analysis shows that the most important environmental variables that influence the composition, the richness and diversity of the butterfly fauna in the studied areas are: rich and diversified flora, altitude, structural diversity and farm management.

Keywords : Rhopalocera, Swiss Jura, pastures, meadows, dry grasslands, species composition

INTRODUCTION

Les Lépidoptères diurnes sont des insectes essentiellement héliophiles susceptibles de coloniser la plupart des milieux ouverts ou semi-ouverts. Primitivement confinés dans les forêts claires, dans les clairières naturelles et dans les pelouses impropres à la croissance des arbres (sol très superficiel ou très humide, altitude élevée), ils ont largement profité du déboisement progressif des forêts européennes, occasionné par les diverses activités humaines (agriculture, chauffage, construction), pour accroître leur aire de distribution et/ou augmenter le nombre et l'importance de leurs populations. Cette tendance a perduré jusqu'à l'aube du XX^{ème} siècle en tout cas puisque, comme le démontrent la plupart des «inventaires» régionaux établis en Suisse à la fin du siècle dernier (FAVRE, 1899; DE ROUGEMONT, 1904 notamment), les Lépidoptères diurnes constituaient à cette époque un élément faunique très représentatif de nos campagnes. Cette situation favorable s'est toutefois fortement dégradée au cours du XX^{ème} siècle avec les modifications drastiques des moyens de production agricole (mécanisation, apparition des engrais chimiques, des pesticides et des herbicides), l'abandon progressif des pratiques traditionnelles (prés à litière, communaux par exemple) et l'adoption durant la seconde guerre mondiale d'un plan de production agricole de crise (plan Wahlen), qui s'est notamment traduit par la mise en culture ouverte d'une surface très importante de prairies naturelles.

Le Jura neuchâtelois, qui n'a pas échappé à ces profondes mutations des pratiques culturelles, est caractérisé par une grande diversité topographique et mésoclimatique. Le type d'exploitation agricole du sol varie donc fortement d'une région à l'autre: le littoral, le fond du Val de Ruz et le fond du Val de Travers sont caractérisés par la prédominance de cultures ouvertes (fourragères, céréalières ou même viticoles), alors que les régions sises au-dessus de 800 m. sont caractérisées par la prédominance des pâturages permanents, des prairies de fauches montagnardes

¹ Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (FNRS No 3.269-0.85)

(*Polygono-Trisetion*) et des estivages (les champs d'orge, très répandus durant la seconde guerre mondiale, y ont pratiquement disparu). Si les cultures ouvertes représentent par essence des milieux hostiles aux Lépidoptères diurnes, le problème est plus complexe pour les herbages, leur intérêt potentiel étant tributaire de nombreux facteurs: type et quantité d'engrais épandus, charge en bétail (pour les pâturages et les estivages), nombre et période des fauches annuelles (pour les prairies). Les buts poursuivis dans ce travail étaient les suivants: détermination de la faune potentielle des herbages de la région; découverte et cartographie des sites de haute valeur lépidoptérologique (réservoirs de faune); mise en évidence des principales variables environnementales et anthropogènes influençant la distribution régionale des espèces et évaluation de leurs effets. Pour ce faire plus de 140 prairies, pâturages et estivages ont été étudiés. Cet article résume les principaux résultats obtenus et présente les mesures qui doivent être envisagées pour assurer la survie de la faune lépidoptérologique de la région.

METHODES

Les chiffres présentés dans le tab. 2 sont basés sur un comptage direct des individus observés dans les herbages retenus. Quatre passages ont été réalisés dans chacun d'eux entre les mois de mai et de septembre et ceci toujours par beau temps. Les individus rencontrés ont été comptés par le biais d'un itinéraire en zig zag (10 - 15 m d'espacement entre chaque ligne parallèle du parcours). Le temps passé dans chaque herbage à chaque passage a oscillé entre 40 et 180 minutes. Si les chiffres obtenus par cette méthode d'échantillonnage ne permettent pas d'évaluer l'effectif réel des populations présentes (une méthode de capture/recapture devrait être adoptée pour le faire), ils permettent toutefois une comparaison des différents milieux inventoriés.

Les variables environnementales suivantes ont été prises en compte :

- type de milieu: pâturage, estivage, prairie de fauche, pelouse sèche, prairie ou pâturage abandonné;

- localisation géographique, position topographique, exposition, pente moyenne, minimale et maximale (cette variable peut avoir une incidence non négligeable sur le type d'exploitation d'une surface, les machines agricoles classiques ne pouvant être utilisées dans des pentes excédant 18% sans risque de retournement; ce danger important limite l'utilisation d'épandeur d'engrais tractés sur des surfaces très pentues), surface étudiée et surface totale de la parcelle exploitée;

- surface effective de buissons isolés et de massifs boisés. Un indice exprimant la complexité de la structure spatiale de chaque milieu a été calculé en tenant compte des surfaces boisées, de la surface couverte par les roches apparentes et de la pente;

- en fin de saison, évaluation sur la base d'échantillons d'1 m² (en nombre variant en fonction de la surface inventoriée) du recouvrement et de la stratification de la végétation, de la proportion de roche apparente et, pour les pâturages ou les estivages, de la proportion de végétation résiduelle (végétation non consommée par le bétail); les catégories suivantes ont été retenues pour évaluer ces variables: recouvrement de la végétation, proportion de roches apparentes et proportion de végétation résiduelle : 0%, 1 - 10%, 11 - 25%, 26 - 50%, 51 - 75%, 76 - 90%, > 90%; pour la stratification de la végétation : 1 - 10 cm, 10 - 25 cm, 26 - 50 cm, 50 cm - 1 m, > 1 m; sur la base des résultats obtenus, un indice de complexité structurale de la végétation résiduelle a été calculé pour les pâturages et les estivages;

- type d'entretien ou d'exploitation; pour les pâturages et les estivages : charge en bétail, types et quantité d'engrais épandus. Ces renseignements ont été recueillis, dans la mesure du possible, auprès de l'exploitant de la surface étudiée. En cas de non réponse ils ont été rassemblés dans les comptes rendus des enquêtes effectuées entre 1979 et 1984 dans le canton par l'Office fédéral de l'agriculture (Cadastre alpestre suisse, 1988). En ce qui concerne la charge en bétail ², ces renseignements sont suffisamment fiables pour 31 pâturages ou estivages sur 68; en ce qui concerne le type et la quantité d'engrais épandus (fumier, lisier ou engrais chimiques), ces renseignements ne sont pas assez précis pour permettre une analyse comparative de nos résultats en fonction de cette variable.

En fonction de la surface inventoriée, un nombre variable de relevés phytosociologiques partiels (sans graminées ni cypéracées) de 1m², choisis au hasard, ont été effectués dans chaque milieu à chaque passage. Sur la base de ces relevés, un indice floristique, oscillant entre 1 et 6, a été déterminé pour chacun d'eux. Un indice de 6 signifie que le pourcentage de plantes caractéristiques de milieux amendés ou eutrophes est < 10; un indice de 1 signifie que ce pourcentage est > à 90; les classes intermédiaires étant les suivantes: 5: 76 à 90%; 4: 51 à 75%; 3: 26 à 50%; 2: 11 à 25%.

Les relevés fauniques effectués dans les pelouses, dans les prairies, dans les pâturages et dans les estivages ont été ordonnés par l'intermédiaire du programme TWINSpan, Two way indicators species analysis (HILL, 1979). Les résultats de ces analyses sont présentés à la fig. 1.

APPROCHE FAUNIQUE GLOBALE

87 espèces, 78% de la faune régionale (GONSETH, 1991), ont été répertoriées au moins une fois dans les 140 milieux retenus. Parmi ces 87 espèces, 15 sont menacées à l'échelle nationale et 25 sont menacées à l'échelle régionale (GONSETH, sous presse). Si les chiffres présentés sont uniquement fondés sur les observations faites grâce aux méthodes décrites au chapitre précédent, le nombre de sites prospectés est suffisant pour pouvoir affirmer que les résultats obtenus reflètent bien la faune potentielle actuelle des herbages de la région.

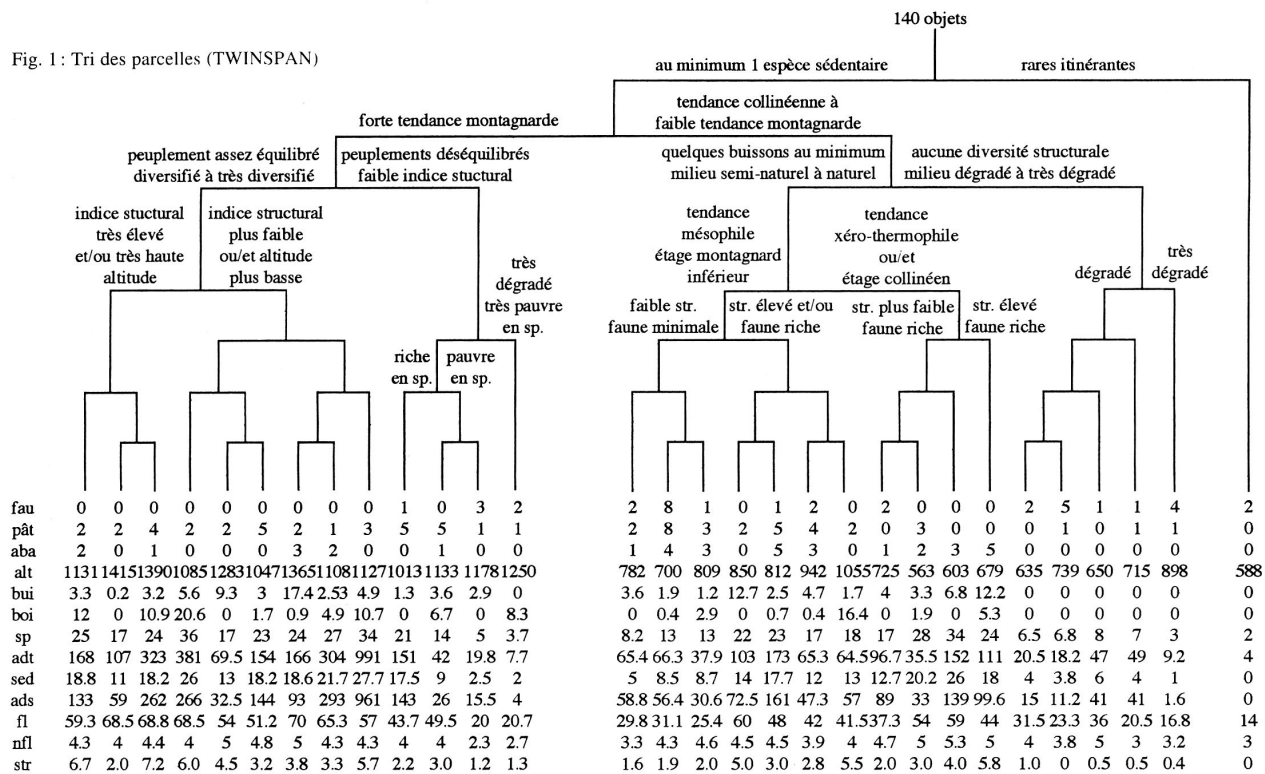
Sur la base des fréquences calculées pour chaque espèce, il est possible d'en isoler 22 qui forment ensemble le peuplement minimal ³ des herbages du Jura neuchâtelois (par ordre de fréquence décroissant): *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus*, *Pieris rapae*, *Pieris napi* et *Polyommatus icarus*, les plus fréquentes (FR > 60%) et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%), *Aglais urticae*, *Melanargia galathea*, *Aphantopus hyperanthus*, *Ochlodes venatus*, *Anthocharis cardamines*, *Spialia sertorius*, *Inachis io*, *Thymelicus sylvestris*, *Gonepteryx rhamni*, *Mesoacidalia aglaja*, *Cyaniris semiargus*, *Pieris brassicae*, *Lysandra coridon*, *Erebia medusa*, *Colias hyale*, *Lycaena hippothoe* et *Cynthia cardui*.

Ces résultats d'ensemble cachent certaines différences entre les types de milieux considérés. Une première distinction peut être faite entre milieux pâturés et milieux non pâturés (fauchés ou abandonnés).

² La charge en bétail est exprimée en UGBN, nombre d'UGB pour 100 jours de pâture; elle est évaluée à partir des équivalences suivantes : jument suitée : 2 UGB; vache : 1 UGB; génisse > 2 ans : 4/5 UGB; génisse de 1 à 2 ans : 3/5 UGB; veau : 1/3 UGB (voir Cadastre alpestre suisse 1988)

³ Cette notion est bien entendu théorique. Elle permet toutefois d'estimer si un herbage donné présente une faune nettement sous optimale (pauvreté plus grande) ou relativement diversifiée (plus grande richesse)

Fig. 1 : Tri des parcelles (TWINSpan)



fau: prairies de fauche; pât: pâturages; aba: prairies ou pâturages abandonnés ou partiellement exploités; alt: altitude; bui: recouvrement des buissons; boi: recouvrement des massifs boisés; sp: nombre d'espèces; adt: nombre d'individus; sed: nombre d'espèces peu mobiles; ads: nombre d'individus (espèces peu mobiles); fl: nombre de plantes à fleurs; nfl: note floristique; str: indice structural.

Pâturages et estivages

Sur la base des fréquences calculées des 83 espèces observées dans les pâturages ou dans les estivages, il est possible d'en isoler 29 qui forment ensemble leur peuplement minimal: aux 22 espèces susmentionnées s'ajoutent quelques compagnes régulières (FR > 30%), *Erebia ligea*, *Cupido minimus*, *Hesperia comma*, *Lasiommata maera*, *Erebia euryale* et *Colias alfacariensis*.

Les espèces suivantes ont été essentiellement observées dans ce type de milieu (FR > 70% du nombre total d'herbages où l'espèce était présente; espèces très rares non comprises): *Hesperia comma*, *Plebicula dorylas*, *Lasiommata maera*, *Erebia euryale*, *Colias alfacariensis*, *Clossiana euphrosyne*, *Mellicta parthenoides*, *Thymelicus lineolus* et *Aricia agestis*.

Prairies de fauche et pelouses abandonnées

Sur la base des fréquences calculées des 78 espèces observées dans les prairies de fauche ou dans les pelouses abandonnées, il est possible d'en isoler 18 qui forment ensemble leur peuplement minimal: *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus*, *Pieris rapae*, *Polyommatus icarus*, les plus fréquentes (FR > 60%) et leurs compagnes les plus régulières (FR > 30%) *Aglais urticae*, *Melanargia galathea*, *Aphantopus hyperanthus*, *Ochlodes venatus*, *Anthocharis cardamines*, *Inachis io*, *Thymelicus sylvestris*, *Gonepteryx rhamni*, *Pieris brassicae*, *Lysandra coridon*, *Colias hyale* et *Lycaena tityrus*.

Les espèces suivantes ont été essentiellement observées dans ce type de milieu (FR > 70% du nombre total de prairies où l'espèce était présente; espèces très rares non comprises): *Leptidea sinapis*, *Brintesia circe*, *Coenonympha arcania*, *Plebicula thersites* et *Erebia aethiops*.

Le tab. 1 apporte quelques renseignements complémentaires pour une classification un peu plus fine des différents milieux étudiés. Les chiffres proposés dans ce tableau ne représentent, compte tenu des méthodes d'échantillonnage qui ont été retenues, que des estimations semi-quantitatives comparatives qui ne sont pas assimilables à des évaluations réelles des effectifs des populations présentes. Leur

Tab.1: Moyennes de quelques variables par type d'exploitation.

NFL: indice floristique **ALT**: altitude **NSP**: nombre d'espèces de papillons **NSF**: nombre d'espèces de plantes **%GR**: pourcentage d'espèces exploitant des graminées **%LEG**: exploitant des légumineuses **N**: nombre de sites **IN/HA**: nombre d'individus par hectare **INS/HA**: idem pour les espèces peu mobiles

Type d'exploitation	NFL	ALT	NSP	NSF	IN/HA	INS/HA	%GR	%LEG	N
Pâturages et estivages	5 - 6	1027	24	52	83	74	38	30	15
	4	1022	17	48	74	64	45	23	43
	1 - 3	926	14	27	35	27	47	22	6
Prairies de fauche	5 - 6	735	18	42	147	135	43	27	8
	4	663	12	32	118	97	45	26	12
	1 - 3	910	4	16	16	12	62	21	15
Prairies et pelouses partiellement fauchées	5 - 6	762	21	47	224	194	42	27	8
	4	914	16	43	43	23	52	25	4
Pelouses abandonnées	5 - 6	870	24	47	207	181	39	36	19
	4	889	17	52	129	98	48	32	8

unique intérêt est l'isolement de certaines tendances générales. Ces premiers résultats appellent quelques commentaires.

A qualité floristique égale, la richesse faunique des différents milieux étudiés (exprimée en nombre d'espèces) est sensiblement la même pour les pâturages ou les estivages, les prairies partiellement fauchées et les pelouses abandonnées. Le cas des prairies de fauche est légèrement différent: leur peuplement moyen est non seulement régulièrement plus pauvre, mais la diminution du nombre d'espèces présentes, parallèle à l'appauvrissement de la flore, est plus forte. Ce fait est essentiellement imputable au type d'exploitation normal des prairies de fauche de la région: souvent amendées pour en améliorer le rendement, elles voient leur végétation croître rapidement ce qui permet un premier fauchage très précoce (mai en plaine, juin en montagne) et la réalisation d'une à deux coupes supplémentaires durant la saison selon l'altitude et les conditions climatiques (en montagne les prairies de fauche permettent rarement plus de deux coupes annuelles suivies d'une pâture de la repousse en automne). Ce type d'exploitation a deux incidences: banalisation de la flore (et ainsi disparition de nombreuses plantes-hôtes des chenilles) et impossibilité pour la plupart des espèces de papillons qui pourraient encore y vivre de boucler leur cycle complet entre deux fauches. Il est intéressant de constater à cet égard que les espèces monovoltines sont systématiquement absentes des prairies les plus banales (qui sont les plus fréquentes) et que, dans la majorité des cas, seules quelques espèces plurivoltines à cycle très court (3 à 4 générations annuelles) et quelques espèces extrêmement mobiles y ont été observées.

A qualité floristique égale, le nombre moyen d'individus observés par hectare est beaucoup plus faible dans les milieux pâturés que dans l'ensemble des autres types de milieu. L'apparente contradiction entre cette constatation et celle émise au paragraphe précédent s'explique toutefois aisément. La pâture, qui débute généralement en même temps voire même avant la première coupe des prairies, agit comme un «fauchage progressif». Son effet, s'il est insuffisant pour faire disparaître en une fois l'ensemble des pieds des différentes plantes présentes (ce qui peut permettre à certaines espèces de papillons à cycle «long» de se maintenir), est par contre suffisant pour en diminuer rapidement le nombre (ce qui entraîne une limitation du nombre d'individus pouvant parvenir à maturité). A ce premier effet se greffe bien entendu le piétinement du bétail susceptible de détruire de nombreuses chenilles et chrysalides puisque le développement larvaire et la nymphose de la plupart des espèces de papillons des milieux ouverts se passent au sein de la strate herbacée.

La baisse de la qualité floristique de chaque type de milieu est liée non seulement à une baisse de leur richesse faunique, mais aussi à une modification de la composition même de leurs peuplements, traduite par une augmentation de la proportion d'espèces qui exploitent des graminées (>> 40% du nombre d'espèces sédentaires ou peu mobiles) et par une baisse de la proportion de celles qui exploitent des légumineuses (<< 30% du nombre d'espèces sédentaires ou peu mobiles). Cette constatation reflète bien les effets de l'intensification des pratiques agricoles, et notamment de l'apport d'engrais, dans les herbages de la région - explosion des graminées, raréfaction de la plupart des autres espèces de plantes - effets d'autant plus marqué que cet apport est important.

TRI DES RELEVÉS (TWINSPAN)

Nous avons renoncé à énumérer les 140 sites étudiés dans la fig. 1 présentant les résultats de ces analyses. Cette énumération a été remplacée par les valeurs

LES LÉPIDOPTÈRES DIURNES DES PÂTURAGES, PELOUSES ET PRAIRIES

Tab. 2: caractéristiques des sites étudiés.

PARC: numéro de parcelle; **LOC**: nom du site; **ALT**: altitude; **EXPO**: exposition; **SRFET**: surface étudiée; **SRFTOT**: surface totale; **PEN**: pente moyenne; **PMX**: pente maximale; **RBU**: recouvrement des buissons; **RBO**: recouvrement des massifs boisés; **UGBN**: charge en bétail; **UTIL**: type d'exploitation; **FAUC**: fauche; **PATU**: pâture; **FAPA**: fauche partielle; **FPAT**: fauche et pâture; **PPAR**: pâture partielle; **nsp**: nombre d'espèces de papillons; **sed**: nb. d'espèces sédentaires; **NCO**: nb. d'espèces de plantes à fleurs; **NF**: note floristique; **adt**: nb. d'individus (toutes les espèces de papillons); **ads**: nombre d'individus (espèces sédentaires).

PARC	LOC	ALT	EXPO	SRFET	SRFTOT	PEN	PMX	RBU	RBO	UGBN	UTIL	nsp	adt	sed	ads	NCO	NF
17	Côte-aux-Fées	1000	SO/O	34470	175000	28	37	4.2	1.9		PATU	36	300	33	282	76	4
117	Locle	1225	SE	24500	175000	12	15	0	6.6	39.4	PATU	10	30	5	17	46	4
15	Côte-aux-Fées	1000	SE	17000	17000	85	120	4	10		SANS	33	227	27	207	42	5
226	Cernier	1300	S	20300	20300	55	85	5	29		FPAR	19	114	10	26	73	4
253	Chasseral	1405	SE	40000	620000	38	64	0	0	94.8	PATU	20	104	13	47	70	4
254	Chasseral	1425	NE	58750	620000	58		0.5	0	94.8	PATU	14	109	9	71	67	4
2	Tête de Ran	1370	SE	21275	685000	26		5.7	0	89.3	PATU	15	123	13	110	63	4
3	Tête de Ran	1380	E/SE	83050	685000	48	75	3	11	89.3	PATU	33	713	24	620	79	4
224	Fontaines	1360	S	33700	293000	44	47	1.1	2	40.1	PATU	17	115	12	58	60	5
252	Chasseral	1470	SE	1E+05	230625	45	50	0	9.3	15.5	PATU	28	333	19	225	72	4
1	Tête de Ran	1370	SE	15375	15375	44	47	6.2	32		SANS	26	330	23	298	70	5
62	Brévine	1085	SE	59875	143000	15	32	8.1	27		PATU	34	396	24	266	72	4
63	Brévine	1085	SE	75850	166000	32		3.1	14		PATU	37	365	28	265	65	4
225	Fontaines	1335	S	20000	65000	38	43	3	0	10.1	PATU	16	95	12	37	54	5
416	Enges	1230	S	8850	10000	14	17	16	0		PATU	18	44	14	28	54	5
58	Bayards	1040	S	57050	210600	13	19	2.2	1.5		PATU	25	171	20	162	56	5
59	Bayards	1055	S	31600	31600	13	15	7.2	2.3	5.9	PATU	29	219	24	206	58	5
60	Bayards	1060	S	1E+05	108600	12	25	0.6	0		PATU	24	227	20	213	47	5
61	Bayards	1055	S	41775	205825	8	25	1.5	4.6		PATU	14	82	10	73	49	4
447	Bayards	1025	SE-SO	11425		18	28	3.4	0		PATU	22	72	17	65	46	5
219	Montalchez	1405	S/SE	47614	525000	26	35	1.7	4.6	80	PATU	25	182	17	122	74	5
220	Montalchez	1360	S/SO	20125	23000	19	21	11	0	4.2	PATU	19	96	15	43	57	5
218	Montalchez	1375	SE	14850	14850	15	23	27	0		SANS	33	225	25	139	78	5
221	Montalchez	1345	S/SO	13675	6500	25		13	0	0.7	PPAR	26	184	21	86	80	5
222	Montalchez	1340	SE	3800	3800	20		35	0		SANS	19	142	15	77	62	5
35	Cachot	1055	SE	17175	100000	37	45	2.5	0		PATU	30	192	23	178	57	4
55	Boveresse	1140	PLAT	41575	205000	0	0			31	SANS	28	502	24	491	71	5
57	Boveresse	1130		31875	156000				9.8	20.6	SANS	23	218	18	210	68	4
27	Couvét	1125	S/SE	27400	90800	41	52	7.7	13	8.7	PATU	40	1583	32	1532	69	4
28	Couvét	1115	SE	13175	154000	42	46	5.6	19	27.2	PATU	33	308	28	287	56	4
30	Couvét	1140	S/SE	23400	90800	40	53	1.5	0	8.7	PATU	30	1081	23	1063	46	5
420	Côte-aux-Fées	965	N/NO	18450	217000	24	39	0.2	0	35.8	PATU	25	113	19	97	54	4
11	Côte-aux-Fées	1010	SE	17275	94000	35	47	0	0	18	PATU	13	79	10	71	47	4
144	Côte-aux-Fées	1030	SE	16125	157000	37	37	3.9	0	22.9	PATU	22	78	19	75	23	3
13	Côte-aux-Fées	1005	NESO	8825	323000	5	29	0	0	48.7	PATU	18	82	14	76	46	4
14	Côte-aux-Fées	1060	SE/NO	9650	15000	44	44	3.7	0	2.4	PATU	26	251	23	238	52	4
10	Côte-aux-Fées	1010	S/SE	6500	6500	47	47	0	0		FPAR	24	304	20	298	40	5
229	Brévine	1150	N/NO	28000	28000	14	18	0.4	2		PATU	11	30	5	14	42	4
408	Chaumont	1145	PLAT	12709		0	0	3.7	19		PATU	15	29	12	19	69	4
412	Chaumont	1130	SE	3016		13		0	0		PATU	9	10	8	9	22	4
442	Bayards	945	N	11300		41	52	5.8	0		PATU	13	33	10	28	51	4
230	Brévine	1130	N/NO	15250		4	8	2.3	20		PATU	15	60	8	46	48	4
227	Fontaines	1300	SE	3100	3100	32	40	9.4	0		SANS	18	90	11	40	65	4
245	Cernier	1155	N/NO	28000	294000	27		12	0	59.3	PATU	6	11	2	5	41	4
33	Cachot	1050	PLAT	13200		0	0	0	0		FAUC	5	21	3	18	6	1
244	Montalchez	1340	PLAT	4800		0	0	0	0		FAUC	7	19	3	11	20	3
434	Rochefort	1165	PLAT	6500		0	0	0	0		FAUC	2	28	2	28	13	1
119	Locle	1240	SE	22125	161000	17	20	0	25	29.5	PATU	5	11	3	5	28	4
121	Locle	1260	PLAT	31375	31375	0	0	0	0		FAUC	4	7	2	3	23	3
123	Chaux-de-Fonds	1250	PLAT	30150		0	0	0	0		FAUC	2	5	1	4	11	1
211	Coffrane	770	N	5100	7950	44	48	3.8	0		PATU	14	33	7	21	29	3
339	Valangin	735	N	4800		29	29	0	0		PATU	9	55	6	46	34	4
335	Boudevilliers	800	PLAT	4300	13200	0	0	0	0		FAUC	4	45	3	44	9	2
465	Boudevilliers	785	PLAT	500	500	0	0	0	0		FAUC	4	137	3	134		
370	Lignièrès	820	SE/E	1425	1425	20	20	14	0		SANS	10	57	6	49	47	4
7	Valangin	685	E/NE	18257		32	55	0	0		PATU	12	172	10	168	43	4
53	Engollon	695	S/SE	3425	60000	29	38	0.2	0	18.1	PATU	10	57	7	52	26	4
98	Vaumarcus	590	O/SO	15000	15000	55	60	0	0		PATU	11	54	4	36	35	4
99	Vaumarcus	580	S/SE	4000	20000	33	47	3	1.7		PATU	14	72	9	64	48	4
310	Enges	790	SO	2275		25	27	0	0		PATU	7	20	5	18	20	3
313	Enges	790	SE	2400	2400	27	33	0	0		PATU	9	51	8	50	12	5
336	Boudevilliers	750	E/SE	20150		17	35	0	0		FPAT	18	129	12	103	60	4

439	Travers	810	S/SE	9375		23	30				PATU	13	100	8	91	24	4
451	Travers	740	S/SE	7025		26	37	0	0	13.4	PATU	12	46	10	38	33	4
94	Vaumarcus	550	SSE	1950		27	35	0	0		FAUC	10	73	7	63	26	3
97	Vaumarcus	520	SO	2100	2100	26	26	0	0		FAUC	16	54	7	33	32	4
102	Vaumarcus	560	S/SO	3125	3125	41	45	0	5		FAUC	12	68	5	55	25	4
290	Gorgier	510	O/SO	4360	4360	32	41	0	0		FAUC	9	28	4	18	31	4
314	Enges	790	SE	1000		19	27	0	0		FPAR	13	83	11	81	20	5
319	Montmollin	715	S/SE	2823	2823	45	48	2.8	0		FAUC	19	121	12	110	34	6
384	Hauts-Geneveys	945	PLAT	1690		0	0	0	0		FAUC	17	37	12	28	26	4
295	Gorgier	500	E/NE	2439	2439	36	90	0	0		FPAR	10	31	9	28	33	5
429	Brot Dessous	920	S	330	330	30	65	31	0		SANS	18	41	13	31	24	5
437	Travers	760	S/SE	900	900	39	45	0	0		SANS	16	65	10	46	30	4
440	Travers	795	S	520	520	28	28	0	0		SANS	10	23	7	15	40	5
51	Engollon	710	O	9950	60000	15	15	0	0	18.1	PATU	10	22	7	16	12	3
85	Chaux-de-Fonds	1014	PLAT	15650	47000	3	7	2.8	17	9.3	PATU	16	43	9	27	44	3
255	Brenets	760	S/SO	3485	3485	55	75	1	0	1	PATU	15	34	10	21	38	4
324	Montmollin	840	PLAT	1590	1590	0	0	0	0		FAUC	8	15	5	11	24	5
316	Enges	805	SE	218	218	23		4.2	0		SANS	14	44	12	42	16	6
317	Montmollin	720	S	960	960	30	30	0.7	0		SANS	17	73	12	67	31	5
328	Montmollin	815	S/SE	420	2000	46	46	0	3		FPAR	8	34	6	30	13	6
174	Travers	730	SE	2400		25	35	8.2	0		SANS	22	91	13	63	77	4
184	Locle	970	S/SE	4600		60	80	17	0		SANS	22	115	15	82	43	5
182	Buttes	830	E	12000	36000	53	55	0.3	0	5.6	PATU	24	156	19	140	51	5
279	Couvvet	830	SE	10250	52000	46	54	0	0	9.6	PATU	23	193	19	181	54	4
418	Côte-aux-Fées	980	S/SE	9125	331000	41	50	2.4	0	60	PATU	22	107	14	91	54	4
419	Côte-aux-Fées	970	S/SE	2600	331000	58	58	1.5	0	60	PATU	18	67	14	60	33	4
426	St-Sulpice	800	N	19100	19100	55	76	1.7	2		PATU	12	75	10	73	39	4
5	Valangin	675	E	2700		40		0	0		FAUC	12	253	11	252	34	4
4	Valangin	675	E	4190	4190	37	53	14	0		SANS	21	232	17	223	53	5
65	Noirigue	800	S/SE	5500	5500	30	35	3.4	0		FAUC	25	226	18	212	57	5
68	Brot Dessous	825	S/SO	7050	7050	45	50	0	5.7		SANS	29	188	24	169	47	5
69	Brot Dessous	790	S/SE	10925	10925	44	45	0	0		FPAR	37	270	29	249	53	5
172	Couvvet	755	S/SE	3925	3925	37	40	3.7	0		FAUC	26	141	20	120	53	5
82	Chaux-de-Fonds	1015	S/SE	21000	105000	19	19	6.4	3.8		PATU	22	120	15	58	65	4
120	Locle	1240	SE/NO	15325	171000	17	20	3.9	0	30.4	PATU	12	21	7	8	32	3
246	Chézard	1125	N/NO	9175	102000	45	50	0	0	21.1	PATU	11	23	6	16	37	4
424	St-Sulpice	795	NE	1925	3100	43		21	0		PATU	10	32	9	31	38	4
78	Buttes	790	PLAT	7700	7700	0	0	0	0		FAUC	22	106	19	96	44	4
404	Chaumont	1110	S/SE	6280	6280	20	22	0	0		FPAR	18	61	12	53	41	4
75	Buttes	790	PLAT	17000	17000	5	85	3.3	0		SANS	28	144	19	96	67	4
423	St-Sulpice	810	N/NO	4575	4575	32	50	2.8	0		FPAR	18	56	15	45	33	4
425	St-Sulpice	800	N	2150	2150	52		4.9	0		SANS	8	25	6	23	18	4
74	St-Sulpice	865	N/NE	25000		66	45	1.4	17		PATU	19	106	14	97	43	4
415	Enges	1245	S/O/E	10950	28325	8	21	2	16		PATU	16	23	12	17	40	4
23	Landeron	600	SE	3950	3950	17	17	0	0	0.1	FAUC	15	39	12	35	23	4
302	Landeron	770	SE	30000	46250	20	32	0	0	2.1	FPAT	22	127	15	115	52	5
315	Enges	805	SE	883	883	50		12	0		SANS	14	124	11	117	37	5
18	Landeron	505	O/S	27475	54500	33	52	3.7	0		PATU	38	434	26	397	49	5
19	Landeron	665	SE	47500	47500	25	32	2.7	9.5		PATU	35	676	25	654	48	5
20	Landeron	605	S	26200	26200	25		10	0		PATU	26	274	21	246	74	5
187	Colombier	480	PLAT	15778		0	55	0	0		SANS	20	284	13	257	40	5
1014	St-Blaise	560	SE	3500	7500	25		0	0		FAUC	21	108	16	102	59	5
21	Landeron	610	S/SE	8175	8175	20	28	9.8	0		SANS	35	150	26	136	60	5
22	Landeron	610	SE	12000	12000	26	30	3.8	0		FPAR	40	229	32	216	78	5
146	Landeron	590	SE	2800	2800	20					SANS	26	77	20	65	40	6
67	Noirigue	815	S/SO	6350	6350	43	45	0.7	0		SANS	31	164	25	153	47	5
355	Dombresson	785	S	555	555	42	42	18	4.3		SANS	13	33	10	21	47	4
1005	Cornaux	500	SE	3800	3800	46		7	7		FAUC	18	69	13	63		5
1008	St-Blaise	440	SE	7100		45		21	0		SANS	27	171	19	154	37	6
1057	Fretereules	855	SE	12900	12900	20		15	15		SANS	29	116	23	107		5
287	Gorgier	525	SE	1020	1020	10	12	0	0		FAUC	8	20	4	10	39	4
306	Cressier	745	SE	8820	10000	12		0	0		FAUC	5	21	4	20	24	4
411	Chaumont	1125	SE/E	5875		13		0	0		PATU	4	8	4	8	19	4
54	Engollon	690	PLAT	10800	10800	0	0	0	0		FAUC	7	15	4	6	14	3
125	Colombier	435	PLAT	34000	52250	0	0	0	0		FPAR	8	22	3	10	26	4
288	Gorgier	525	NO	1779	1779	45	45	0	0		FPAR	8	30	5	22	29	5
353	Dombresson	760	S	14000	14000	16	16	0	0		FAUC	9	22	5	16	19	3
360	Enges	900	PLAT	1040	1040	5	11	0	0		FAUC	5	12	2	5	33	4
26	Landeron	650	SE	10500	15000	23		0	0		FAUC	8	47	6	41	36	5
340	Valangin	735	N	6950		32	32	0	0		PATU	9	84	6	77	26	4
50	Engollon	695	PLAT	14250	14250	0	0	0	0		FAUC	5	14	2	5	15	2
413	Chaumont	1140	SE	6486		14	22	0	0		PATU	4	4	1	1	22	4
84	Chaux-de-Fonds	1020	PLAT	12425	105000	3	6	0	0	8.6	FAPA	3	4	2	3	25	3
126	Boudry	434	PLAT	10000		0	0	0	0		FAUC	3	28	0	0	15	4
354	Dombresson	745	S	19095	19095	16	27	0	0		FAUC	3	8	1	3	13	3
414	Chaumont	1150	PLAT	3780	3780	3	7	0	0		FAUC	2	2	1	1	9	2
143	Boudry	435	PLAT	1600	1600	0	0	0	0		FAUC	2	9	0	0	17	3
48	Engollon	740	PLAT	2275	2275	0	0	0	0		FAUC	2	4	0	0	14	3

moyennes de certaines variables susceptibles d'expliquer les regroupements réalisés, soit, par ordre d'apparition : nombre de sites (par catégorie), altitude, nombres totaux d'espèces et d'individus recensés, nombres d'espèces et d'individus recensés (espèces peu mobiles), nombre de plantes à fleurs observées, indice floristique moyen et indice de complexité de la structure spatiale du milieu. Cette analyse a été effectuée deux fois: en tenant compte de toutes les espèces (non figurée) puis en éliminant les espèces les plus mobiles (*Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Pieris rapae*, *Vanessa atalanta*; fig. 1).

La variable environnementale qui ressort le plus nettement de ces analyses est l'altitude: pour les pâturages ou les estivages comme pour les prairies fauchées ou abandonnées, la plupart des milieux situés à plus de 1000 m. d'altitude se différencient nettement de ceux situés à une altitude inférieure. Si la présence, le long de l'Arc jurassien, d'espèces strictement ou essentiellement collinéennes (*Coenonympha arcania*, *Fixsenia pruni*, *Hipparchia fagi*, *Iphiclides podalirius*, *Quercusia quercus*, *Satyrrium acaciae*...) à côté d'espèces strictement montagnardes (*Erebia euryale*, *Erebia meolans*, *Lasiommata petropolitana*, *Pieris bryoniae*...) est une évidence, il est toutefois intéressant de constater que, dans le Jura neuchâtelois, le statut de certaines espèces, connues pour leur large amplitude altitudinale, semble s'être modifié depuis le début du siècle. En effet, des espèces comme *Hesperia comma*, *Lycaena virgaureae*, *Plebicula dorylas* ou *Pyrgus alveus*, signalées aussi bien en plaine qu'en montagne par DE ROUGEMONT (1904), sont aujourd'hui essentiellement confinées à des milieux ouverts de moyenne et haute altitude. Leur présence dans un relevé donné accuse donc son caractère «montagnard». Cette tendance, nette pour les cas qui viennent d'être mentionnés, est aussi sensible pour d'autres espèces: *Mellicta athalia*, qui se rencontre aussi bien en plaine qu'en montagne (mais extrêmement rarement dans des milieux identiques à ceux de *M. parthenoides*; elles s'excluent d'après LSPN, 1987), est, selon nos observations, la seule espèce du genre sur le littoral neuchâtelois; *Limenitis camilla* s'observe aujourd'hui le plus souvent dans ou aux abords immédiats de la chênaie pubescente (GONSETH, 1993); *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Inachis io* et *Vanessa atalanta*, espèces très mobiles susceptibles de se reproduire à peu près partout, sont particulièrement abondantes à moyenne et haute altitude, à certaines périodes de l'année du moins, comme nous l'avons déjà souligné (GONSETH, 1992a).

L'étude de l'arbre dichotomique de la fig. 1 permet de tirer certains enseignements complémentaire.

De manière générale, la complexité de cet arbre, indice de différences fines entre les peuplements des milieux étudiés, est imputable aux observations irrégulières ou même très ponctuelles de nombreuses espèces qui sont ainsi devenues autant d'espèces différentielles. Si une telle constatation peut être le fruit d'un problème d'échantillonnage (il est certain que 4 passages annuels ne permettent pas d'affirmer que les relevés effectués dans chaque milieu sont exhaustifs), l'ampleur du phénomène est telle, qu'elle traduit, à notre sens, le morcellement important de leur aire de distribution régionale et le caractère aléatoire de la répartition de leurs populations. Si pour des espèces très rares et/ou dont les exigences écologiques sont très particulières (*Lasiommata petropolitana*, *Maculinea nausithous*, *M. rebeli* par exemple), ce fait peut être considéré comme normal, il n'en va pas de même pour des espèces plus «plastiques», telles *Aricia agestis*, *Brenthis ino* (présente aussi bien dans les Mégaphorbiées que dans certaines pelouses sèches dans le Jura), *Coenonympha glycerion*, *Eurodryas aurinia*, *Lysandra coridon*, *Maculinea arion*, *Melitaea diamina*, *Mellicta parthenoides* ou *M. athalia*, *Plebicula dorylas*, *Satyrrium*

spini... qui, comme nous l'avons personnellement constaté dans le Jura français (Vallée de la Loue; région de Rémoray), peuvent être observées dans les mêmes milieux ou dans des milieux adjacents. Deux causes complémentaires sont vraisemblablement à l'origine de cette distribution particulière des espèces: les milieux encore favorables aux papillons diurnes, même les plus riches, sont trop petits ou/et subissent une trop forte pression pour permettre le maintien de l'ensemble des espèces qui pourraient théoriquement y vivre; ces mêmes milieux sont trop isolés (éclatement généralisé des macrostructures paysagères favorables aux papillons diurnes en petits éléments dispersés) pour permettre l'échange régulier d'espèces entre leurs peuplements respectifs.

A qualité égale, il n'existe pas, d'après cette seule analyse, de différences très nettes entre les peuplements des différents types de milieux retenus; en d'autres termes, certains pâturages gras peuvent présenter des peuplements assez similaires à ceux de certaines prairies de fauche intensives; certains pâturages maigres extensifs peuvent présenter des peuplements assez similaires à ceux de certaines prairies sèches. Soulignons toutefois que 84% des prairies de fauches étudiées (31 sur 37), qu'elles soient collinéennes ou montagnardes, présentent des peuplements lépidoptérologiques nettement sous optimaux (nombre moyen d'espèces sédentaires < 10) et qu'à l'inverse, 77% des herbages abandonnés (28 sur 35), présentent des peuplements lépidoptérologiques plus diversifiés (nombre moyen d'espèces sédentaires >> 10).

Quel que soit l'étage altitudinal considéré, les herbages profondément dégradés se dissocient rapidement de l'ensemble des autres milieux; les prairies artificielles, les prairies grasses et les pâturages gras collinéens et de moyenne montagne sont généralement caractérisés par l'absence de toute diversité structurale (pente faible, absence de buissons, de massifs boisés, de roches affleurantes) et par une flore très pauvre en espèces; leurs peuplements lépidoptérologiques ne recèlent au mieux que quelques espèces sédentaires dont les exigences écologiques sont très faibles. L'ensemble des herbages dégradés à tendance montagnarde sont rassemblés dans un groupe de relevés dont les composantes indiquent un profond déséquilibre des peuplements: forte dominance d'espèces exploitant des graminées, rareté extrême ou absence totale d'espèces exploitant des légumineuses ou d'autres familles de plantes.

Quel que soit l'étage altitudinal considéré, la complexité de la structure spatiale des milieux étudiés joue un rôle non négligeable dans la composition de leurs peuplements lépidoptérologiques, certaines espèces étant visiblement liées, dans le Jura neuchâtelois du moins, à certains éléments structuraux: *Erebia meolans*, forte pente et roche affleurante; *Parnassius apollo*, roche affleurante; *Erebia ligea*, *E. euryale*, massifs boisés; *Iphiclides podalirius*, *Satyrium spini*, buissons par exemple. Soulignons toutefois que composition et richesse d'un peuplement ne sont pas synonymes, des milieux homogènes de qualité pouvant abriter un grand nombre d'espèces.

CORRELATIONS

Afin de compléter les résultats obtenus par ces premières analyses, nous avons effectué, pour les pâturages et les estivages d'une part et pour les prairies et les pelouses sèches d'autre part, certains calculs de corrélation entre diverses variables environnementales et les nombres d'espèces et d'individus observés (tab. 3).

Tab. 3 : corrélations entre variables environnementales et nombre d'espèces et d'individus observés.
N : nombre d'échantillons ; **R2** : coefficient de corrélation.

VARIABLES COMPAREES	N	R2	%	RESULTAT
Pâturages et estivages				
nb. espèces papillons / nb. espèces plantes	65	0.476	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons (peu mobiles) / nb. espèces plantes	65	0.427	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus) / nb. espèces plantes	65	0.435	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus, sp. peu mobiles) / nb. espèces plantes	65	0.335	< 1	très significatif
nb. espèces de plantes / surface étudiée	65	0.319	< 5	significatif
nb. espèces papillons / surface étudiée	65	0.247	< 5	significatif
nb. espèces papillons peu mobiles / surface étudiée	65	0.190	> 5	non significatif
ln(nb. individus) / surface étudiée	65	0.258	< 5	significatif
ln(nb. individus, sp. peu mobiles) / surface étudiée	65	0.195	> 5	non significatif
nb. espèces papillons / diversité végétation résiduelle	64	0.331	< 1	très significatif
ln(nb. individus) / diversité végétation résiduelle	64	0.336	< 1	très significatif
(nb. individus, sp. peu mobiles) / diversité vég. résiduelle	64	0.282	< 5	significatif
charge par hectare / surface étudiée	31	0.216	> 5	non significatif
charge par hectare / surface totale	31	0.159	> 5	non significatif
charge par hectare / nb. espèces papillons	31	0.413	< 5	significatif
charge par hectare / ln(nb. individus)	31	0.542	< 1	très significatif
charge par hectare / ln(nb. individus, sp. peu mobiles)	31	0.475	< 1	très significatif
Prairies de fauche, abandonnées et pelouses sèches				
nb. espèces papillons / nb. espèces plantes	72	0.616	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons peu mobiles / nb. espèces plantes	72	0.559	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus) / nb. espèces de plantes	72	0.539	< 0.1	hautement significatif
ln(nb. individus, espèces peu mobiles) / nb. sp. plantes	72	0.424	< 0.1	hautement significatif
nb. espèces papillons / surface étudiée	72	0.022	> 5	non significatif
ln(nb. individus) / surface étudiée	72	0.008	> 5	non significatif

Pour les prairies de fauche, les prairies abandonnées et les pelouses sèches, le lien entre la qualité et la richesse de la flore et la diversité des peuplements lépidoptérologique est évident. Les prairies grasses et artificielles, dont la flore est très pauvre quelque soit l'altitude considérée, n'abritent qu'un très faible nombre d'espèces de papillons: à basse altitude, *Colias hyale*, *Pieris rapae* et *Polyommatus icarus* parfois associées à quelques itinérantes telles *Aglais urticae*, *Issoria lathonia*, *Lycaena phlaeas*, *Pieris brassicae*, *P. napi* qui exploitent, avant la fauche, les rares plantes nectarifères qui s'y trouvent (GONSETH, 1992b); en montagne, *Erebia medusa* et *Polyommatus icarus* associées à ces mêmes itinérantes (*Issoria lathonia* et *Lycaena phlaeas* y sont toutefois plus rares). Les prairies de l'Arrhenaterion, subissant 2 coupes annuelles au maximum, qui présentent une flore un peu plus diversifiée, peuvent abriter, en plaine comme en montagne, certaines espèces complémentaires: *Cyaniris semiargus*, *Lycaena tityrus*, *Maniola jurtina*, *Coenonympha pamphilus* associées, dans le meilleur des cas (pelouses tendant vers le *Mesobromion*) à *Melanargia galathea* et *Lycaena hippothoe*. Dans tous ces types de prairies, il suffit d'un fauchage retardé (août) pour assister à l'explosion des populations de deux espèces dont les chenilles se nourrissent de graminées: *Aphantopus hyperanthus* et *Maniola jurtina* (cf. tab.2, parcelle 465); ces deux espèces sont donc aussi très abondantes dans les prairies abandonnées depuis plusieurs années quelque

soit la qualité de leur flore. La majorité des espèces de papillons sont évidemment confinées dans les lambeaux de pelouses sèches, abandonnées ou fauchées, qui subsistent encore dans la région. Toutefois, un fauchage de prairies maigres ou mésotrophes effectué précocement (mai, juin), peut avoir des conséquences dramatiques sur leurs peuplements lépidoptérologiques: la plupart des espèces qui pourraient théoriquement y vivre sont en effet éliminées ou ne peuvent subsister qu'en population dont les effectifs sont très faibles (parcelles 288, 290, 319 par exemple; voir aussi GONSETH, 1992a).

Pour les pâturages et les estivages le lien existant entre la qualité et la richesse de la flore (exprimée en nombre d'espèces) et la diversité des peuplements lépidoptérologiques est aussi nette que pour les prairies et les pelouses. Un fait pondère toutefois cette constatation puisque ces mêmes variables sont aussi corrélées à la surface étudiée. Richesse floristique, diversité faunique et surface ne sont donc pas, du moins apparemment, des variables indépendantes. Si la relation existant entre diversité spécifique et surface est une notion bien connue en écologie (voir BLONDEL, 1979 notamment), il ne faut pas en tirer ici de conclusions trop hâtives. En effet, cette relation n'est valable que si les milieux comparés sont identiques (à qualité égale un milieu de grande surface est plus riche en espèce qu'un milieu de surface plus petite). Or, dans ce cas précis, l'identité entre les pâturages et les estivages étudiés n'est que conceptuelle (liée à leur mode d'exploitation) et ne recouvre en fait aucune réalité biologique: certains présentent une grande diversité structurale, d'autres sont très homogènes; certains sont exploités très intensivement, d'autres extensivement; certains sont amendés sur toute leur surface, d'autres partiellement ou pas du tout... La raison de cette relation doit donc être trouvée ailleurs. Elle est, à notre sens, liée à notre méthode d'échantillonnage: les pâturages permanents de moyenne altitude ne présentent pratiquement aucune diversité structurale (pas de haie, ni de massifs boisés ou de roche affleurante, pente faible à moyenne) et sont généralement très intensivement exploités. Comme les résultats fauniques obtenus dans ce type de milieu plafonnent rapidement, il n'est pas indispensable d'en étudier une très grande surface pour obtenir une idée objective de la composition de leurs peuplements lépidoptérologiques. Dans notre échantillonnage les surfaces de pâturages permanents retenues sont ainsi systématiquement faibles. A l'inverse, les estivages montagnards présentent généralement une forte diversité structurale (présence de massifs boisés, de buissons, de roche affleurante, alternance de zones de forte et de faible pente). Il est ainsi indispensable d'en étudier une grande surface pour obtenir une vision objective de leurs peuplements lépidoptérologiques. Dans notre échantillonnage les surfaces d'estivages retenues sont ainsi systématiquement grandes. Toutefois, la microdistribution des espèces dans de tels milieux n'étant pas homogènes (les zones de pentes faibles, engraisées naturellement ou chimiquement et fortement broutées n'abritent souvent pas plus d'espèces que les pâturages permanents), la surface réellement colonisée par les papillons est donc plus faible que celle qui a été étudiée et retenue dans ces calculs. En conclusion, la relation surface/diversité faunique et floristique qui émanent du traitement de nos résultats est sans doute surestimée, ce qui ne nous permet pas de retenir la surface comme variable explicative importante des différences existant entre les peuplements des milieux étudiés.

Pour les pâturages et les estivages, il existe une corrélation très significative entre l'indice de complexité de leur végétation résiduelle (diversité cumulée du recouvrement et de la stratification de la végétation restant sur pied en fin de saison après le passage du bétail) et la diversité de leurs peuplements lépidoptérolo-

giques. Cette variable est intéressante car elle exprime la pression réelle du bétail sur la surface étudiée. Toutefois, un indice élevé de cette variable peut exprimer deux choses très différentes: la pression du bétail est faible, l'exploitation du milieu est donc extensive (ce qui est favorable aux papillons diurnes en général); la nature du fourrage est telle (très forte proportion de dactyle par exemple), que le bétail refuse de le brouter (ce qui n'est favorable qu'à quelques espèces seulement, telles *Aphantopus hyperanthus* ou *Maniola jurtina* par exemple). En outre, comme nous avons pu le constater dans la parcelle 447, une forte charge en bétail (exprimée par un très faible indice de végétation résiduelle) peut être compatible avec le maintien d'un peuplement lépidoptérologique très intéressant si certaines conditions sont remplies: premier passage du bétail assez tardif (début juillet) et pas d'engraisement chimique.

La charge en bétail a, d'après nos résultats, une influence significative sur la richesse (exprimée en nombre d'espèces) des peuplements des milieux étudiés et une influence très significative sur le nombre d'individus présents. Le fait qu'aucune corrélation n'existe entre cette variable et les surfaces étudiée et totale des pâturages et estivages retenus exprime parfaitement la forte variabilité d'exploitation des herbages de la région et le manque de «règles» ou de «coutumes» en la matière. Soulignons que la charge en bétail, telle que nous l'avons estimée, exprime une valeur moyenne relative à la surface totale du milieu. Elle occulte donc complètement les variations ponctuelles de la pression du bétail en fonction des irrégularités du terrain par exemple (pression plus forte dans les zones de faible pente que dans les zones de forte pente), variations qui influencent beaucoup, comme nous l'avons déjà souligné, la micro distribution des papillons dans les milieux étudiés. La charge de 1.0 à 1.5 UGBN/ha qui, d'après nos calculs, est encore compatible avec une bonne diversité faunique des peuplements lépidoptérologiques des estivages et pâturages de la région (voir figs 2 et 3) ne correspond donc pas exactement à la charge effective des surfaces qui abritent réellement les papillons; en effet sur de telles surfaces la charge réelle doit être encore plus faible.

RECAPITULATION ET DISCUSSION

Un certain nombre de variables environnementales ou anthropogènes influencent, d'après nos résultats, la composition ou la diversité des peuplements lépidoptérologiques des herbages du Jura neuchâtelois. La hiérarchisation suivante de ces variables peut être faite.

Altitude: cette variable n'influence en rien la «valeur» ou la diversité des peuplements décrits; elle joue par contre un rôle important dans leur composition faunique respective.

Type d'exploitation: quelque soit le type de milieu concerné, les herbages abandonnés de basse ou moyenne qualité floristique abritent une faune lépidoptérologique plus diversifiée que ceux qui sont encore exploités; l'abandon soudain d'une surface se traduit rapidement par l'explosion des populations de certaines espèces.

Fauchage: la multiplication des fauchages ou un fauchage très précoce des herbages, quelque soit la qualité de leur flore, se traduit par une baisse sensible de leur richesse et de leur diversité fauniques. A qualité égale, les milieux partiellement fauchés sont plus riches que les milieux intégralement fauchés.

Pâturage: la pâture d'un herbage influence fortement le nombre d'individus présents; sous certaines conditions, cette variable ne se traduit toutefois pas par une

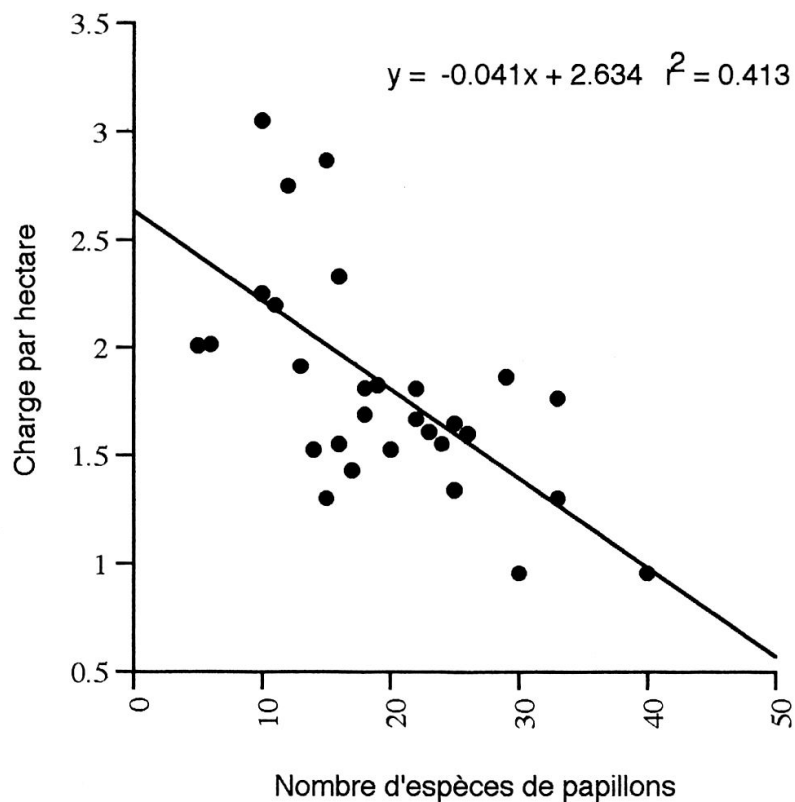


Fig. 2: Relation charge en bétail / richesse des peuplements lépidoptériques des pâturages étudiés.

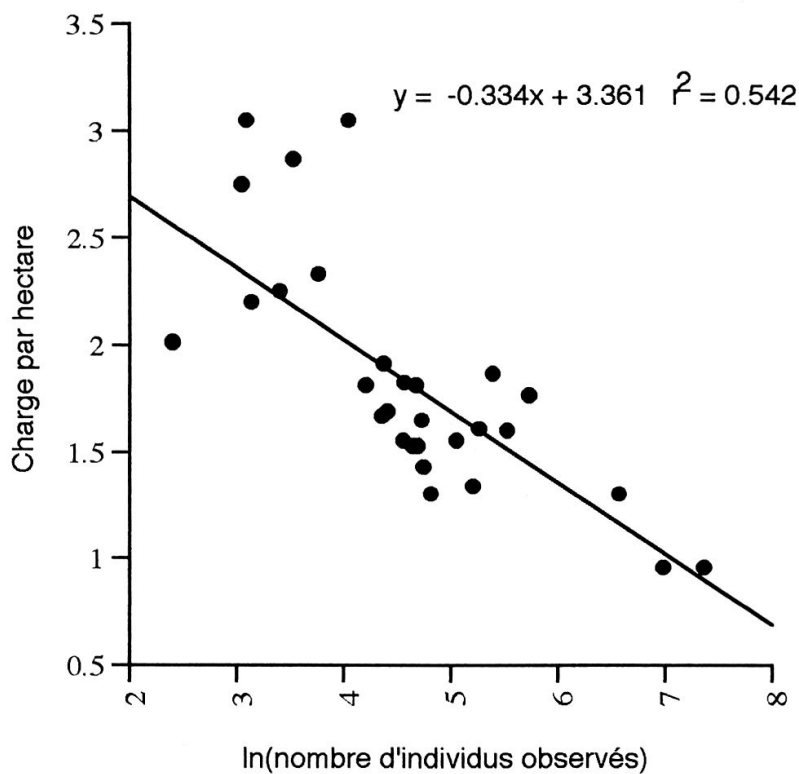


Fig. 3: Relation charge en bétail / nombre pondéré de papillons observés dans les pâturages étudiés.

baisse sensible du nombre d'espèces recensées; la charge en bétail a par contre une influence et sur la richesse faunique d'un herbage et sur le nombre d'individus qu'il abrite; la charge en bétail est une variable liée à la diversité structurale du milieu et l'indice de diversité de la végétation résiduelle exprime la variation ponctuelle de cette charge moyenne en fonction, par exemple, des irrégularités du terrain; un pâturage à faible indice de diversité de végétation résiduelle peut toutefois, s'il est pâturé tardivement et non engraisé, abriter une faune lépidoptérologique très intéressante.

Qualité de la flore: la qualité de la flore est généralement liée à la qualité globale des peuplements lépidoptérologiques des herbages de la région; toutefois, si un herbage de basse qualité floristique n'a aucune chance d'abriter une faune lépidoptérologique intéressante, un herbage de haute qualité floristique n'abrite pas forcément un peuplement lépidoptérologique diversifié, la présence de ce dernier dépendant de son mode d'exploitation.

Complexité de la structure spatiale du milieu: à qualité égale un milieu à haute complexité structurale est plus riche en espèces et en individus qu'un milieu homogène; un milieu homogène peut toutefois, sous certaines conditions, abriter un peuplement lépidoptérologique extrêmement intéressant.

Variable géographique: la question qui se pose est de savoir si l'existence d'une «variable géographique», exprimant un problème d'échantillonnage, n'influence pas nos observations de façon prépondérante. S'il est vrai que, pour des raisons pratiques évidentes, des milieux géographiquement proches ont été étudiés simultanément, les arguments suivants nous permettent d'affirmer que cette variable, si elle existe bel et bien, ne remet pas en causes nos principales conclusions:

- l'ensemble des calculs de corrélations qui ont été effectués ne s'attachent pas à la composition spécifique des peuplements (qui varie en effet spatialement), mais à des valeurs semi-quantitatives plus neutres (nombres d'espèces et d'individus, charge moyenne, complexité du milieu...)

- les parcelles 58, 59 et 447 appartiennent bien à la même unité géographique, mais les observations y ont été faites à deux ans d'intervalle et à des périodes de l'année sensiblement différentes. Leurs affinités fauniques n'expriment donc pas un travers d'échantillonnage mais une affinité objective imputable à d'autres variables (voir plus bas);

- l'ensemble des parcelles sises à plus de 1000 m. d'altitude dans la région de Chaumont sont rassemblées avec celles étudiées sur le littoral neuchâtelois. Ce regroupement n'est cependant pas imputable à un problème d'échantillonnage, mais plutôt à leur proximité et à leurs contacts étroits (par le biais de trouées forestières par exemple; voir GONSETH, 1993) avec les milieux les plus intéressants de la garide jurassienne (étage collinéen). Leurs peuplements lépidoptérologiques présentent ainsi certaines caractéristiques qui ne se retrouvent généralement pas dans ceux des herbages d'altitude similaire mais situés ailleurs dans le canton;

- enfin, si les règles générales d'exploitation de l'ensemble des herbages de la région sont assez homogènes, leur application peut varier localement et ceci sans doute autant pour des raisons pratiques (climatiques par exemple), qu'humaines (conformité sociale, coutumes ou expériences locales). La date et la durée de la première période de fauche des prairies varient fortement d'une région à l'autre en fonction des conditions climatiques: le cas le plus extrême que nous ayons constaté concerne l'ensemble des prairies de la vallée de la Brévine, dont le fauchage quasi simultané bouleverse fondamentalement, en quelques jours seulement, les conditions de vie des papillons de l'ensemble de la région. Une proportion importante des pâtu-

rages des Bayards appartenait, il y a quelques années encore, à une seule et même entité: le «communal des Bayards»; cette situation, assez rare dans le canton, était d'autant plus favorable aux Lépidoptères diurnes (les relevés faits dans les parcelles 58, 59, 60 et 447 l'attestent encore) que les surfaces concernées n'étaient pas amendées, ne subissaient qu'un entretien minimal (forte densité de buissons) et étaient parcourues en un seul bloc par le bétail; elle s'est toutefois radicalement modifiée peu avant la réalisation de nos observations avec le partage du communal en unités plus petites, chacune louée à un exploitant différent; l'amendement systématique de certaines surfaces (engrais chimiques; canon à lisier) et l'arrachage massif des buissons ont alors débuté (parcelles 58, 60, 61) et des différences entre la faune lépidoptérologique de ces parcelles sont déjà sensibles (appauvrissement très net de la parcelle 61 par exemple); il est ainsi à craindre que, si rien n'est entrepris rapidement, le caractère particulier des peuplements lépidoptérologiques de cette commune, primitivement dû à une pratique locale originale, ne disparaisse totalement.

Une variable assurément importante n'a pas pu être traitée de manière satisfaisante dans ce travail: la nature et/ou la quantité moyenne des engrais chimiques ou naturels épandus compatibles avec la survie de nombreux papillons diurnes (l'influence grossière de cette variable est toutefois exprimée par la qualité de la flore présente). Les remarques suivantes peuvent cependant être faites.

Tous les pâturages et les estivages dans lesquels nous sommes sûrs que des engrais azotés ont été épandus se sont révélés très pauvres en espèces et en individus, du moins dans les parties qui avaient été visiblement traitées; les engrais azotés doivent donc être absolument proscrits de milieux dans lesquels il est prévu de maintenir une faune lépidoptérologique même minimale.

Les pâturages et les estivages qui recèlent des surfaces non engraisées abritent, pour la plupart, une faune riche et diversifiée. Notons à ce sujet que les recommandations de l'Office fédéral de l'agriculture concernant l'épandage d'engrais sont claires: proscription de tout engraissement des herbages sur sol superficiel et aride ou très humide.

Certaines constatations faites sur le terrain, confirmées et complétées par les discussions que nous avons eues avec certains exploitants intéressés par nos travaux, méritent d'être soulignées. Le but initial de l'épandage d'engrais sur un pâturage est d'en augmenter la qualité fourragère en favorisant les légumineuses (dont certaines sont exploitées par les lépidoptères diurnes) et les graminées «tendres». Si l'épandage d'engrais chimiques se traduit bien, dans une première phase, par l'augmentation sensible de la proportion relative de ces plantes, il se traduit à terme (épandages répétés dans le temps et/ou excessifs), par une baisse de la proportion des légumineuses et par une augmentation très nette de la densité de graminées «dures» tel que le dactyle (*Dactylus glomerata*). Or cette plante, en conditions normales, est dédaignée par le bétail quand elle est mûre en raison de l'épaisseur et de la rigidité de sa tige (le dactyle est souvent la plante dominante des touffes de végétation résiduelle (refus) des pâturages engraisés). Ce fait a une incidence très néfaste sur le devenir de l'herbage concerné: en effet, dans la plupart des cas, plutôt que de sursoir à tout nouvel épandage d'engrais⁴, l'exploitant tend à parcelliser son pâturage (barrières électriques mobiles) pour obliger le bétail à consommer ce fourrage de basse qualité. La spirale ainsi engagée, en augmentant encore la pression sur le milieu, est bien entendu extrêmement défavorable aux Lépidoptères diurnes.

⁴ Il n'est d'ailleurs pas sûr qu'à ce niveau de dégradation, l'abandon de l'épandage d'engrais se traduise rapidement par une amélioration sensible de sa flore.

CONCLUSIONS

Les milieux ouverts exploités extensivement représentent assurément les milieux de prédilection de la majorité des espèces «prairiales» de Lépidoptères diurnes. Si l'intensification généralisée des pratiques agricoles ont touché de plein fouet ce groupe d'insectes, leurs effets sur les différentes espèces sont loin d'être homogènes. Les observations que nous avons faites dans la région (observations générales basées sur 10 ans de terrain, dont 6 très intensives), nous permettent de tirer les conclusions suivantes.

Un certain nombre d'espèces ne semblent pas avoir souffert fortement de cette évolution; il s'agit d'espèces plurivoltines, susceptibles de coloniser l'ensemble des herbages de la région, qu'ils soient artificiels (prairies à *Trifolium* et *Lolium*) ou plus naturels (prairies grasses, pâturages gras), et/ou les cultures ouvertes; 6 espèces sont concernées: *Colias hyale*, *Papilio machaon*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Pieris rapae*, *Polyommatus icarus*.

Quelques espèces sont, dans la plupart des cas, exclues des prairies artificielles et des cultures, mais peuvent être observées dans la majorité des herbages naturels pâturés et/ou fauchés; de manière générale toutefois le nombre d'individus de leurs populations respectives diminue avec l'augmentation de la pression sur le milieu; les espèces concernées peuvent être bivoltines ou monovoltines et les plantes-hôtes de leurs chenilles sont des graminées; 8 espèces sont concernées: *Aphantopus hyperanthus*, *Coenonympha pamphilus*, *Erebia medusa* (plutôt en altitude, rare dans les pâturages), *Lasiommata maera* (la présence de roche apparente, un mur de pierre suffit, est toutefois indispensable), *Lasiommata megera* (colonise volontiers les terrains vagues, les friches), *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus*, *Thymelicus sylvestris*.

Ces deux groupes d'espèces ne sont pas menacés dans le canton.

Quelques espèces, fréquentes dans les pelouses maigres, peuvent encore être observées dans des prairies fleuries subissant un léger engraissement et au maximum 2 coupes annuelles (*Arrhenaterion*; prairies à marguerites et rhinanthes); de manière générale, ces espèces supportent assez mal la pâture et ne s'observent ainsi en nombre que dans les pâturages extensifs; 7 espèces sont concernées: *Cyaniris semiargus*, *Erynnis tages*, *Lycaena tityrus*, *Lycaena hippothoe*, *Lysandra bellargus*, *Melanargia galathea*, *Mesoacidalia aglaja*. Encore relativement communes dans la région, ces espèces sont toutefois «sur la corde raide»: une légère intensification des pratiques agricoles dans les herbages qu'elles colonisent se traduirait par une forte diminution du nombre de leurs populations.

La majorité des autres espèces prairiales observées dans le canton ont fortement souffert de l'intensification des pratiques culturales et doivent ainsi être considérées comme menacées. Ces espèces, qui ne colonisent que des herbages extensifs, peuvent être réparties en deux catégories:

- certaines d'entre elles ont des exigences écologiques compatibles avec la colonisation de milieux extrêmes (sol très superficiel, falaises rocheuses, éboulis) et/ou indépendants du domaine agricole (clairières naturelles par exemple); compte tenu de la grande diversité topographique du canton, ces espèces pourraient sans doute se maintenir en quelques populations isolées si les herbages extensivement exploités qui les abritent encore devaient encore se raréfier; une trentaine d'espèces sont concernées tels *Brintesia circe*, *Callophrys rubi*, *Erebia meolans*, *Hipparchia fagi*, *Hipparchia alcyone*, *Iphiclides podalirius*, *Lasiommata petropolitana*, *Lysandra coridon*, *Maculinea arion*, *Parnassius apollo*.

- les espèces dont les exigences écologiques ne sont compatibles qu'avec les conditions régnant dans les pelouses maigres mésophiles à sol profond sont sans nul doute les plus fortement menacées. Sans considérer celles que nous n'avons pas retrouvées dans le canton (voir GONSETH, 1991), c'est parmi ces espèces que se trouvent celles qui ont subi le plus net recul dans la région; 14 espèces sont particulièrement concernées: *Agrodiaetus damon*, *Clossiana dia*, *Fabriciana niobe*, *Glaucopsyche alexis*, *Melitaea cinxia*, *Plebejus argus*, *Pyrgus alveus*, toutes au bord de l'extinction, *Arícia agestis*, *Coenonympha glycerion*, *Lycaena virgaureae*, *Melitaea diamina* (colonise aussi certaines prairies humides), *Mellicta parthenoides*, *Plebicula thersites* et *Pyrgus malvae*.

Face à un tel constat, il est intéressant de comparer certaines recommandations faites aux agriculteurs (Cadastre de la production agricole) à leurs effets sur les peuplement de Lépidoptères diurnes.

Apports réguliers d'engrais sur les surfaces qui s'y prêtent	Cette règle, dans son application actuelle, a des effets extrêmement destructeurs : banalisation de la flore; augmentation de la fréquence des fauchages
Proscription de l'amendement des surfaces très arides et très humides	Cette recommandation, si elle était rigoureusement appliquée, serait très bénéfique pour la faune (et la flore)
Parcellisation des surfaces pâturées pour obliger le bétail à consommer le fourrage de basse qualité	Cette recommandation, qui est de plus en plus appliquée, est très néfaste pour la faune puisqu'elle augmente significativement la pression sur le milieu concerné
Arrachage systématique des buissons	Cette recommandation, appliquée à la lettre, diminue la diversité structurale du milieu et entraîne un appauvrissement de la faune; des excès peuvent en outre être constatés chaque année avec l'arrachage de surface importantes de haies et de grands bosquets et la destructuration de nombreuses lisières forestières
Elimination systématique des «mauvaises plantes» (<i>Cirsium</i> , <i>Carduus</i> , <i>Gentiana lutea</i> ..)	Cette recommandation, si elle n'a pas à elle seule d'effets importants sur les peuplements de papillons diurnes, diminue toutefois l'offre en plantes nectarifères du milieu; elle implique en outre l'emploi croissant d'herbicides dont les effets à long terme sont mal connus
Abandon des surfaces les moins productives	Ponctuellement et à court terme cette pratique a des effets bénéfiques sur la faune; elle a toutefois un effet pervers immédiat (augmentation de la pression sur les autres surfaces) et un effet négatif à long terme (avance de la forêt et diminution implicite de la surface prairiale utile aux papillons diurnes)

Notre propos n'est bien évidemment pas de condamner en bloc l'ensemble des pratiques agricoles actuelles. Nous sommes en effet conscients que la production de nourriture répondant aux besoins croissants de la population n'est pas envisageable sans impact sur les milieux naturels. Nous tenons toutefois à souligner que si la richesse globale de la faune lépidoptérologique du canton ne s'est pas beaucoup modifiée depuis le début du siècle, le nombre total des populations des espèces qu'il abrite encore s'est quant à lui fortement amoindri. Si rien n'est entrepris rapidement pour enrayer ce phénomène, ce ne sont pas moins des deux tiers de la faune de la région qui risquent de disparaître. Les solutions suivantes devraient être adoptées pour diminuer ce risque.

Mise sous protection ou négociation de contrats d'exploitation précis des dernières pelouses maigres mésophiles de la région. Ces pelouses ne doivent faire l'objet d'aucun amendement, qu'il soit naturel ou chimique, ne doivent subir qu'un fauchage annuel tardif, au plus tôt à la mi-juillet, et, si leur surface est suffisante, effectué par parcelles en rotation triennale.

Mise sous protection ou négociation de contrats d'exploitation précis des dernières pelouses sèches de la région (garide). Ces pelouses ne doivent faire l'objet d'aucun amendement; leur fauchage annuel n'est pas nécessaire (un fauchage tous les trois à cinq ans est sans doute suffisant); s'il est effectué, il doit répondre aux mêmes exigences que celui des pelouses mésophiles. Les buissons, qui représentent les éléments structuraux caractéristiques de ces milieux, ne doivent pas être abattus; un contrôle de leur avance dans les pelouses doit toutefois être effectué: arrachage d'une partie seulement des jeunes pousses. Si ces pelouses sont pâturées, une charge maximale d'1 UGB par hectare pour 100 jours de pâture ne doit pas être dépassée; plus le début de la pâture sera retardé, meilleur sera le résultat.

Pour les pâturages et les estivages l'accent des mesures prises doit être mis sur les surfaces peu productives (sol aride et superficiel ou très humide), ou/et de forte pente (> 50%) ou/et qui présentent encore aujourd'hui une faune exceptionnelle. Ces surfaces ne doivent ni être totalement abandonnées, ni être trop chargées (une charge de 1 à 1,5 UGB par hectare pour 100 jours de pâture serait idéale, mais une charge plus forte est envisageable si la pâture débute au mois de juillet); elles ne devraient subir aucun amendement et leur couvert arbustif ne devrait pas subir d'attaque massive; un contrôle de l'avance des buissons peut toutefois être recommandé; enfin, l'arrachage ou l'élimination chimique des cirses, des chardons et autres gentianes jaunes doit être proscrit. L'application rigoureuse de ses mesures pourrait déboucher sur un redécoupage des actuelles parcelles d'exploitation, tenant compte de la nature du sol et de la topographie, afin de préserver au mieux celles qui sont le plus intéressantes pour la faune mais qui sont aussi celles dont le rendement agricole est par nature le plus faible.

Les boisements compensatoires ont entraîné la disparition de nombreuses pelouses maigres mésophiles ou de pelouses sèches de la région; il est impératif de renoncer aujourd'hui à de telles pratiques dans celles qui existent encore; compte tenu de la surface actuellement couverte par la forêt dans le canton, une solution simple pourrait être trouvée si de telles surfaces compensatoires étaient réellement attribuées au cadastre forestier, sans toutefois être systématiquement reboisées; leur entretien adéquat, ménageant la restructuration des lisières et assurant une zone tampon avec les cultures adjacentes favoriserait la faune prairiale au même titre que la faune forestière (source de nourriture, refuge potentiel, lieu de parade ...).

L'ensemble de ces propositions doit être considéré dans le contexte de l'article 31 b (compensations écologiques) de la nouvelle ordonnance fédérale sur l'agri-

culture, dont les buts avoués sont le maintien ou la restauration de la diversité naturelle des milieux agricoles. En résumé, tout agriculteur qui appliquerait avec succès les recommandations qui viennent d'être développées pourrait bénéficier d'un soutien financier de la Confédération. Or, de tels subsides compenseraient assurément la «perte de rendement» des surfaces concernées puisque, si l'on se tient au choix que nous proposons, la plupart d'entre elles sont par essence assez peu productives.

Nous ajouterons pour terminer, et cela n'est pas le moindre des paradoxes, qu'une première étape vers une protection efficace de la faune lépidoptérologique de la région serait franchie, si de telles recommandations étaient dès aujourd'hui rigoureusement appliquées dans l'ensemble des réserves naturelles et des biotopes protégés de la région.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le Prof. W. MATTHEY, le Dr. W. GEIGER et J.-P. HAENNI qui ont relu et proposé certaines corrections judicieuses à ce manuscrit.

RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats obtenus lors de l'étude de la faune de Lépidoptères diurnes (Lepidoptera Hesperioidea et Papilionoidea) de 68 pâturages ou estivages et 72 pelouses sèches ou prairies de fauche du Jura neuchâtelois. Les analyses effectuées démontrent que les variables environnementales les plus importantes qui influencent la composition, la richesse et la diversité des peuplements lépidoptérologiques des milieux étudiés sont leur richesse floristique, leur altitude, leur diversité structurale et leur type d'exploitation.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J., 1979. *Biogéographie et Ecologie*. Masson, Paris, 173 pp.
- FAVRE, E. 1899. *Macrolépidoptères du Valais et des régions limitrophes*. Schaffhouse, 318 pp.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères (Lepidoptera) du Jura neuchâtelois, un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 114: 31-41.
- GONSETH, Y., 1992 a. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 65 : 413-430.
- GONSETH, Y., 1992 b. Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental. *Nota Lepid.* 15 : 106-122.
- GONSETH, Y., 1993. Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 66: 283-302.
- GONSETH, Y. sous presse. Liste rouge des Lépidoptères diurnes de Suisse. In: P. DUELLI (ed.): Rote Liste der gefährdeten Tierarten der Schweiz.
- HILL, M.O., (1979). *TWINSPAN - A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University Ithaca, N.Y., 90 pp.
- LSPN, 1987. *Les Papillons de jour et leurs biotopes*. Bâle, 512 pp.
- ROUGEMONT, F. DE, 1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Neuchâtel, 366 pp.

(reçu le 29 septembre 1993; accepté le 2 novembre 1993)