

Modéliser l'habitat d'espèces cibles permet de mieux identifier les actions à prendre pour les protéger. Les papillons n'y font pas exception. Historiquement, l'habitat a surtout été caractérisé via une approche structurale visant à identifier les biotopes fréquentés par l'espèce, indépendamment des variations dans ces biotopes et de ce qui se trouve aux alentours. C'est une approche facile, mais qu'en est-il de son efficacité ? Arrive-t-elle à correctement identifier l'habitat des papillons ? Existerait-il une alternative ? Serait-il possible d'appliquer les mêmes raisonnements à la connectivité ?



Cuivré de la bistorte (*Lycaena helle*) © Paul Cools

CARACTÉRISATION DE L'HABITAT ET DE LA CONNECTIVITÉ : DE L'APPROCHE STRUCTURELLE À L'APPROCHE FONCTIONNELLE

ILLUSTRATION AVEC LES PAPILLONS DE JOUR

L'IMPORTANCE DE L'HABITAT

Le concept d'habitat est fondamental en écologie et en conservation/restauration de la biodiversité. En effet, il représente la zone où une population d'une espèce vit et peut prospérer. Plus l'habitat est étendu et connecté, moins il y a de risques d'extinc-

tion pour la population de l'espèce (Griffen & Drake, 2008). Il est donc primordial de connaître la répartition des zones d'habitat d'espèces cibles dans le paysage afin d'établir des directives de conservation adaptées et efficaces.

Pour cela, il faut tout d'abord déterminer quel est l'habitat d'une espèce particulière, ce qui n'est pas une tâche si aisée pour de nombreuses espèces. 2 grandes approches peuvent être utilisées avec leurs avantages et inconvénients propres : l'approche structurale et l'approche fonctionnelle. Les mises à l'épreuve de ces approches étant souvent focalisées sur les papillons de jour, nous utiliserons ces espèces comme exemples ici.

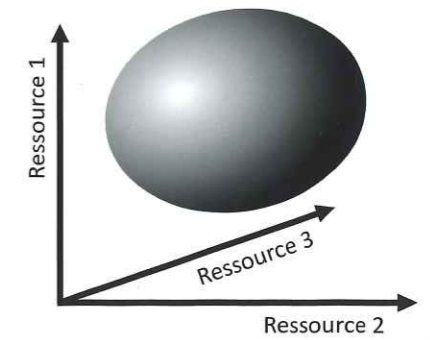
L'HABITAT STRUCTUREL

L'approche structurale, la première apparue, se base sur l'association de l'habitat de l'espèce avec le(s) biotope(s) qu'elle fréquente. Un biotope est un ensemble d'éléments caractérisé par des conditions abiotiques (température, climat, sol...) relativement homogènes avec une flore et une faune particulière. Cette vision simplifiée a d'ailleurs amené à une confusion entre le concept de biotope et celui d'habitat : un biotope est un milieu particulier, tel que des pelouses calcaires, une lande sèche ou une forêt alluviale, tandis que l'habitat est défini en référence à une espèce particulière. Avec cette approche structurale de la définition de l'habitat, des espèces spécialistes ont un habitat recouvrant un seul ou un petit nombre de biotopes : l'habitat du nacré de la bistorte (*Boloria eunomia*) et du cuivré de la bistorte (*Lycaena helle*) comprend les prairies humides et tourbières. Des espèces généralistes ont comme habitat une collection de biotopes différents : la petite tortue (*Aglais urticae*) se retrouve, entre autres, aussi bien en prairie mésophile qu'en forêt, dans les bocages ou les parcs urbains (van Swaay, Warren & Loï, 2006).

L'approche structurale de l'habitat est facile conceptuellement et pratique sur le terrain, car il est relativement aisé de déterminer le(s) biotope(s) fréquenté(s) par une espèce et de le(s) localiser dans le paysage. Cette simplification « habitat=biotope(s) » fonctionne assez bien pour des espèces très spécialistes, mais ne convient pas à la grande majorité d'espèces qui le sont moins et qui fréquentent plusieurs biotopes, mais pas de manière identique ou pas au même moment de leur cycle de vie. Cela peut mener à une vision très biaisée de la quantité et de la disposition des habitats d'une espèce. De ce problème est née l'approche fonctionnelle de l'habitat.

L'HABITAT FONCTIONNEL

L'approche fonctionnelle se base sur une vision plus fine, plus réaliste du concept d'habitat. Les individus d'une espèce fréquentent certains biotopes non pas pour ces biotopes en eux-mêmes, mais parce qu'ils y retrouvent des ressources qui leur sont nécessaires pour réaliser leur cycle de vie. Le terme de ressource couvre de manière large tout élément dont les individus ont besoin, tel que des consommables (plantes hôtes, plantes nectarifères...), des conditions physicochimiques (température, humidité...), la présence de congénères ou d'un partenaire, l'existence d'un perchoir, etc. La représentation imaginaire de l'ensemble de ces exigences écologiques en termes de ressources pour une espèce est définie comme sa niche écologique. Cette niche écologique conceptuelle peut être matérialisée sur le terrain pour identifier les zones où ces conditions sont remplies : c'est l'habitat fonctionnel.



Représentation d'une niche écologique d'une espèce fictive qui nécessite 3 ressources différentes. Le volume sphérique représente la gamme d'exigence de l'espèce pour ces ressources et définit donc sa niche écologique © Victor Brans

Cette approche est plus complexe que la première, car elle nécessite à la fois l'identification des ressources (au moins les plus importantes) qui sont nécessaires pour chaque espèce cible et leur cartographie sur le terrain, qui peut être plus compliquée qu'une cartographie de biotopes, généralement faciles à identifier et délimiter. Cependant, elle permet d'introduire la notion de qualité d'habitat, passant d'une vision binaire « habitat vs matrice » (le non-habitat), où l'habitat ne peut être qu'uniforme, à une vision plus continue où la qualité des zones d'habitat est quantifiable via l'abondance des différentes ressources. Elle donne donc généralement de meilleurs résultats pour la conservation d'une espèce, car elle permet d'identifier les ressources indispensables à conserver/restaurer pour l'espèce. C'est d'autant plus vrai si l'habitat fonctionnel est déterminé sur base d'un plus grand nombre de ressources nécessaires à l'espèce : si une ressource importante venait à manquer dans le biotope, l'espèce ne pourrait pas compléter son cycle de vie correctement, même s'il semble à l'œil humain que le biotope soit dans son ensemble toujours présent.

Par exemple, une étude menée sur le thècle de la ronce (*Callophrys rubi*) dans le Parc National des Hoge Kempen a montré qu'une carte de l'habitat structurel (basée sur le biotope) ne recouvrait que 55% des observations de l'espèce. Une carte prenant en plus en compte la présence de sa plante hôte principale du site d'étude, la bruyère des marais (*Erica tetralix*), en recouvrait 74%, alors qu'une carte d'habitat fonctionnel en recouvrait 85% (Vanreusel & Van Dyck, 2007). Par ailleurs, seulement 44% de la surface de l'habitat structurel (biotope + plante hôte) étaient considérés comme de l'habitat fonctionnel. Cela illustre que la prise en compte des ressources amène à percevoir que certaines zones correspondant au biotope traditionnellement considéré comme habitat de l'espèce ne sont finalement pas appropriées. Dans ce cas, utiliser l'approche structurale amène à surestimer la taille de l'habitat disponible, et donc à une vision bien trop optimiste de la situation pour l'espèce.

Un autre exemple est la comparaison de l'habitat entre le nacré et le cuivré de la bistorte (Turlure *et al.*, 2009 et 2019). Ces 2 papillons sont associés aux mêmes biotopes et ont la même plante hôte pour leurs chenilles : la bistorte (*Bistorta officinalis*). Une vision structurale de l'habitat mène à considérer que leur habitat est identique : une seule carte des prairies humides et tourbières à bistorte convient pour les 2. Néanmoins, en prenant



Nacré de la bistorte (*Boloria eunomia*), marqué pour du Capture-Markage-Recapture (CMR) © Nicolas Schtickzelle

en compte les ressources nécessaires, on peut constater qu'ils n'ont pas le même habitat fonctionnel. Tandis que le nacré a besoin de touradons d'herbe proches de ses sites de ponte pour la thermorégulation des chenilles, le cuivré a besoin d'arbres en

bordure pour se percher pour la thermorégulation des adultes, mais aussi pour que les mâles localisent des femelles. De plus, les adultes du nacré utilisent uniquement la bistorte comme source de nectar, alors que le cuivré butine en plus l'anémone des bois (*Anemone nemorosa*). Enfin, les 2 espèces préfèrent des conditions microclimatiques différentes pour la ponte sur la plante hôte.

Des différences de niche écologique, et donc d'habitat fonctionnel, existent entre espèces de papillons de jour pour le stade adulte. Mais leurs différences de niche sont généralement dues à des différences de ressources nécessaires pour les stades juvéniles, ce qui renforce l'importance de la caractérisation fonctionnelle de l'habitat. En effet, la vision structurelle « habitat=biotope(s) » est souvent basée sur l'observation des adultes uniquement.

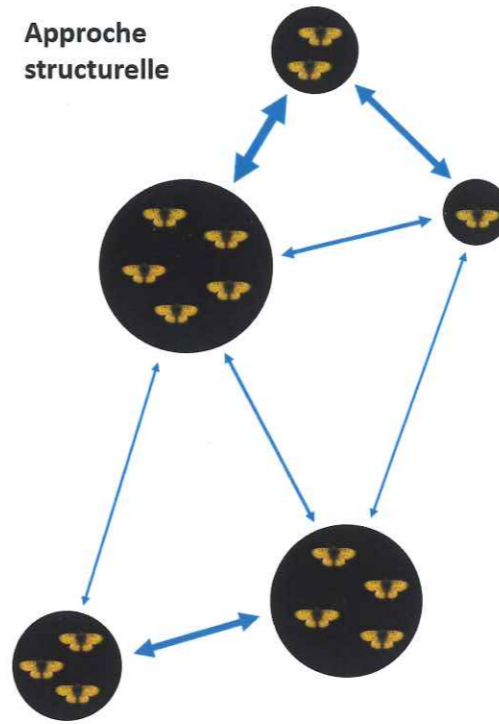
LA CONNECTIVITE, UNE APPROCHE SIMILAIRE

La connectivité entre zones d'habitat est également un élément crucial pour la conservation de la biodiversité dans des paysages de plus en plus fragmentés, car c'est la dispersion (mouvement d'individus entre populations) qui permet la recolonisation d'habitats vacants et assure la diversité génétique nécessaire à l'adaptation évolutive à un environnement changeant. Historiquement, dans une approche structurelle simplifiée, elle a d'abord été estimée à partir des distances entre habitats. Cependant, prendre uniquement la distance n'est généralement pas suffisant pour expliquer l'intensité de la dispersion, processus qui est affecté par de nombreux facteurs environnementaux.

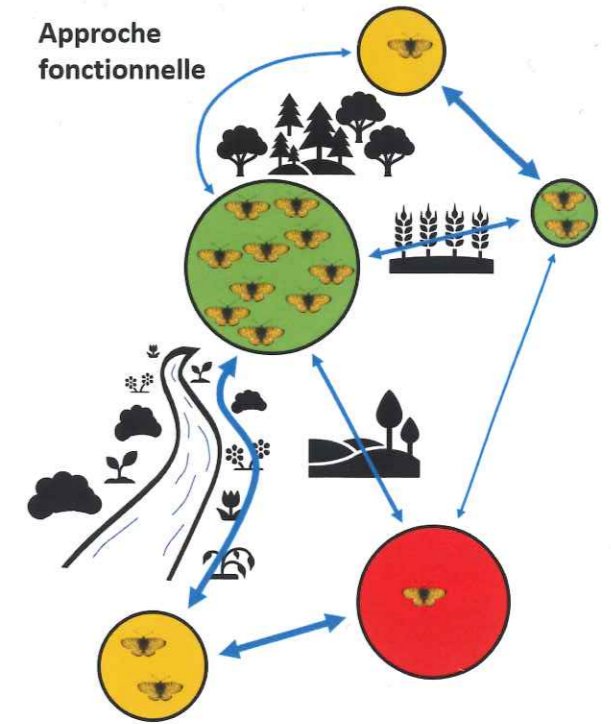


Fange de Pisserotte, un des sites où le nacré et le cuivré de la bistorte cohabitent © Camille Turlure

Approche structurelle



Approche fonctionnelle



Vision de l'habitat et de la connectivité selon l'approche structurelle et l'approche fonctionnelle. Les ronds représentent les zones d'habitat et ont différentes couleurs selon leur qualité (gris = qualité supposée homogène, vert = qualité élevée, orange = qualité intermédiaire, rouge = faible qualité). L'épaisseur des flèches représente le niveau de connectivité entre zones. Là où l'abondance des papillons dans une zone d'habitat ne dépend que de sa surface dans l'approche structurelle, elle dépend également de sa qualité dans l'approche fonctionnelle. Là où la connectivité ne dépend que de la distance dans l'approche structurelle, elle dépend également du paysage dans l'approche fonctionnelle. Dans cet exemple inspiré du nacré de la bistorte, une forêt présente une connectivité très faible, car cette espèce ne va pas s'y aventurer, mais la contournement, un champ ou une prairie présente une connectivité intermédiaire, et une rivière bordée de prairies humides présente une forte connectivité, car l'espèce a tendance à la suivre naturellement et peut y trouver du nectar pour se nourrir pendant la dispersion. © Victor Brans et Nicolas Schtickzelle

La nature de la matrice paysagère entre les zones d'habitat (c'est-à-dire quels biotopes se trouvent entre les zones d'habitat) peut en effet avoir une forte influence sur la connectivité. Dans cette vision fonctionnelle, la connectivité entre 2 zones d'habitat dépend de l'interaction entre les éléments du paysage et les comportements de dispersion des individus. Un même paysage peut donc présenter une connectivité fonctionnelle très différente d'une espèce à l'autre. Pour appliquer cette approche, il faut donc pouvoir estimer les coûts de déplacement de l'espèce dans les différents biotopes qui constituent le paysage autour de sa zone d'habitat, pour déterminer les trajets de dispersion à moindre coût, pas forcément en ligne droite (Adriaensen *et al.*, 2003 ; Diniz *et al.*, 2020). En effet, un papillon vivant en milieu ouvert n'aura ni la même propension ni la même capacité à traverser une forêt épaisse qu'à survoler un champ. Une lointaine zone d'habitat entourée de milieux ouverts peut donc être plus connectée qu'une zone plus proche entourée de forêt, ce qui est le cas pour le nacré de la bistorte, par exemple (Schtickzelle & Baguette, 2003).

Comme pour l'habitat, on passe d'une vision simpliste de la matrice en tant que zone homogène où seule la distance entre zones d'habitat compte pour la connectivité, à une vision plus détaillée où chaque biotope présentera un niveau particulier de difficulté pour les mouvements de dispersion de l'espèce cible, amenant les individus à suivre des trajectoires complexes pour éviter les barrières au mouvement existant dans un paysage hétérogène. Si une espèce souffre d'un manque de connectivité entre populations, ce qui affecte la démographie des popula-

tions ou crée de la consanguinité, ces connaissances fines sur la dispersion de l'espèce serviront de guide pour transformer les paysages de telle sorte que des biotopes faciles à traverser se trouvent entre les zones d'habitat concernées, et ainsi augmenter la connectivité.

ACQUÉRIR LES DONNÉES NÉCESSAIRES

On l'aura compris, adopter une approche fonctionnelle de l'habitat et de la connectivité permet d'améliorer la compréhension de la dynamique de (méta)population d'une espèce et les directives pour sa conservation qui en découlent. Néanmoins, cette approche nécessite une quantité d'informations non négligeable. De plus en plus d'études ont déjà identifié les ressources nécessaires à de nombreuses espèces de papillons et, plus rarement, les coûts de déplacement dans différents biotopes. Mais pour de nombreuses espèces, des informations sont encore manquantes. Dans de tels cas, il est possible d'utiliser des informations existantes, mais provenant d'autres régions, voire même d'espèces proches (Schtickzelle, WallisDeVries & Baguette, 2005 ; Turlure *et al.*, 2019). Il faut néanmoins rester prudent étant donné le risque d'erreur lié à l'extrapolation entre zones/espèces associé aux potentielles différences de niches écologiques (Engler *et al.*, 2014), ce qui mènerait à une fausse idée de la situation de l'espèce cible. Comme souvent en conservation de la biodiversité, nous devons prendre des décisions malgré une information fragmentaire, car l'urgence n'attend pas. La connaissance du scientifique, de l'expert, du gestionnaire est irremplaçable pour choisir le meilleur compromis dans cet exercice difficile. ■