



**THESE DE DOCTORAT DE  
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité

*Ecologie  
(Ecole doctorale Diversité du Vivant)*

Présentée par  
**M. BERGEROT Benjamin**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Sujet de la thèse :

*Fonctionnement des communautés de rhopalocères en milieux urbain  
et périurbain.*

Soutenue le 21 septembre 2010

*Devant le jury composé de :*

|                         |                                                                                          |                    |
|-------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| M. Michel Baguette      | Professeur, MNHN, MAOA, Brunoy, France                                                   | Directeur de thèse |
| M. Romain Julliard      | Maître de conférences, MNHN, CERSP, Paris, France                                        | Directeur de thèse |
| Mme Françoise Burel     | Directrice de recherche, ECOBIO, Rennes, France                                          | Rapporteur         |
| M. Nicolas Schtickzelle | Directeur de recherche, Unité d'écologie et de biogéographie, Louvain la Neuve, Belgique | Rapporteur         |
| M. Bernard Cazelles     | Professeur, UPMC, UMMISCO, Paris, France                                                 | Examineur          |
| M. Josef Settele        | Directeur de recherche, UFZ, Halle, Allemagne                                            | Examineur          |



## Croyances oubliées...

*"... Les Grecs désignaient sous le terme de psyche l'âme et le papillon, association symbolique également connue en Amérique centrale, en Afrique noire et en Asie du Sud-Est..."*

*... L'art funéraire Romain illustra sur les sarcophages et dans les catacombes le mythe de Psyché et sa passion tragique pour Eros. Psyché y figure avec des ailes de papillon et son compagnon des ailes d'oiseau. Le passage de la vie cachée en chrysalide à la vie aérienne en pleine lumière constituait une image frappante de résurrection offerte par la nature. Quelques récits légendaires de Bretagne et de Lorraine décrivent l'âme du défunt s'envolant sous l'apparence d'un papillon..."*



*... Le méconium des vanesses, rouge et indélébile, est certainement à l'origine des pluies de sang relatées dans les chroniques antiques et médiévales. En des temps sans pesticide, les émergences massives de ces papillons, fréquents autour des lieux habités, donnaient lieu à ce prodige interprété comme l'annonce d'une catastrophe..."*

*... Le premier papillon du printemps promettait aux jeunes filles de Bigorre et de Bretagne un mari dans l'année..."*

Propos de Tristan Lafranchis<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Lafranchis T., 2000 p. 70.

# Remerciements...

---

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes qui m'ont guidé dans ce travail et en tout premier lieu Romain Julliard et Michel Baguette. Je les remercie personnellement de m'avoir guidé dans mes recherches et de m'avoir apporté leur confiance durant ces trois années. J'ai pu me rendre compte durant mon travail de la chance que j'ai eu d'avoir été encadré par ces deux grands chercheurs.

Je remercie également le Centre National de Recherche Scientifique pour avoir financé cette thèse et Denis Couvet de m'avoir accepté au sein de l'UMR 7204 : Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Je souhaite remercier également tout particulièrement les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail et leur enthousiasme lorsque je les ai sollicités.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont collaborées avec moi pour ce travail et m'ont aidé: Benoit Fontaine, Virginie Stevens, Thomas Hoovestadt, Jean-Christophe Foltête, Denis Poinot, Roger Pradel, Pascal Laffaille, sans oublier Jean Pierre Moussus pour sa présence matinale, sa bonne humeur et ses corrections d'anglais !

Tous les autres membres du laboratoire CERSP pour l'ambiance particulière qui règne dans cette unité (les adhérents de la salle fléchette : Alex, Isa, Christian, Morgane, Aggeliki, un étrange oiseau nommé Fred sifflant tous les matins ...et tous les autres, Céline, Romain, Nico, Karine, François, Olivier G., Olivier D., Pierre, Hector, Cécile, Marine, Anne-Laure, Roseline, Pauline, Nancy, Sabine, Sophie...).

Toute l'équipe du laboratoire MAOA de Brunoy (Simon, Audrey, Marielle, Sandrine, Richard...) qui ont toujours été présents lorsque j'en avais besoin. Un lieu qui a été mon laboratoire d'adoption durant les longs mois d'été !

Toutes les personnes qui m'ont aidé dans la collecte de mes données : Livio Casella, Leyli Borner, Audrey Coulon, Assaf Schwartz et tous les volontaires de mes expériences qui se comptent par centaines (les gestionnaires, les volontaires...)!

L'équipe de Noé conservation et plus particulièrement Mathilde Renard qui m'a permis de mettre en place sans retenue mes protocoles de sciences participatives via l'Observatoire des Papillons des Jardins et s'est lancée à 100% dans la mise en place du protocole PROPAGE!

Merçi également...

- A la mairie de Paris et plus particulièrement Philippe Jacob pour sa confiance ainsi que son équipe ; les membres du pôle biodiversité du Conseil Général de Seine Saint Denis (Antoine Rouet, Maryline Barré, Nélia Doucène) et Natureparif (notamment Stéphanie Lux).
- Les gestionnaires impliqués dans l'ensemble de mes programmes de recherche, en particulier Michel Neff et son équipe de choc de forestiers à Vincennes ; les gestionnaires du parc départemental du Sausset où tout a commencé grâce à

Dominique de Maisonnave, Vincent Gibaud et son équipe. Mais encore Claude Rouanet qui m'a ouvert les portes des Buttes Chaumonts et permis de tester le protocole PROPAGE grandeur nature, Etienne Masse pour la Courneuve... et tous les oubliés de cette liste!

- Au service presse du Muséum, et tout particulièrement Natacha Gaubert et Estelle Merceron pour avoir "subi" le surprenant succès médiatique de Papitrane.
- Aux collègues du 61 (Jb, Hélène, Carole, Noëlie, Laure, Audrey...) pour leur agréable compagnie.

Enfin, tous les oubliés de cette page qui, je l'espère, ne m'en voudront pas !

Je remercie aussi mes deux vieilles denrées parisiennes Vince et Laurent, pour leurs apéros surprises, leur bonne humeur et leur amitié !!!

Enfin, à ma famille... en commençant par mes parents qui m'ont toujours soutenu tout au long de mon parcours et m'ont fait une confiance aveugle. A ma sœur Efélide et mon beau frère Nordine.

Et toi, Pierline, merci pour tout... la contribution que tu as apportée à cette thèse reste toute particulière car elle n'a fait que m'ouvrir les yeux sur mon travail... en me montrant que finalement, il y a bien plus important que ça.

# Table des matières

---

|                                                                                                                                                    |           |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUCTION GENERALE .....</b>                                                                                                                 | <b>1</b>  |
| I. ECOLOGIE URBAINE ET URBANISATION : UN CONTEXTE PARTICULIER .....                                                                                | 1         |
| II. LA BIODIVERSITE EN VILLE .....                                                                                                                 | 4         |
| 1. Pourquoi s'intéresser à la biodiversité en ville ? .....                                                                                        | 4         |
| 2. Une histoire de fragmentation d'habitat et de "patches" .....                                                                                   | 4         |
| III. COMMENT MESURER L'IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA BIODIVERSITE .....                                                                          | 7         |
| 1. Le problème de l'échelle d'étude en écologie .....                                                                                              | 7         |
| 2. Mesurer l'impact de l'urbanisation à l'aide des assemblages d'espèces .....                                                                     | 8         |
| a. Quels intérêts ? .....                                                                                                                          | 8         |
| b. Les facteurs écologiques .....                                                                                                                  | 9         |
| 3. Mesurer l'impact de l'urbanisation via les réponses fonctionnelles des espèces .....                                                            | 9         |
| IV. L'INTERET DES RHOPALOCERES .....                                                                                                               | 10        |
| 1. Un taxon sensible au contexte paysager .....                                                                                                    | 10        |
| a. Un atout en écologie urbaine à l'échelle des communautés... ..                                                                                  | 10        |
| b. ...et dans la compréhension des réponses fonctionnelles régissant les populations .....                                                         | 11        |
| 2. Le caractère généraliste des espèces communes .....                                                                                             | 12        |
| V. PROBLEMATIQUES CLES ABORDEES DANS CETTE THESE PAR L'ETUDE DES REPONSES FONCTIONNELLES DES RHOPALOCERES<br>DANS UN CONTEXTE D'URBANISATION ..... | 13        |
| 1. Vers une mesure de la qualité de la diversité floricole en ville, le cas des espèces exotiques .....                                            | 13        |
| 2. Une meilleure compréhension des systèmes proie/prédateur face à la fragmentation des milieux .                                                  | 15        |
| 3. Une meilleure compréhension des processus de maintien des espèces dans les milieux fragmentés                                                   | 16        |
| VI. COMMENT ETUDIER LES RHOPALOCERES EN MILIEUX URBAIN ET PERIURBAIN ? .....                                                                       | 16        |
| 1. Les sciences participatives : une émergence récente, un succès croissant .....                                                                  | 17        |
| 2. Les sciences participatives à la base du développement des observatoires de biodiversité, le cas des<br>rhopalocères .....                      | 19        |
| 3. Une qualité des données souvent remise en cause... à tort ! .....                                                                               | 20        |
| <b>OBJECTIFS DE LA THESE .....</b>                                                                                                                 | <b>22</b> |
| <b>STRUCTURATION DES COMMUNAUTES DE RHOPALOCERES .....</b>                                                                                         | <b>25</b> |
| I. METHODES UTILISEES ET DONNEES OBTENUES .....                                                                                                    | 26        |
| 1. Données issues du protocole de suivi des papillons par les gestionnaires, PROPAGE .....                                                         | 26        |
| a. Petit historique du protocole PROPAGE (PROtocolé PAPillons GEstionnaires) .....                                                                 | 26        |
| b. Le "Pollard walk, une méthode standardisée .....                                                                                                | 27        |
| c. Vers la modélisation des communautés de Rhopalocères .....                                                                                      | 28        |
| d. L'Observatoire des Papillons des Jardins, la "french touch" .....                                                                               | 29        |
| II. STRUCTURATION SPATIALE DES ASSEMBLAGES DE RHOPALOCERES LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION .....                                              | 30        |
| 1. Urban avoiders et urban tolerants .....                                                                                                         | 30        |
| 2. Facteurs écologiques prépondérant structurant les communautés de rhopalocères .....                                                             | 32        |
| a. Facteurs écologiques prépondérant à l'échelle du paysage .....                                                                                  | 32        |
| b. Facteurs écologiques à l'échelle locale : le cas des jardins .....                                                                              | 33        |
| 3. Conclusions et perspectives .....                                                                                                               | 33        |
| <b>REPONSES FONCTIONNELLES DES RHOPALOCERES A L'URBANISATION .....</b>                                                                             | <b>35</b> |
| I. IMPACT DE L'INTRODUCTION D'ESPECES EXOTIQUES EN VILLE .....                                                                                     | 36        |
| 1. Données issues du protocole de science participative "Fleurs à Papillons" .....                                                                 | 36        |
| 2. La disponibilité du nectar en ville impact-elle les rhopalocères ? .....                                                                        | 37        |

|      |                                                                                                                                                        |            |
|------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.   | <i>Conclusions et perspectives</i> .....                                                                                                               | 38         |
| II.  | IMPACT DE LA FRAGMENTATION SUR LA PREDATION .....                                                                                                      | 39         |
| 1.   | <i>Données relatives à la prédation de la piéride du chou <i>Pieris brassicae</i> par le parasitoïde <i>Cotesia glomerata</i></i> .....                | 39         |
| 2.   | <i>Vers une instabilité des réseaux trophiques ?</i> .....                                                                                             | 40         |
| 3.   | <i>Bilan et perspectives</i> .....                                                                                                                     | 41         |
| III. | IMPACT DE LA FRAGMENTATION SUR LA MOBILITE DES RHOPALOCERES .....                                                                                      | 42         |
| 1.   | <i>Espèces étudiées</i> .....                                                                                                                          | 42         |
| a.   | Le tircis .....                                                                                                                                        | 42         |
| b.   | La piéride du chou.....                                                                                                                                | 42         |
| 2.   | <i>Les données collectées</i> .....                                                                                                                    | 43         |
| a.   | Analyse de la sédentarité du Tircis. ....                                                                                                              | 43         |
| b.   | Etude de la dispersion de la piéride du chou en milieux urbain et périurbain.....                                                                      | 44         |
| i.   | ... par Individual Based Modeling (IBM).....                                                                                                           | 44         |
| ii.  | ... via l'analyse des préférences en habitat des individus .....                                                                                       | 45         |
| iii. | ... pour identifier le rôle de la connectivité paysagère dans la dispersion des individus en milieux urbains par la méthode des graphes paysagers..... | 46         |
| iv.  | Analyse de la connectivité du milieu par des lâchers massifs de papillons, l'opération Papitrame ....                                                  | 47         |
| 3.   | <i>Vers une validation de la théorie "des comportements aux bordures": le cas du tircis</i> .....                                                      | 49         |
| 4.   | <i>L'importance de la connectivité paysagère, démonstration chez la piéride du chou</i> .....                                                          | 50         |
| 5.   | <i>Conclusions et perspectives sur la fragmentation</i> .....                                                                                          | 52         |
|      | <b>CONCLUSIONS GENERALES</b> .....                                                                                                                     | <b>54</b>  |
|      | <b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....                                                                                                                             | <b>57</b>  |
|      | <b>LISTE DES FIGURES ET TABLES</b> .....                                                                                                               | <b>73</b>  |
|      | <b>MANUSCRITS</b> .....                                                                                                                                | <b>74</b>  |
|      | MANUSCRIT I: <i>LANDSCAPE VARIABLES IMPACT THE STRUCTURE AND COMPOSITION OF BUTTERFLY ASSEMBLAGES ALONG AN URBANIZATION GRADIENT.</i> ....             | 75         |
|      | MANUSCRIT II: <i>IMPACT OF GARDENING PRACTICES ON BUTTERFLIES ALONG AN URBANIZATION GRADIENT.</i> .....                                                | 103        |
|      | MANUSCRIT III: <i>PREFERENCES FOR EXOTIC FLOWERS DO NOT PROMOTE URBAN LIFE IN BUTTERFLIES</i> .....                                                    | 132        |
|      | MANUSCRIT IV: <i>METACOMMUNITY DYNAMICS: DECLINE OF FUNCTIONAL RELATIONSHIP ALONG A HABITAT FRAGMENTATION GRADIENT.</i> .....                          | 143        |
|      | MANUSCRIT V: <i>WHEN FRAGMENTATION LIMITS DISPERSAL PROPENSITY: A CASE STUDY ON THE SPECKLED WOOD PARARGE AEGERIA</i> .....                            | 150        |
|      | MANUSCRIT VI: <i>FROM BUTTERFLY DISPERSAL CHOICES TO LANDSCAPE CONNECTIVITY, A CASE STUDY IN A HIGHLY FRENCH FRAGMENTED LANDSCAPE</i> .....            | 173        |
|      | <b>ANNEXES</b> .....                                                                                                                                   | <b>201</b> |
|      | ANNEXE 1: <i>CITIZEN PARTICIPATION AND SCIENTIFIC PROJECT – TOWARD A COMMON SCIENCE</i> .....                                                          | 202        |
|      | ANNEXE 2 : <i>PROTOCOLE PROPAGE</i> .....                                                                                                              | 203        |
|      | ANNEXE 3 : <i>REVUE DE PRESSE DE L'OPERATION PAPITRAME AU 21/08/2009</i> .....                                                                         | 208        |
|      | <b>RESUME</b> .....                                                                                                                                    | <b>209</b> |
|      | <b>ABSTRACT</b> .....                                                                                                                                  | <b>209</b> |

# ***Introduction générale***

---

## I. Ecologie urbaine et urbanisation : un contexte particulier

L'écologie urbaine est une science qui étudie les relations entre les êtres vivants, le milieu anthropisé dans lequel ils évoluent et leur relation avec ce milieu anthropisé. L'écologie urbaine est une discipline relativement récente, commençant à voir le jour au début du XX<sup>ième</sup> siècle (une de ces premières mentions relève de Park en 1925 à Chicago). C'est surtout à partir des années 1960 que l'écologie urbaine a pris son essor (Adams 1994). A la suite de premières études parcellaires, les premiers biologistes commencent dès lors à démontrer que, bien que fortement modifiés, les milieux urbains peuvent supporter une certaine biodiversité floristique et faunistique.

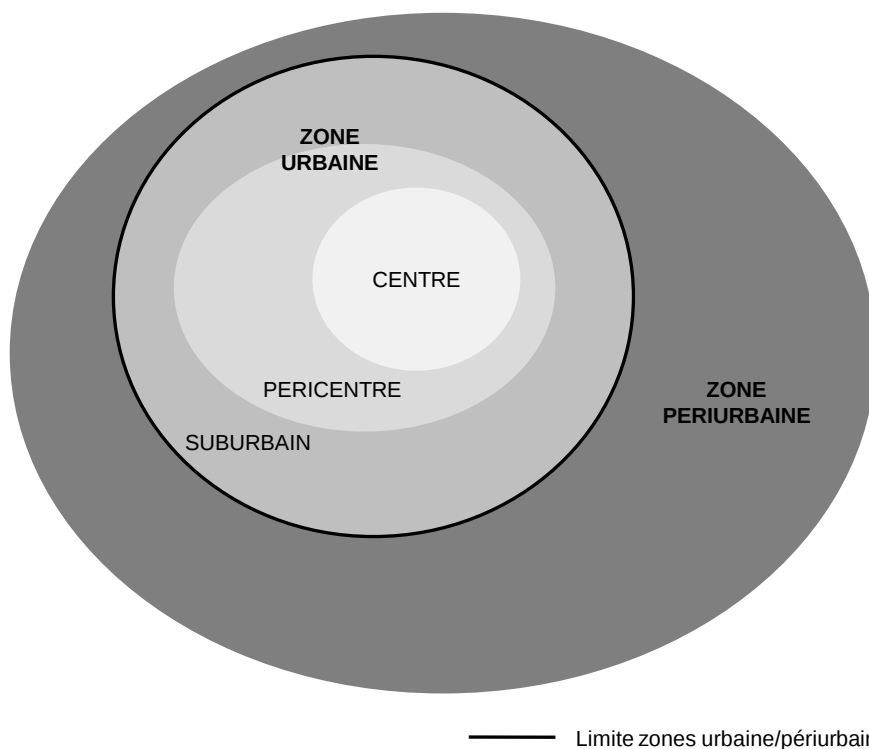
Dans ces habitats urbains, les changements d'occupation des sols qui engendrent une diminution de la faune et de la flore qui y réside (Wilcove *et al.* 1998). Ce phénomène est appelé "urbanisation" lorsque le changement d'occupation des sols intervient au profit de paysages artificiels anthropisés. Ces paysages artificiels anthropisés sont caractérisés par une transformation du milieu d'origine par l'action de l'Homme, comme la création de surface bétonnée ou tout autre transformation d'origine anthropique (Balmer & Erhardt 2000; Clergeau 2007). Cependant, la découverte de certaines espèces menacées et rares dans les zones urbaines (Shepherd 1994; Kendle & Forbes 1997) et les potentialités de conservation des ces espèces ont suscité un fort intérêt parmi les biologistes. Cet intérêt grandissant a entériné le développement de l'écologie urbaine comme une discipline à part entière, centrée sur les espèces vivant dans ces milieux et identifiées pour la plupart comme étant des espèces "communes" (notion définie dans la partie IV.2).

A l'heure actuelle, les zones urbaines représentent d'intéressants espaces de travail pour les écologues afin de comprendre l'influence des changements d'habitats sur la faune et la flore préexistants (Boggs *et al.* 2003) comme la fragmentation (Dickman 1987), les processus de colonisation (Garcia *et al.* 2008) ou encore les mécanismes de dispersion des espèces (Carroll & Loye 2006). En effet, les changements temporels successifs des milieux urbains sont référencés et le développement des villes, par exemple en France, au Japon ou encore aux USA est bien connu (Eaton & Eckstein 1997; Dobkins & Ioannides 2001; Black & Henderson 2003; Ioannides & Overman 2003). Cette connaissance contribue à la mise en relation des patterns d'observation des espèces et de la structuration paysagère. Les zones urbaines constituent donc d'excellents terrains expérimentaux permettant de comprendre les phénomènes écologiques liés à la pression de l'Homme sur le paysage.

La définition d'un milieu urbain reste aujourd'hui encore difficile à établir à l'échelle internationale (des exemples de disparités à l'échelle européenne sont disponibles dans le rapport Demographic Yearbook 2007 des Nations Unis<sup>2</sup>). Dans cette thèse, la terminologie du paysage urbain a été décrite suivant une typologie précise faisant référence à la définition nationale Française (Marzluff *et al.* 2001, Figure 1). Le paysage urbain est structuré en deux grandes zones. La zone urbaine constituée d'un centre (zone densément peuplée où l'occupation du sol est principalement artificielle avec un taux de végétation inférieur à 15%) ; d'un péricentre (entourant le centre, cette zone fortement anthropisée peut atteindre un taux de végétation de 40%) ; et d'une bande suburbaine plus ou moins large (intégrant des jardins de lotissements, d'importantes surfaces de pelouses ou encore des parcs). Les espaces

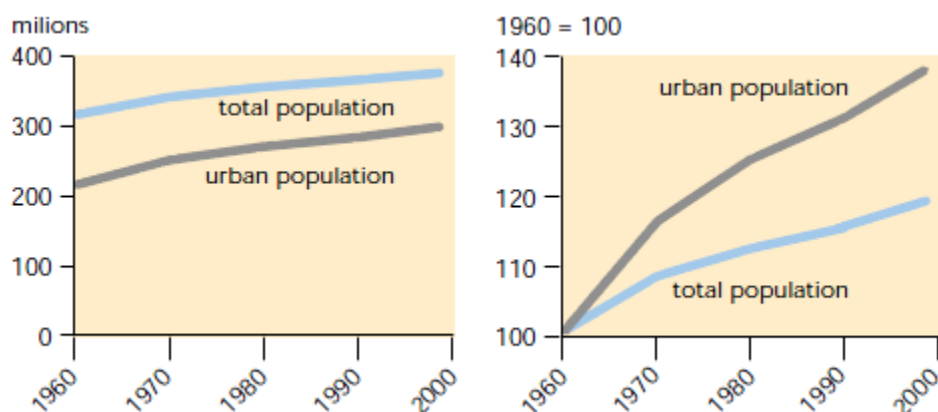
<sup>2</sup> <http://unstats.un.org/unsd/default.htm>

verts pouvant représenter jusqu'à 70% de la surface globale du suburbain. La zone périurbaine quant à elle est souvent associée au terme rural (Adams 1994) car elle constitue une large frange où l'urbain interpénètre des zones de campagnes. La définition de cette zone périurbaine est difficile à établir sur le terrain. En effet, la séparation entre les zones urbaines et périurbaines est généralement déterminée par une distance moyenne entre les habitations inférieure à deux cent mètres.



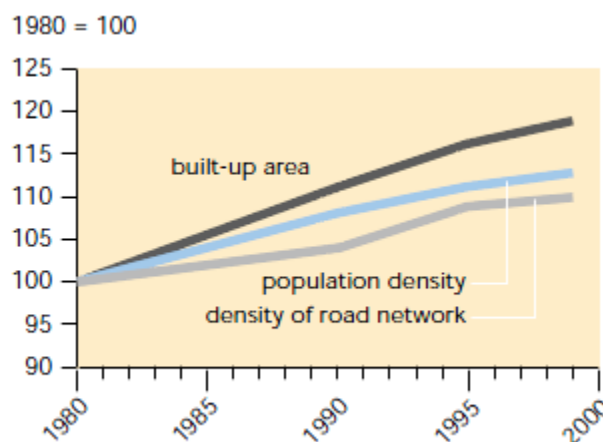
**Figure 1: Typologie zonale d'un paysage urbain théorique**

A l'échelle de l'Europe, 80% de la population vit aujourd'hui dans les villes. Au cours de ces 40 dernières années, la population urbaine a doublé par rapport à la population rurale. Elle est passé de 215 millions en 1960 à 275 millions en 1999 (EEA 2002, Figure 2).



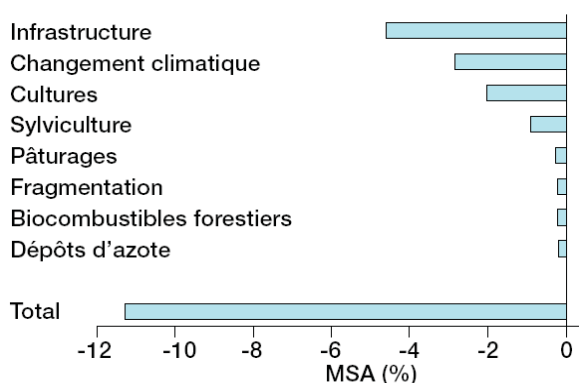
**Figure 2: Tendances démographiques (en million d'habitants et en %) de la population européenne des années 1960 à 2000 (source EEA 2002).**

Si l'augmentation du nombre de citoyens est importante, elle se traduit par une croissance de la surface accueillant les villes et à plus large échelle les agglomérations<sup>3</sup>. Or, entre 1980 et 2000, la population urbaine a progressé de 6% et les zones d'habitation se sont quant à elles étendues de 20% (Figure 3), traduisant une artificialisation importante du paysage et une inexorable augmentation de l'urbanisation.



**Figure 3: Augmentation (en %) de la densité du réseau routier, de la densité de population et des constructions en Europe. Ces données concernent uniquement la Belgique, la République Tchèque, le Danemark, la France, l'Allemagne, la Lettonie, les Pays Bas, la Pologne, la Slovaquie et l'Espagne (source EEA 2002).**

Ces mécanismes régissant l'urbanisation constituent une menace majeure pour la biodiversité et se traduisent par des conséquences sensibles à l'échelle du paysage (Frankie & Ehler 1978). Ces conséquences peuvent être directes sur les espèces comme la destruction d'habitats qui leur sont favorables pour le développement des infrastructures (McGeoch & Chown 1997, Figure 4), la pollution des milieux (par exemple lumineuse, Kolligs 2000 ; ou encore relative à la qualité de l'air, McIntyre 2000). L'urbanisation peut également avoir des conséquences indirectes notamment par la densification du réseau routier générant une fragmentation et un isolement des habitats (McGeoch & Chown 1997; Marzluff et al. 2001, Figure 4).



**Figure 4: Perte de biodiversité mondiale 2000-2050 mesurée par l'indicateur MSA (abondance des espèces communes) et contribution des pressions (source COPI 2008).**

<sup>3</sup> Une agglomération se définit comme un ensemble de plusieurs villes conjointes dans l'espace, sans discontinuité paysagère (i.e. avec des zones urbaines et périurbaines qui s'entremêlent).

## II. La biodiversité en ville

### 1. Pourquoi s'intéresser à la biodiversité en ville ?

Longtemps considérée comme anecdotique, la biodiversité en milieu urbain est aujourd'hui de plus en plus prise en compte dans les politiques d'aménagement du territoire. En effet, contrairement aux idées reçues, les écosystèmes urbains abritent une richesse spécifique (tant faunistique que floristique) et certains taxons sont même mieux représentés en ville que dans les campagnes environnantes (Atkinson *et al.* 1990). Cette biodiversité urbaine constitue un modèle d'étude de choix répondant bien aux problématiques actuelles de l'écologie. En effet, la colonisation de ces milieux, à priori peu favorables à la faune et à la flore, nous fournit notamment des assemblages inédits d'espèces (McGeoch & Chown 1997; Gibb & Hochuli 2002; Knapp *et al.* 2008) et par conséquent de nouveaux modèles pour analyser les déterminants majeurs relatifs à la structuration de ces communautés animales et végétales.

L'extrême fragmentation du milieu urbain se traduit également par la constitution d'un réseau d'habitats isolés les uns des autres. Dans ce type de paysages pouvant s'apparenter à des modèles de biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967; Davis & Glick 1978), un des enjeux majeurs est d'identifier les processus de colonisation et d'extinction des populations entre ces patchs d'habitat afin de mieux comprendre les facteurs régissant la dynamique des populations animales et végétales en zones urbanisées.

Par ailleurs, le milieu urbain constitue un habitat nouveau pour les espèces qui doivent s'y adapter. En effet, le milieu urbain (représentant 5% du territoire français<sup>4</sup>) constitue un milieu à part entière avec une faune et une flore adaptées à ces conditions particulières (par exemple en raison de l'élévation des températures, Garcia *et al.* 2008, du changement d'utilisation des sols, Muratet *et al.* 2007, ou encore des pollutions lumineuses ou chimiques, Kozlov *et al.* 1996). La ville représente donc un laboratoire de l'évolution où nous pouvons nous attendre à observer des modifications à différentes échelles : intraspécifique via une modification des traits biologiques des espèces en réponse à la sélection naturelle (dispersion, reproduction ou encore comportement) mais également interspécifique à l'échelle des communautés d'espèces.

Enfin, le milieu urbain étant un espace artificiel, il permet d'étudier le rôle de l'Homme sur le fonctionnement des écosystèmes écologiques afin d'améliorer les bases scientifiques relatives à la conservation et au maintien de la biodiversité dans les milieux anthropisés.

### 2. Une histoire de fragmentation d'habitat et de "patches"

Un habitat est défini comme une surface physique ayant des caractéristiques biotiques et abiotiques spécifiques utilisées par un organisme ou une communauté d'organismes afin d'assurer sa survie (Morrison & Hall 2002). Il peut s'appliquer à différents niveaux d'organisation d'activité des individus. A large échelle, nous pouvons considérer un habitat comme une zone colonisable par une espèce via des processus de migration. A plus fine échelle, nous pouvons considérer l'habitat comme un espace dévolu à une activité particulière

---

<sup>4</sup> Source: Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de la mer.

(zone de reproduction, d'alimentation). Une approche généralement sous entendue dans la définition d'un habitat repose sur les ressources de cet habitat et par conséquent le type de végétation inféodé (Vanreusel & van Dyck 2007). Dennis *et al.* 2003 et Dennis *et al.* 2006b ont récemment définis l'habitat sur la base du "*bottom-up resource based concept*". Cette nouvelle approche permet la prise en compte des relations fonctionnelles<sup>5</sup> entre les espèces et leurs ressources et/ou les conditions relatives à leur environnement (Vanreusel & van Dyck 2007). Cette approche est donc beaucoup plus intégrative des caractéristiques de l'habitat que les approches se focalisant sur une fonction spécifique (comme celui des plantes hôtes chez les papillons par exemple). C'est dans ce contexte de "*bottom-up resource based concept*" que les travaux de cette thèse se positionnent.

En termes de choix, la sélection de l'habitat par une espèce constitue un phénomène complexe dépendant à la fois de facteurs environnementaux mais également des capacités intrinsèques relatives à l'espèce (physiologiques ou écologiques, Klopfer & Ganzhorn 1985, Figure 5) et de leurs variations interindividuelles (Clobert *et al.* 2001). L'ensemble de ces phénomènes aboutissent à la sélection d'un habitat choisi au sein d'un paysage par rapport à un habitat optimal (Werner *et al.* 1983; Ward 1987).

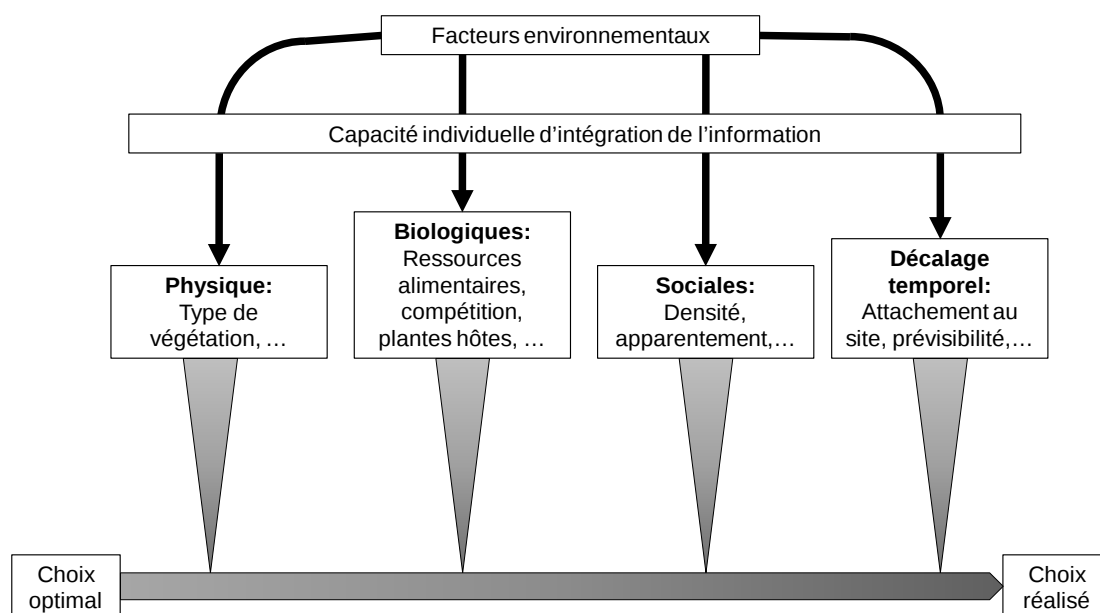


Figure 5: Schéma des principaux facteurs environnementaux influant sur la sélection de l'habitat. Inspiré de Danchin *et al.* 2005.

De part son développement, l'urbanisation génère une césure dans le continuum écologique entre les différents espaces verts. Elle crée une importante hétérogénéité spatiale (Hardy & Dennis 1999) impliquant d'importantes conséquences sur la structuration des populations tant animales que végétales (Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000; Fric & Konvicka 2006).

<sup>5</sup> Les relations fonctionnelles peuvent se définir comme l'ensemble des caractéristiques des espèces qui influencent les propriétés de l'écosystème dans lequel elles vivent (Hooper *et al.* 2005). Par exemple, elles peuvent inclure les effets relatifs aux espèces clés de voûte ou encore les interactions interspécifiques (compétition, mutualisme...).

Les conséquences indirectes de l'urbanisation se traduisent principalement par la fragmentation des habitats. La fragmentation des habitats est définie selon Wilcove *et al.* 1986 comme le découpage d'un habitat continu en plusieurs unités ou "patches", plus ou moins isolés les uns des autres, et séparés par un milieu environnant peu favorable nommé "matrice"<sup>6</sup>. Au sens large du terme, la fragmentation des paysages a deux composantes, la destruction d'habitat (Cheng & McBride 2006) ainsi que la fragmentation de ces habitats *sensus stricto* (Nellemann *et al.* 2001; Baguette *et al.* 2003). Cette fragmentation *sensus stricto* se caractérise par la division d'un habitat en plusieurs fragments sans diminution de sa surface totale. Ces deux processus (destruction et fragmentation) surviennent généralement en même temps. A l'heure actuelle, la fragmentation des habitats fait partie des menaces majeures pour la biodiversité à court et moyen termes (Nellemann *et al.* 2001; Baguette & Schtickzelle 2003). Les conséquences d'une telle fragmentation sur les espèces vont dépendre dans un premier temps du type de fragmentation (par exemple en fonction du type d'infrastructure construit) et de la nature même de la matrice (surface complètement artificialisée ou non). Dans un second temps, les conséquences de la fragmentation vont également dépendre des espèces et de leurs capacités à se maintenir au sein des patches d'habitat et à se déplacer au sein de cette matrice (Rosenzweig 1995; With & Crist 1995). La fragmentation va donc générer une réactivité spécifique des espèces en fonction de leurs caractéristiques biologiques et physiologiques.

Les effets de la fragmentation peuvent être identifiés à différents niveaux de l'organisation biologique des espèces, en allant des changements dans les fréquences d'expressions génétiques de certains caractères au sein d'une population (Williams *et al.* 2003; Coulon *et al.* 2004) jusqu'à des changements à large échelle dans la distribution des espèces au sein d'un écosystème (Hill *et al.* 2001). Ces investigations ont abouti à des conclusions générales sur les espèces vulnérables à la fragmentation, représentées par :

- Les espèces ayant besoin d'une échelle de répartition large et/ou de patches d'habitat de grande surface. En effet, certaines de ces espèces comme les grands carnivores ou encore les espèces migratrices parcourent de grandes distances pour leurs déplacements journaliers ou migratoires. La fragmentation des habitats va générer chez ces espèces une augmentation particulièrement importante du taux de mortalité liée à leurs déplacements (Carroll *et al.* 2001). Cette mortalité dépend de la nature même de la matrice (Clobert *et al.* 2001) qui constitue une barrière plus ou moins perméable en fonction de sa nature (immeubles, routes...) pour la dispersion des espèces (Reijnen *et al.* 1996; Forman & Alexander 1998; Vanreusel & van Dyck 2007).
- Les espèces ayant de faibles capacités de dispersion et ne pouvant pas maintenir une structuration méta-populationnelle au sein des patches d'habitat en raison d'un fort taux d'extinction local non compensé par la dispersion (Hanski *et al.* 2000; Mennechez *et al.* 2003; Schtickzelle & Baguette 2003).
- Les espèces ayant des besoins spécifiques notamment en termes d'habitat ou de ressources alimentaires. Ces espèces qualifiées de "spécialistes" (notion abordée dans

---

<sup>6</sup> La matrice urbaine se définit comme le milieu artificiel d'une ville défavorable aux espèces et modifié par l'action de l'homme séparant les tâches d'habitat nécessaires à leur survie

la partie IV.2) sont souvent plus vulnérables à l'extinction dans un contexte de fragmentation des paysages (Schtickzelle *et al.* 2006; Polus *et al.* 2007).

- Les espèces ayant une faible capacité de reproduction (ou un faible taux de recrutement). Elles n'ont pas la capacité de rétablir rapidement une population viable après une sévère réduction de leurs effectifs pouvant être causé par de nombreux facteurs comme la fragmentation (Donoso *et al.* 2003).

### **III. Comment mesurer l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité**

#### **1. Le problème de l'échelle d'étude en écologie**

Tout écologue se retrouve confronté dans la mise en place d'une étude scientifique au problème de l'échelle spatiale et temporelle. La question première résidant dans le choix de l'échelle d'observation permettant de rendre compte d'un phénomène écologique.

Une des principales caractéristiques des échelles d'observation (quelles soient spatiales ou temporelles) est d'être "hiérarchisée" (dans le sens d'un emboîtement). Chaque échelle faisant à la fois partie d'un écosystème plus grand (elle se retrouve alors emboîtée dans cet écosystème) mais chaque échelle est également composée de "sous-échelles" d'observation (également emboîtées les unes dans les autres). A titre d'exemple, si les espèces associées à une forêt constituent un écosystème, les espèces associées à une souche en train de se décomposer dans cette forêt peuvent aussi être considérées comme un écosystème. A l'inverse, les espèces associées à une forêt font également parties d'un écosystème plus large à l'échelle régionale par exemple. Par conséquent, toutes les échelles d'observation sont envisageables dans une étude, toutefois elles ne sont pas toutes pertinentes. Si ce choix peut être pragmatique, il n'en est pas arbitraire pour autant. Par exemple, si l'étude d'une espèce prairiale amène le chercheur à choisir la prairie comme échelle d'observation de manière pragmatique, le choix arbitraire d'un hectare de terrain dans le cadastre (délimité et partitionné par son utilisation humaine) pour étudier cette même espèce devient moins pertinent. De fait, la recherche d'une échelle d'observation (spatiale et/ou temporelle) pertinente dans la collecte de données est un point clé dans une étude scientifique dans la mesure où elle peut affecter directement les interprétations écologiques qui en découlent (Heikkinen *et al.* 2007).

Dans le cadre de l'analyse de l'impact des paysages sur les espèces, il existe malgré tout des échelles d'observation clés pour l'intégration de l'information. Ces échelles d'observation clés dépendent à la fois du phénomène écologique considéré et du(es) modèle(s) d'étude choisi(s) (Grand & Mello 2004). Une des méthodes permettant la détermination d'une échelle clé d'observation (et utilisée dans ces travaux) passe par la mise en évidence des facteurs responsables de la répartition d'une espèce ou d'un assemblage d'espèces (comme par exemple certaines caractéristiques spécifiques de l'habitat tels que la surface des habitats). Néanmoins, dans le cadre de la réponse d'un organisme à des fluctuations environnementales, cette échelle va tout de même être limitée par deux facteurs : ses capacités de perception de l'environnement et sa durée de vie (Wiens 1989; Kotliar & Wiens 1990; Romero *et al.* 2009).

## 2. Mesurer l'impact de l'urbanisation à l'aide des assemblages d'espèces

### a. Quels intérêts ?

Face aux contraintes environnementales et plus particulièrement aux gradients environnementaux, les scientifiques ont rapidement constaté des associations d'espèces récurrentes, susceptibles d'être reconnues et comparées. L'étude de ces assemblages d'espèces (Encadré A) a initialement été formalisé dans les domaines du macrobenthos marin (Pérès & Picard 1964; Pérès 1967) et de la flore continentale (Wright *et al.* 1998). L'étude des assemblages revêt de nombreux avantages. En effet, ils permettent dans un premier temps de faire un diagnostic visuel rapide afin de déterminer si la présence d'une espèce est "normale" (vis-à-vis des communautés d'espèces préexistantes identifiées) ou "aberrante" (l'espèce est nouvelle) dans un milieu considéré. En effet, la composition des assemblages d'espèces est en lien étroit avec les caractéristiques du milieu (McGeoch & Chown 1997; Pont *et al.* 2006; Fenoglio *et al.* 2009). L'évolution temporelle des assemblages permet également d'indiquer leur état (transitoire ou définitif) ou encore de dénoncer un caractère particulier de l'environnement (comme une pollution).

#### Encadré A : Assemblage ou guildes ?

Les assemblages d'espèces peuvent être définis comme l'ensemble des individus appartenant à plusieurs espèces qui coexistent dans un même milieu et qui forment des ensembles fonctionnels en interaction les uns avec les autres. Le terme d'assemblage peut être considéré comme un synonyme de communautés. D'une manière générale, l'étude des communautés s'intéresse à un même groupe systématique comme les poissons (Oberdorff *et al.* 2001; Lasne *et al.* 2007), les carabes (Alarukka *et al.* 2002; Cole *et al.* 2005), les araignées (Larivée *et al.* 2005) ou encore les papillons (Blair & Launer 1997; Bergman *et al.* 2004; Salama *et al.* 2007).

Un assemblage peut être confondu avec une "guilde". Or une guildes a un sens plus restreint et comprend la fraction d'une communauté incluant des espèces qui exploitent les mêmes ressources (Root 1967). Elle représente donc un ensemble fonctionnel simple et homogène dont les espèces sont fréquemment apparentées du point de vue taxonomique.

De récents travaux ont apporté des paradigmes nouveaux suivant lesquels les variations de composition des assemblages sont progressives dans l'espace, c'est la théorie du continuum. Cette théorie se retrouve confrontée à l'hypothèse biocoenotique qui statue que les assemblages d'espèces sont distinctement répartis dans l'espace sans transition progressive (Jongman *et al.* 1995). A l'heure actuelle, l'état de la recherche donne raison à ces deux visions. Les successions des assemblages le long de gradients environnementaux s'effectuent graduellement, mais de manière plus rapide (et donc plus contrasté) lors d'un changement brusque du milieu (Tscharntke *et al.* 2002; Ries *et al.* 2004).

Grâce au développement de l'écologie des communautés, de nouvelles méthodes permettent de caractériser chaque assemblage par des espèces qualifiées d'indicatrices et accompagnatrices. Les espèces indicatrices sont les espèces les plus régulièrement rencontrées au sein d'un assemblage (en termes de spécificité et de fidélité à un site par rapport à un seuil fixé, Dufrêne & Legendre 1997). Les espèces accompagnatrices sont celles dont la valeur indicatrice n'est pas significative au seuil fixé, mais qui fournissent des informations supplémentaires sur les assemblages d'espèces (notamment en précisant le rôle fonctionnel d'un assemblage au sein d'un écosystème). De plus en plus d'études tentent de mettre en évidence une structuration des communautés animales et végétales suivant un gradient

d'urbanisation (Blair 1999; Niell *et al.* 2007) et d'analyser les facteurs écologiques prépondérant dans cette structuration (Ewers & Didham 2006; Fenoglio *et al.* 2009 ).

### *b. Les facteurs écologiques*

Par l'identification des assemblages d'espèces, nous sommes donc amenés à analyser les contraintes exercées par l'environnement responsables de ces assemblages. De fait, il est donc possible de s'appuyer sur des éléments du paysage pour dégager lesquels sont prépondérants et déterminent pour la mise en place d'assemblages spécifiques. Tout élément du milieu susceptible d'agir directement sur la structuration des assemblages constitue un facteur écologique.

Les facteurs écologiques sont de plusieurs ordres, abiotiques et biotiques. En milieu continental, ces facteurs écologiques dits abiotiques peuvent être climatiques et édaphiques. S'y ajoutent, pour les milieux aquatiques continentaux, des facteurs hydrologiques. A titre d'exemple, il existe des assemblages spécifiques identifiés en fonction du climat (Dumbrell & Hill 2005), en fonction des types de substrat (Pellens & Garay 1999; Hooper *et al.* 2005) ou encore en fonction des bassins versants chez les poissons (Prenda *et al.* 1997; Méricoux *et al.* 1998; Lima-Junior *et al.* 2006).

Il existe également des facteurs écologiques dits biotiques qui sont représentés par les interactions interspécifiques (directes ou indirectes) entre individus. En effet, certaines espèces ont besoin d'interagir avec d'autres pour pouvoir se maintenir dans un milieu (Kearns *et al.* 1998; Gomez & Zamora 1999). Inversement, certaines associations d'espèces sont non viables (notion d'amensalisme largement développée chez les végétaux et qui se traduit par l'élimination d'une espèce par une autre via la sécrétion de substances toxiques, Rice 1974).

## **3. Mesurer l'impact de l'urbanisation via les réponses fonctionnelles des espèces**

Pour comprendre la structuration des communautés, il convient d'analyser leur organisation du point de vue fonctionnel. C'est-à-dire de définir les relations de compétition, de prédation ou encore de coopération régissant ces assemblages. Cela revient donc à étudier la place et la fonction écologique de chaque population dans un écosystème considéré (à l'échelle intra-populationnelle et inter-populationnelle) et les réponses des espèces vis-à-vis du milieu. Hooper *et al.* 2005 qualifient les réponses d'une espèce aux conditions environnementales comme des réponses fonctionnelles. Ces réponses caractéristiques des espèces nous permettent de déterminer comment elles réagissent à une perturbation ou à un changement dans leur environnement. A titre d'exemple, dans une relation proie-prédateur, l'évolution de la structure des populations de la proie peut être étudiée via l'analyse de l'évolution des réponses fonctionnelles des prédateurs dans le temps ou dans l'espace face à des changements environnementaux (Crowder & Cooper 1982). Les réponses fonctionnelles de chaque espèce peuvent être différentes en fonction de leurs caractéristiques écologiques et biologiques et du contexte environnemental auquel elles sont soumises. Les conséquences de l'urbanisation sur les espèces et leurs réponses fonctionnelles restent cependant méconnues. C'est pourquoi dans cette thèse, nous nous sommes focalisés sur les conséquences de l'urbanisation sur certains aspects clés comme par exemple, l'impact de la disponibilité alimentaire fournie par l'introduction de plantes exotiques en ville (French *et al.* 2005;

Goddard *et al.* 2010) ou encore les conséquences de fragmentation induite par l'urbanisation sur les espèces (Tschardtke *et al.* 2002; Ewers & Didham 2006).

## IV. L'intérêt des rhopalocères

### 1. Un taxon sensible au contexte paysager

Les rhopalocères constituent un maillon indispensable au bon fonctionnement des systèmes écologiques et fonctionnels (Falk 1977; Boggs *et al.* 2003). Les rhopalocères présentent des caractéristiques spécifiques qui en font un excellent modèle pour comprendre le fonctionnement de leurs communautés en milieux urbain et périurbain. En effet, de part leurs caractéristiques biotiques (comme leurs capacités de dispersion ou encore les relations étroites avec leurs plantes hôtes) et leur forte sensibilité aux fluctuations abiotiques, ils permettent de caractériser l'état du milieu dans lequel ils évoluent (Oostermeijer & van Swaay 1998b; Brown & Freitas 2000). Ces arthropodes qui fréquentent une grande diversité de paysages constituent également un excellent outil pour caractériser la continuité écologique d'un milieu (Blair 1999; Maes & Van Dyck 2005). Outre leur représentativité (en termes d'occurrence) en zones urbaine et périurbaine, les raisons justifiant du choix des rhopalocères comme modèle sont multiples, plus particulièrement en Europe, où les connaissances empiriques sur les rhopalocères fournissent une littérature de choix et offrent un support important en termes de recherche fondamentale (Lafranchis 2000). Les qualités bio-indicatrices des rhopalocères en font un outil très utile pour analyser l'impact de l'environnement sur la biodiversité, en effet :

- (1) Les modifications de structuration et de composition de leurs communautés sont proportionnelles au degré de fragmentation d'un paysage (Forman & Godron 1986; Thomas 1991; New 1997) et donc à l'urbanisation.
- (2) Certaines espèces sont cependant robustes à divers degrés de perturbations anthropogéniques, avec une insensibilité plus ou moins marquée face à des facteurs de perturbations anthropogènes directs (Parmesan 2003). Cette caractéristique permet notamment d'identifier les caractéristiques écologiques responsables de la réactivité de la majorité des espèces aux perturbations par rapport à celles moins réactives.
- (3) La réponse des organismes aux fluctuations abiotiques du milieu est rapide (Thomas & Hanski 2004).
- (4) Les données nécessaires pour la réalisation d'études peuvent être collectées à différentes échelles spatiales (Steffan-Dewenter & Tschardtke 2000; Niell *et al.* 2007) ou temporelles (Wenzel *et al.* 2006; Polus *et al.* 2007). Cela permet d'étudier par exemple l'impact du paysage par des approches individuelles (Chardon *et al.* 2003) et les conséquences spécifiques engendrées, mais également d'être plus intégratif en analysant par exemple la structure des communautés dans un écosystème donné (de Groot *et al.* 2007).

#### a. Un atout en écologie urbaine à l'échelle des communautés...

La sensibilité intra et interspécifique des rhopalocères va générer des réponses différentes des espèces le long d'un gradient d'urbanisation pouvant aboutir à une

structuration des communautés spécifiques (Ries *et al.* 2001; Polus *et al.* 2007). Globalement, l'urbanisation se traduit par une diminution de la richesse spécifique en rhopalocères (Blair & Launer 1997). Parfois, l'urbanisation peut favoriser des espèces pouvant atteindre d'importantes densités (Dickman 1987) ou encore faciliter le maintien et l'expansion d'espèces exotiques (cas du Brun des Pelargoniums, Sarto i Monteys 1992; Quacchia *et al.* 2008). Dans une large mesure, la biodiversité en milieux urbain et périurbain se caractérise par un gradient d'espèces où les espèces qualifiées de "généralistes" deviennent de plus en plus communes (notions abordées dans la partie IV.2). Davis & Glick 1978 mentionnent que l'urbanisation favorise les espèces qui ne sont pas confinées à un seul patch d'habitat ou un seul type d'habitat et qui sont capables d'exploiter la matrice urbaine qui entourent les différents patchs d'habitat (d'origines naturelle ou anthropique). Ces hypothèses semblent s'appliquer dans le cadre des rhopalocères (Blair & Launer 1997; Niell *et al.* 2007).

*b. ...et dans la compréhension des réponses fonctionnelles régissant les populations*

La forte sensibilité des rhopalocères aux fluctuations abiotiques d'un milieu en a fait un outil important dans la compréhension des réponses fonctionnelles des individus et de la structuration populationnelle en résultant (Hanski 1999). En effet, un pan important des recherches sur les rhopalocères est dédié à la biologie de leurs métapopulations en milieux fragmentés et plus particulièrement sur la dispersion et les échanges à l'intérieur de ces métapopulations. La théorie de la biogéographie des îles (MacArthur & Wilson 1967) et le concept de métapopulations (Hanski & Simberloff 1997) sont très utilisés afin de décrire l'impact de la fragmentation sur les communautés animales ou végétales (Baguette & Schtickzelle 2003; Schtickzelle *et al.* 2005; Yamanaka *et al.* 2009). En Europe, les premières mentions concernant des expériences permettant de fournir des indications relatives au fonctionnement des métapopulations de rhopalocères résultent de Dowdeswell *et al.* 1940. A leur suite, de nombreuses études de populations ont été conduites dans les années 1990 (Baguette & Neve 1994; Hanski *et al.* 1994; Neve *et al.* 1996) et de nouvelles méthodes d'analyses ont été développées (permettant notamment d'estimer les paramètres de survie des populations, Hanski *et al.* 2000 ou encore la capacité de charge d'un habitat, Ovaskainen 2003) et appliquées (Petit *et al.* 2001; Ricketts 2001; Wahlberg *et al.* 2002; Schtickzelle & Baguette 2004). Ces études ont permis d'analyser les principaux facteurs responsables des variations au niveau des taux de dispersion observés, comme les surfaces des patchs d'habitat et la distance entre ces patchs (Ricketts 2001; Schultz & Crone 2005), la qualité et la quantité des ressources disponibles à l'intérieur de ces patchs (Matter & Roland 2002; Binzenhöfer *et al.* 2007; Talsma *et al.* 2008) ou encore la nature de la matrice jouant sur la perméabilité du milieu (et donc les flux de dispersion entre ces patchs, Ross *et al.* 2005; Dover & Settele 2009). En raison de l'intégration de ces variables dans les réponses comportementales des individus, des modèles de dispersion interpatchs et au travers de corridors écologiques (Dover & Settele 2009) ont été développés comme le "*random walk simulation*" (Schultz & Crone 2001).

Des études en écologie de l'évolution ont démontré que les taux de dispersion, les comportements et les caractéristiques morphologiques des rhopalocères peuvent également évoluer en réponse à la structure paysagère (Hanski & Singer 2001; Heino & Hanski 2001;

Thomas & Hanski 2004) et à la répartition des plantes hôtes dans les patches d'habitat (Hanski & Singer 2001; Hanski & Heino 2003). Cependant, en milieux urbain et périurbain, les réponses fonctionnelles des individus à la structure paysagère et ses composantes peuvent être limitées par la perméabilité de la matrice (Hanski & Gilpin 1997). La difficulté d'intégrer l'ensemble de ces paramètres expliquent pourquoi une partie des mécanismes régissant les déplacements des rhopalocères ainsi que la sélection des patches d'habitat nécessaires à leur survie restent largement méconnus dans les écosystèmes anthropisés.

## 2. Le caractère généraliste des espèces communes

Une des premières interrogations que nous sommes amenés à nous poser lorsque nous étudions la biodiversité urbaine, dans le cadre des rhopalocères comme pour les autres taxons, est celle des espèces communes. En effet, le pont entre l'étude des conséquences de l'urbanisation sur la biodiversité et les espèces communes semble naturel dans le langage courant, mais scientifiquement il convient de définir au préalable ce qu'est une espèce commune. Or cette notion est loin d'être simple. La définition d'une espèce "commune" reste subjective et repose dans la majorité des études sur la notion de "rareté" d'une espèce (notion souvent controversée dont les différents aspects sont développés dans Gaston 1994). Cette notion de rareté fait principalement référence à des critères spatiaux de répartition géographique (Grill *et al.* 2002; Joseph *et al.* 2006). Sur la base des critères géographiques, les assemblages d'espèces composés d'un continuum d'espèces qualifiées de "rares" si leurs aires de répartition sont restreintes et de "communes" si leurs aires de répartition sont larges (Ricotta *et al.* 2008). Cependant, si le critère de présence d'une espèce permet d'établir son aire de répartition, une des caractéristiques majeures des espèces rares tient au fait qu'elles peuvent être majoritairement qualifiées de spécialistes (voir encadré B).

De nouvelles recherches ont montré que les espèces se répartissent également suivant un gradient de spécialisation (Julliard *et al.* 2006). Cette spécialisation constitue une composante de la rareté (tout comme l'abondance des espèces ou leur aire de distribution). Par conséquent, il est donc possible de classer les espèces rares et communes suivant ce

### Encadré B: Espèces spécialistes et généralistes

La définition d'une espèce généraliste ou spécialiste dépend fortement du contexte d'étude et de l'échelle temporelle et spatiale à laquelle elle est mesurée. La spécialisation écologique d'une espèce peut être à la fois considérée comme le reflet des besoins d'une espèce mais également comme les impacts de cette espèce sur l'environnement (Devictor *et al.* 2010). Ces définitions reposent sur le concept de niches écologiques discernant l'approche Grinnellienne et Eltonnienne (pour plus de détails sur ces deux approches à la base du concept de spécialisation écologique, se référer à Devictor *et al.* 2010).

A titre d'exemple, Julliard *et al.* 2006 se basent sur la notion de niches écologiques afin de définir une espèce généraliste comme ayant une large gamme de niches écologiques. En effet, c'est sur la base du nombre d'habitats occupés par les espèces qu'est défini le degré de spécialisation. Dans le cas d'une spécialisation alimentaire, un individu généraliste peut exploiter une gamme de ressources/plantes plus importante qu'une espèce définie comme spécialiste.

Un des points clé de la spécialisation écologique vient de l'extension de son concept du niveau spécifique à d'autres niveaux d'organisation plus intégratifs (comme l'échelle d'une population ou d'une communauté). En effet, la spécialisation d'une communauté peut être estimée comme la spécialisation moyenne des espèces présentes dans cette communauté (e.g. le Community specialization Index de Devictor *et al.* 2008).

nouveau gradient, moins dépendant de l'échelle spatiale relative à leurs aires de répartition. Cette classification permet une meilleure intégration des caractéristiques intrinsèques des espèces et de mieux comprendre leurs interactions biologiques au sein des milieux anthropisés. Dans nos travaux, nous avons donc favorisé l'approche relative à la spécialisation écologique des espèces pour qualifier une espèce de "commune". Globalement, ces espèces communes présenteront un degré de spécialisation moindre que les espèces rares (Fleishman *et al.* 2000).

Par ailleurs, bien que les espèces rares puissent avoir un rôle important dans le fonctionnement écologique d'un écosystème, la contribution de espèces communes est particulièrement marquée en raison de l'importance des relations entre l'abondance des espèces, leurs biomasses, leurs distributions et les fonctions écosystémiques associées (Gaston 2002). Elles sont, par définition, abondantes et une faible réduction de leur taux d'abondance peut signifier une réduction importante du nombre d'individus et par conséquent, influencer les assemblages à des échelles géographiques larges (Jetz & Rahbek 2002; Gaston & Fuller 2007).

## **V. Problématiques clés abordées dans cette thèse par l'étude des réponses fonctionnelles des rhopalocères dans un contexte d'urbanisation**

### **1. Vers une mesure de la qualité de la diversité floricole en ville, le cas des espèces exotiques**

Avec l'hétérogénéisation et la fragmentation des habitats, une des principales menaces générée par l'urbanisation vient de l'introduction d'espèces exotiques (French *et al.* 2005; Hooper *et al.* 2005; Ishii *et al.* 2008). En effet, de manière intentionnelle ou non, l'activité humaine génère l'installation et la prolifération d'espèces introduites (cas du brun des Pélargoniums, Quacchia *et al.* 2008, de la blatte germanique, Atkinson *et al.* 1990 ou de l'ailante, Knapp & Canham 2000). Parmi les exemples les plus étudiés, la flore et son cortège d'espèces horticoles utilisées notamment dans l'aménagement des espaces verts urbains (Muratet 2006; Clergeau 2007) représentent une part importante d'espèces exotiques recensées (Encadré C<sup>7</sup>).

Cette diversité floristique en milieux urbain et périurbain représente une importante source alimentaire pour de nombreuses espèces (comme les abeilles ou les bourdons, McFrederick & LeBuhn 2006; Matteson *et al.* 2008). Mais en milieux anthropisés, la qualité des ressources est aussi importante que sa répartition. En effet, les jardins privés qui dominent dans la zone urbaine sont souvent plus riches en espèces végétales et donc en ressources potentielles que les grands espaces verts publics des zones périurbaines (Comba *et al.* 1999; French *et al.* 2005). Cependant, dans les milieux urbanisés, les espèces végétales ornementales utilisées constituent une importante source d'espèces exotiques (Figure 6) et Sukopp *et al.* 1979 ont montré que le taux d'espèces végétales introduites est proportionnel à l'espace urbanisé.

---

<sup>7</sup> <http://www.iucn.org/>

## Encadré C: Exotique ou native ?

La définition du statut de nativité d'une espèce n'est pas simple. En effet, ce statut est généralement issue "du temps passé" par une espèce dans une zone géographique donnée. L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (2002) a statué sur le caractère exotique ou non d'une espèce.

Une espèce native ou indigène fait référence à une espèce qui est naturellement présente dans la zone considérée, c'est-à-dire que la dispersion de cette espèce s'est effectuée indépendamment de toute intervention humaine. D'une manière générale, une espèce présente sur un site avant le Néolithique peut être considérée comme native.

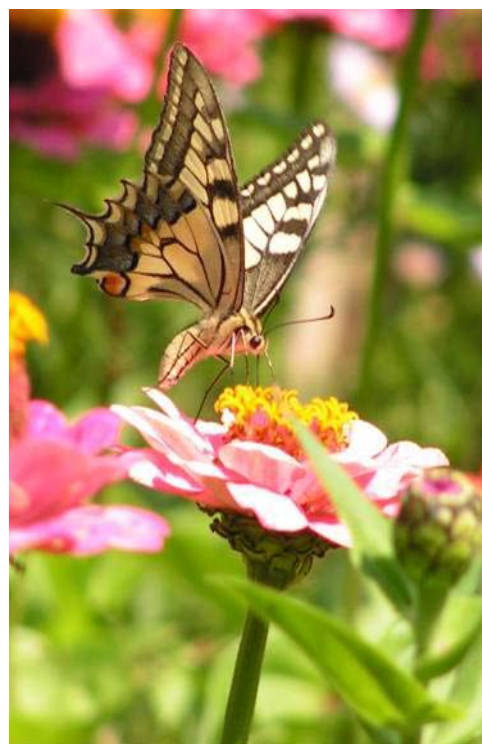
Une espèce non-native, non-indigène ou encore communément appelée exotique se réfère à une espèce qui n'est pas présente naturellement sur la zone d'intérêt, ou alors que son apparition est liée à l'intervention humaine par divers mécanismes de déplacements.

L'un de ces mécanismes est l'introduction, qui constitue une libération accidentelle ou délibérée d'un organisme dans la nature dans une zone où l'espèce n'est pas native. Cette espèce peut être considérée comme naturalisée si son maintien dans la zone est assuré par un système populationnel viable.

Pour les rhopalocères, les relations entretenues avec la flore sont de deux types. Les individus utilisent (1) certaines plantes qualifiées de plantes "hôtes" nécessaires au développement des stades larvaires (Dennis 1992; Dennis *et al.* 2004; Agrawal & Fishbein 2006) et (2) des plantes dites "nectarifères" utilisées comme source d'énergie par les imagos (Baz 2002; Kunte 2007). Mais, si la spécialisation des papillons vis-à-vis de leurs plantes hôtes est bien connue (Dennis *et al.* 2004; Krauss *et al.* 2004; Talsma *et al.* 2008), moins d'informations sont en revanche disponibles en ce qui concerne la spécialisation alimentaire des imagos vis-à-vis du nectar (Potts *et al.* 2003). Pourtant, à l'état imaginal, les rhopalocères utilisent le nectar comme principale source d'énergie qui contiennent de nombreux composants comme des sacharides, des acides aminés (impliqué notamment dans la fécondation, Mevi-Schutz & Erhardt 2005), des lipides et des alkaloïdes dissous dans l'eau (Percival 1961; Alonso Mejia *et al.* 1997; Rusterholz & Erhardt 1997; Comba *et al.* 1999; Rusterholz & Erhardt 2000).

La composition du nectar variant d'une plante à l'autre, certaines études montrent que les rhopalocères présentent des patterns de visite des fleurs variables en fonction des espèces considérées (Feber & Smith 1995). Le prélèvement de ce nectar dépend donc en particulier de sa qualité (Alonso Mejia *et al.* 1997) mais également de l'adéquation entre les caractéristiques physiques des papillons et celles des fleurs (Dennis 1992; Gomez & Zamora 1999). Les années de coévolution entre les papillons et la structure florale des plantes ont conduit à la spécialisation des appareils buccaux de certains rhopalocères (Bloch & Erhardt 2008).

Dans ce contexte et sachant que les milieux urbains sont abondamment fleuris pour des raisons esthétiques, il paraît judicieux de s'interroger sur la disponibilité alimentaires des ressources nectarifères fournies par les plantes exotiques et natives en milieux urbains, et les



**Figure 6: *Papilio machaon* sur une espèce exotique originaire d'Amérique centrale *Zinnia elegans* très répandue dans nos jardins**

conséquences de l'implantation de ces fleurs exotiques sur les rhopalocères dans les milieux fortement anthropisés.

## 2. Une meilleure compréhension des systèmes proie/prédateur face à la fragmentation des milieux

Les parasitoïdes (Encadré D) constituent un des principal régulateur des populations de rhopalocères. En effet, bien que certaines études recensent et analysent l'impact de la prédation par prélèvement (exemple des oiseaux ou des araignées, Koh & Menge 2006), le taux de prédation par les parasitoïdes sur les stades précoces des rhopalocères représente leur principale source de régulation à l'échelle métapopulationnelle (jusqu'à 80% d'une population chez la piéride du chou, Feltwell 1981).

D'une manière générale, les mécanismes régissant les relations interspécifiques sont bien référencés dans les systèmes proies-prédateurs tels que les relations entre les parasitoïdes et leurs hôtes (Coley & Barone 1996; Didham *et al.* 1996).

Pourtant, si les prédateurs et les parasitoïdes sont susceptibles d'être repartis de manière hétérogène dans l'espace et dans le temps (Boulinier & Lemel 1997), le rôle de la prédation comme facteur de qualité de l'habitat est très rarement pris en compte dans les études relatives à la répartition des espèces suivant un gradient environnemental. Plus encore en milieu anthropisé, où peu d'informations sont disponibles sur les relations entre les parasitoïdes et leurs hôtes (Gibb & Hochuli 2002; Barczak *et al.* 2005).

A l'heure actuelle, même si des premiers résultats sur les conséquences de la fragmentation ont été obtenus sur certaines communautés de parasitoïdes (Salvo *et al.* 2005), ils font encore l'objet d'importantes spéculations suggérant que les espèces peuvent répondre différemment à la fragmentation induite par l'urbanisation (Alaruiikka *et al.* 2002; Connor *et al.* 2002). Gibb & Hochuli 2002 ont montré que les parasitoïdes sont influencés négativement par les perturbations d'ordre anthropogénique alors que d'autres études montrent que des communautés de parasitoïdes du genre *Aphis* (Barczak *et al.* 2005) ou *Liriomyza* (Fenoglio *et al.* 2009) ne sont pas influencées par la fragmentation liée à l'urbanisation.

Malgré tout, l'étude des relations proie/prédateur peut aboutir à l'élaboration de nouvelles hypothèses afin de mieux comprendre les réponses fonctionnelles à la base de la structuration des communautés de parasitoïdes et de rhopalocères. En effet, Combes 2001 souligne que l'hétérogénéité de l'abondance des parasites peut être liée à leur mode de dispersion, qui peut être lui-même lié au mode de dispersion des hôtes. Bien que la forte pression anthropique nuise à l'équilibre et à la structuration des populations de rhopalocères, il se peut que l'urbanisation représente une barrière pour les parasitoïdes (Feltwell 1981),

### Encadré D : Les parasitoïdes sont-ils des prédateurs ?

Aujourd'hui encore, la distinction d'un insecte parasitoïde comme prédateur ou parasite reste subtile. En effet, un prédateur est un organisme libre qui se nourrit aux dépens d'un autre en le tuant. Le parasite lui ne mène pas de vie libre. Il est par définition, au moins à un stade de son développement, lié à la surface (ectoparasite) ou à l'intérieur (endoparasite) de son hôte et conduit en général à une baisse de sa fitness.

La spécificité des parasitoïdes tient au fait qu'une fois le processus de parasitisme engagé, l'hôte est systématiquement tué à la fin du développement du parasitoïde. De part cet aspect, il peut être considéré comme un prédateur, cependant il y a encore débat aujourd'hui pour considérer ce parasite particulier comme un prédateur.

diminuant de fait la pression de prédation des espèces présentes en milieux urbain et périurbain.

### **3. Une meilleure compréhension des processus de maintien des espèces dans les milieux fragmentés**

Les effets de la fragmentation d'un milieu peuvent être étudiés à différents niveaux d'organisation biologique (de la sélection génétique de certains traits, Coulon *et al.* 2004, à des changements globaux responsables de la répartition d'une espèce, Hill *et al.* 2006). A l'échelle de l'espèce, trois solutions principales permettent leur persistance dans des milieux fortement fragmentés. Ces espèces peuvent (1) utiliser certaines composantes de la matrice composant le paysage pour augmenter leur probabilité de survie (Layman *et al.* 2004), (2) maintenir un système de populations viables au sein d'un patch d'habitat (valable notamment pour les espèces pouvant se contenter de surfaces réduites comme les invertébrés, Holyoak *et al.* 2005) et (3) être très mobiles afin de maintenir une structuration méta-populationnelle viable (Hanski 1999; Wood & Pullin 2002; Baguette & Schtickzelle 2006)

En milieux anthropisés, notamment en raison de la difficulté d'échantillonnage, peu d'études ont analysé les stratégies de persistance des espèces inventoriées. Pourtant l'étude des réponses fonctionnelles de certaines de ces espèces permettraient de fournir des éléments de réponses sur les processus écologiques impliqués dans leur maintien. En effet, dans le cas d'une espèce ayant d'importantes capacités de dispersion, l'analyse de ses réponses fonctionnelles face à la fragmentation permettrait d'identifier les voies de dispersion privilégiées de cette espèce. Ce premier pas vers l'identification des corridors écologiques<sup>8</sup> permettrait à long terme de minimiser l'impact des infrastructures sur la biodiversité en intégrant dans les schémas d'urbanisation les besoins nécessaires au maintien des espèces.

## **VI. Comment étudier les rhopalocères en milieux urbain et périurbain ?**

La principale difficulté rencontrée par les scientifiques en milieu urbain reste l'accès aux données. En effet, la très importante structuration du paysage génère des problématiques très spécifiques en termes d'échantillonnage et ce, quelque soit le taxon étudié. A titre d'exemple, en Île-de-France, si les parcs et les jardins publics représentent des sites accessibles, 35% des habitats disponibles pour les rhopalocères sont constitués de jardins privés ou de zones à accès restreint. Un des enjeux majeur pour une meilleure compréhension de la nature en ville tient donc à l'accès aux informations relatives à ces jardins. Le Muséum national d'Histoire Naturelle, dans le cadre de Vigie Nature, a très bien cerné ce problème et a développé de nombreux observatoires de biodiversité afin d'inciter les particuliers à observer la faune et la flore relative aux jardins (Observatoire des Papillons des Jardins, Observatoire des Escargots...). Ces observatoires s'inscrivent dans un cadre global de sciences qualifiées de "participatives". L'utilisation des sciences participatives dans la mise en place de protocoles scientifiques est assez récente mais permet la mise en place d'étude à larges échelles, aboutissant à l'observation de patrons d'espèces généraux mais également offrant l'opportunité de répondre à des questions scientifiques précises.

---

<sup>8</sup> Les corridors écologiques d'une espèce se définissent comme l'ensemble des voies favorisant ses déplacements au sein d'un paysage (Debinski & Holt 2000)

## 1. Les sciences participatives : une émergence récente, un succès croissant

Les sciences participatives regroupent l'ensemble des expériences scientifiques faisant appel à la participation de personnes volontaires afin de mener à bien un projet de recherche. En écologie, ce courant est relativement récent et les premières mentions datent seulement de quelques dizaines d'années. Les sciences participatives peuvent être définies comme la participation de personnes non-scientifiquement reconnues dans la collection de données et ce, dans un but d'investigation scientifique (Trumbull et al. 2000).

Dès la fin des années soixante, Arnstein 1969 initie une typologie relative à la participation des personnes. En effet, ce dernier définit huit niveaux de participation s'échelonnant de la "non-participation" des personnes à ce qu'il définit comme le "citizen control" qui est un processus de participation dans lequel les participants ont un contrôle total sur les décisions qui découlent de leur participation. Cette typologie a été affinée dans un cadre scientifique en fonction des différentes interprétations et utilisations recensées par Pretty 1995, Tableau 1). Il est utile de différencier les types de participation afin de comprendre comment cette participation peut influencer les expériences scientifiques.

**Tableau 1: Typologie de la participation des personnes et leurs caractéristiques (suivant Pretty 1995).**

| Typology                                 | Characteristics of each type                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Manipulative participation            | Participation is simply a pretence, with "people's" representatives on official boards but who are unelected and have no power.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| 2. Passive participation                 | People participate by being told what has been decided or has already happened. It involves unilateral announcements by an administration or project management without any listening to people's responses. The information being shared belongs only to external professionals.                                                                                                                                                                                                                                |
| 3. Participation by consultation         | People participate by being consulted or by answering questions. External agents define problems and information gathering processes, and so control analysis. Such a consultative process does not concede any share in decision making, and professionals are under no obligation to take on board people's views.                                                                                                                                                                                             |
| 4. Participation for material incentives | People participate by contributing resources, for example, labor, in return for food, cash or other material incentives. Farmers may provide the fields and labor, but are involved in neither experimentation nor the process of learning. It is very common to see this called participation, yet people have no stake in prolonging technologies or practices when the incentives end.                                                                                                                        |
| 5. Functional participation              | Participation seen by external agencies as a means to achieve project goals, especially reduced costs. People may participate by forming groups to meet predetermined objectives related to the project. Such involvement may be interactive and involve shared decision making, but tends to arise only after major decisions have already been made by external agents. At worst, local people may still only be coopted to serve external goals.                                                              |
| 6. Interactive participation             | People participate in joint analysis, development of action plans and formation or strengthening of local institutions. Participation is seen as a right, not just the means to achieve project goals. The process involves interdisciplinary methodologies that seek multiple perspectives and make use of systemic and structured learning processes. As groups take control over local decisions and determine how available resources are used, so they have a stake in maintaining structures or practices. |
| 7. Self-mobilization                     | People participate by taking initiatives independently of external institutions to change systems. They develop contacts with external institutions for resources and technical advice they need, but retain control over how resources are used. Self-mobilization can spread if governments and NGOs provide an enabling framework of support. Such self-initiated mobilization may or may not challenge existing distributions of wealth and power.                                                           |

L'intérêt des sciences participatives dans la collecte de données à large échelle est incontestable. Cependant, le concept de sciences participatives va au-delà de la collection de données et peut s'intégrer dans un processus décrit par Rosenzweig 2003 sous l'appellation d'écologie de la réconciliation. En effet, cette vision de l'écologie se base sur une gestion consciencieuse de l'environnement en impliquant directement les citoyens, notamment en établissant des habitats permettant la conservation de la diversité biologique à l'endroit où ils vivent, travaillent ou se détendent. Car depuis des siècles, les sociétés humaines ne cessent de tenter de contrôler la nature en se déconnectant de cette dernière. Un des éléments clés pour les politiques de restauration de la nature réside dans la suppression de cette dichotomie dans la mesure où le dualisme Homme/nature est l'une des plus importantes causes de dégradation de la biosphère par l'Homme (Ruth & Ruth-Balaganskaya 2000; Leslie & Little 2003).

Dans ce contexte, le développement de l'écologie urbaine va (1) faciliter la reconnexion des citoyens et de la nature (dans un processus de mise en relation des citoyens avec la nature) et (2) permettre la réconciliation de l'Homme et de la nature (en impliquant les citoyens dans les démarches de gestion de l'environnement). L'importance de l'intégration de la biodiversité dans les zones urbaines a été notamment officialisée en 2007 par des engagements ministériels pris au cours du Grenelle de l'Environnement (Encadré E).

#### Encadré E: Extraits du Grenelle de l'Environnement

##### 2. Préserver et gérer la biodiversité et les milieux naturels

[...] L'artificialisation rapide du territoire est un facteur majeur de perte de biodiversité. Les surfaces artificialisées de France métropolitaine représentent 8,3% du territoire, un des plus forts taux européens. Entre 1982 et 2004 elles ont augmenté de 43%. Par ailleurs, la surface occupée par l'agriculture et l'élevage (53% du territoire) diminue constamment. [...]

Engagement 73 : La trame verte est un outil d'aménagement du territoire, constituée de grands ensembles naturels et de corridors les reliant ou servant d'espaces tampons, reposant sur une cartographie à l'échelle 1 :5000. Elle est complétée par une trame bleue, formée des cours d'eau et masses d'eau et de bandes végétalisées généralisées le long de ces cours d'eau et masses d'eau. Elles permettent de créer une continuité territoriale, ce qui constitue une priorité absolue. La trame verte et bleue est **pilotée localement en association avec les collectivités locales et en concertation avec les acteurs de terrain, sur une base contractuelle, dans un cadre cohérent garanti par l'Etat** [...]

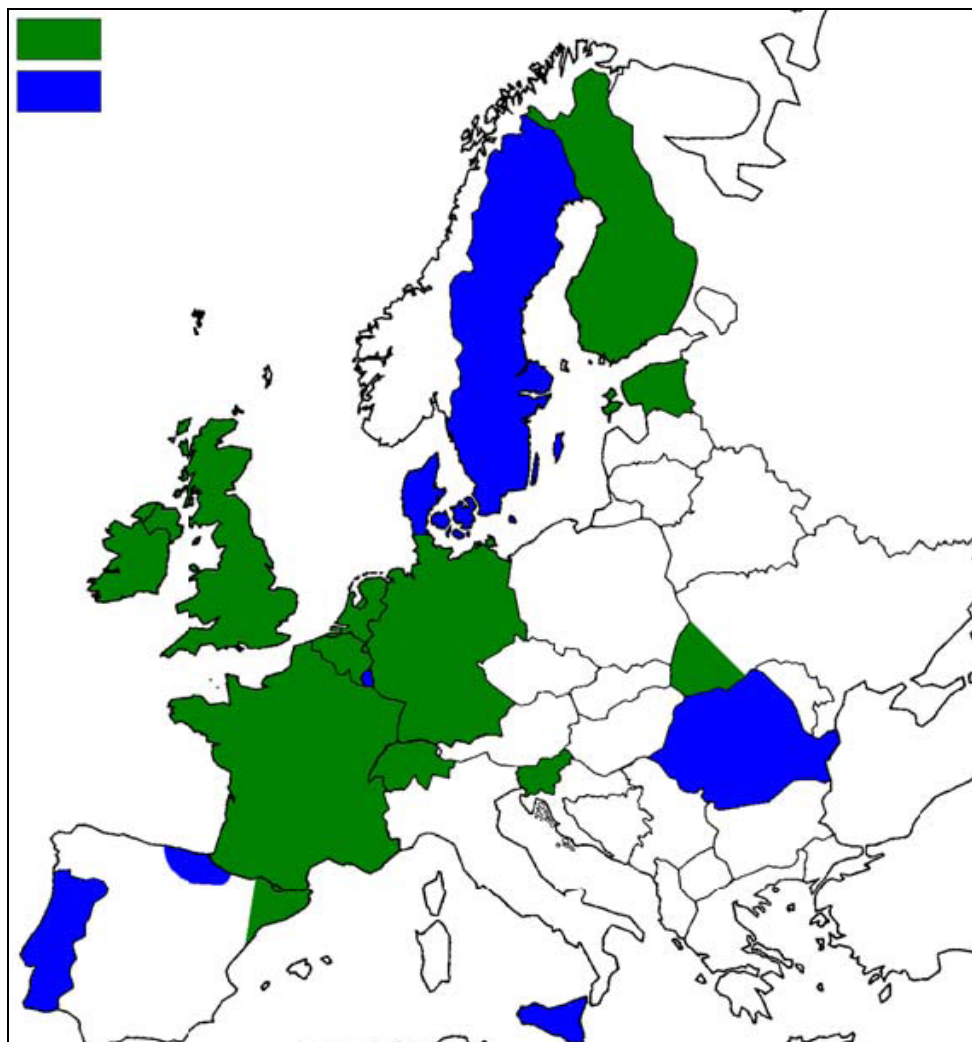
Engagement 76 : **Restaurer la nature en ville** et ses fonctions multiples : anti-ruissèlement, énergétique, thermique, sanitaire (eau, air, bruit, déchets), prévention de l'usage de produits chimiques, esthétique, psychologique

[www.legrenelle-environnement.fr](http://www.legrenelle-environnement.fr)

Les sciences participatives permettent donc la construction d'un savoir commun par l'implication des volontaires dans un processus d'apprentissage de nouvelles connaissances mais également en favorisant l'acquisition de nouvelles compétences. Cependant, si comme toutes les recherches, les savoirs et les informations générés par les sciences participatives sont également construits dans un contexte socio-économique et politique particulier, elles dépendent également de la nature des questions posées, des méthodes utilisées, ainsi que des moyens mis en place par les scientifiques élaborant les protocoles (Mc Allister 1999; Evans *et al.* 2005). Le succès des sciences participatives réside dans l'information et la sensibilisation des volontaires, mais aussi de leur intégration comme acteurs afin de les amener à réfléchir sur les démarches employées (Ostrom 2005).

## 2. Les sciences participatives à la base du développement des observatoires de biodiversité, le cas des rhopalocères

Le premier observatoire<sup>9</sup> relatif aux rhopalocères a été mis en place en Grande Bretagne en 1976 (Van Swaay *et al.* 2008). Depuis, de nombreux observatoires ont vu le jour en Europe (Figure 7).



**Figure 7: Localisation des pays ayant mis en place des programmes de suivi des rhopalocères à l'échelle nationale (les programmes sont actifs dans les zones colorées en vert et sont en cours de développement dans les zones colorées en bleu). Carte extraite de Van Swaay *et al.* 2008.**

Les raisons relatives à la mise en place de tels suivis nationaux sont multiples. En effet, bien que le déclin des espèces de papillons en Europe ait été estimé par l'étude de leur aire de distribution (Telfer *et al.* 2002), cette approche souffre de certains points faibles. Comme le soulignent Thomas & Abery 1995a, cette approche sous-estime le taux de déclin de la population dans la mesure où la décroissance des espèces en termes de nombre d'individus

<sup>9</sup> Un observatoire de biodiversité peut se définir comme un programme de suivi d'une espèce ou d'un groupe taxonomique à large échelle (souvent nationale). Les données sont issues d'observations faites par des volontaires suivant un protocole standardisé. La centralisation ainsi que le traitement des informations est généralement réalisée par une institution ou une organisation responsable de l'observatoire.

s'effectue généralement avant qu'elles ne disparaissent à l'échelle régionale et locale. De plus, Dennis *et al.* 1999 indiquent que de nombreuses données relatives à la distribution des espèces souffrent de grandes disparités. En effet, la distinction entre les changements de la distribution réelle et effective des individus puis celle induite par les disparités est liée à l'effort d'échantillonnage. C'est la raison pour laquelle les estimations fiables des tendances des espèces doivent être de préférence issues de données relatives à la distribution des espèces venant de séries temporelles longues et à larges échelles. Malgré tout, la fiabilité des tendances provenant de données issues de longues séries temporelles n'est pas suffisante pour assurer la validité des conclusions que nous pouvons en tirer. En effet, les efforts d'échantillonnage relatifs aux protocoles de suivi doivent être standardisés (Pollard 1977), processus rendu possible à large échelle par la mise en place de ces observatoires nationaux.

### 3. Une qualité des données souvent remise en cause... à tort !

D'une manière générale, si les sciences participatives permettent l'accumulation importante de données à large échelle, la collecte des données par des néophytes reste malgré tout une source de réticence majeure pour de nombreux scientifiques. Dans le cadre de l'étude de la spécialisation alimentaire des rhopalocères (Manuscrit III), nous avons pu évaluer le pourcentage d'erreurs des participants sur l'identification des 28 espèces (ou groupes d'espèces) de papillons communs recensés dans l'Observatoire des Papillons des Jardins. Pour un total de 3556 papillons photographiés et identifiés par des néophytes puis ayant été soumis à une vérification, un taux d'erreur de 4.81% a mis en évidence. Par conséquent, les identifications fournies par les observateurs sur 3556 photos sont exactes à plus de 95%. Par ailleurs, en plus de la validation scientifique de l'Observatoire des Papillons des Jardins à l'échelle nationale, les résultats obtenus (Figure 8) démontrent que les erreurs portent majoritairement sur les espèces les moins rencontrées.

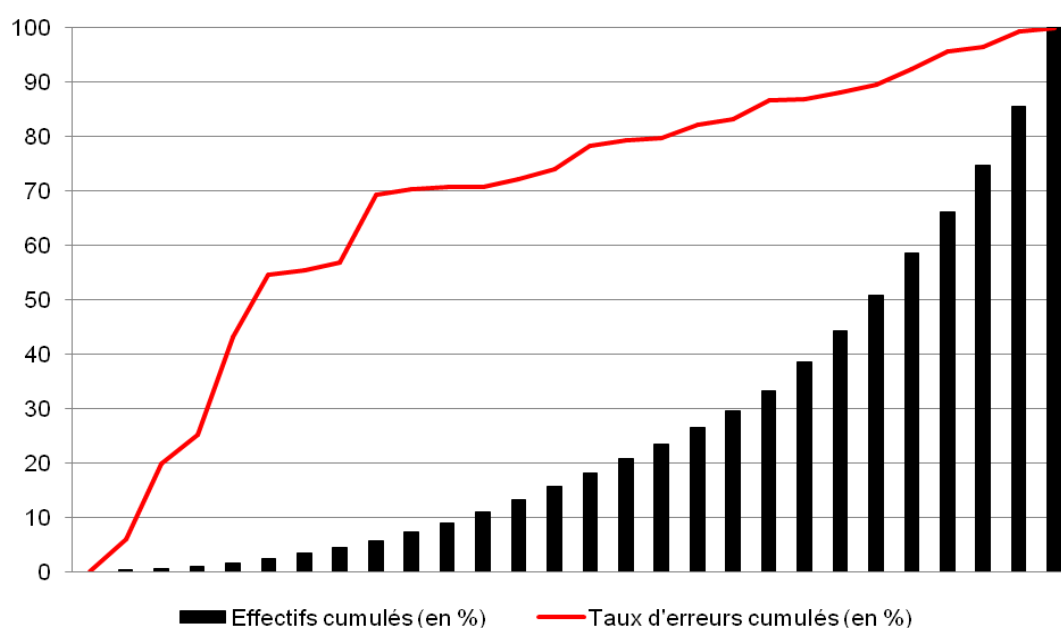


Figure 8: Effectifs cumulés croissants pour les 28 espèces de l'Observatoire des Papillons des Jardins et taux d'erreurs cumulés associés.

En effet, seulement 8 espèces (soit moins de 10% des observations) cumulent plus de 70% des erreurs. Cette expérience nous a également permis d'identifier quelles espèces sont les plus difficilement reconnaissables par les volontaires (comme les Hesperidae dont le taux d'erreurs atteint 23% mais qui représentent seulement 1% des observations) et donc de créer des fiches d'identification spécifique à ces espèces. Les sciences participatives constituent donc un outil fiable dans le développement de protocoles scientifiques, que ce soit dans des programmes de suivis à long terme ou des expériences de sciences participatives ponctuelles permettant de répondre à des questions prédéfinies.

## ***Objectifs de la thèse***

---

Cette thèse s'inscrit fondamentalement à l'interface entre écologie des communautés et écologie du paysage. L'écologie du paysage permet d'analyser les processus écologiques à différentes échelles spatiales expliquant les réponses fonctionnelles des espèces composant une communauté. L'écologie des communautés quant à elle, permet une compréhension plus intégrative du fonctionnement des écosystèmes urbain et périurbain. Le but de cette thèse est donc d'apporter des éléments de réponses quant à l'impact de l'urbanisation sur les rhopalocères dans un premier temps à l'échelle des communautés par l'observation de patterns généraux d'espèces, puis dans un second temps en se focalisant sur les réponses fonctionnelles de certaines espèces pouvant expliquer ces patterns.

Les données utilisées dans cette thèse sur les aspects communautés des rhopalocères et les aspects fonctionnels sont issues de plusieurs protocoles développés à différentes échelles spatiales. En effet, si l'Observatoire des Papillons des Jardins et ces 4000 jardins suivis chaque année depuis 2006 offre une base de données permettant de décrire des patterns globaux des espèces à l'échelle nationale, cet observatoire permet également d'impliquer des volontaires dans des protocoles ponctuels de sciences participatives à des échelles plus locales. Ces protocoles nous ont permis de répondre à des questions scientifiques précises (Bergerot *et al.* 2009, Annexe 1) relatives aux réponses fonctionnelles des espèces pouvant être à l'origine de la structuration des communautés de rhopalocères.

Cette thèse se structure en deux grandes parties :

- Un premier chapitre relatif à l'impact de l'urbanisation sur les communautés de rhopalocères. Le but de ce chapitre est de décrire les patterns de répartition des espèces à large échelle afin d'identifier la structuration de leur communautés et les principaux facteurs écologiques impliqués (Chapitre I : Manuscrits I et II)
- Un second chapitre se focalise sur les réponses fonctionnelles des espèces face à des problèmes clés induit par l'urbanisation. (Chapitre II : Manuscrits III ; IV, V et VI).

### *Chapitre I : Impacts de l'urbanisation sur la structuration des communautés de rhopalocères*

Très peu de travaux se sont attachés à analyser l'impact de l'urbanisation à l'échelle des communautés sur les rhopalocères. Le premier objectif de cette thèse a donc été de décrire les patrons de distribution des communautés de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation (Manuscrit I).

Dans un second temps, nous avons identifié les facteurs écologiques majeurs responsables de la structuration de ces communautés de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation. Pour ce faire, plusieurs échelles d'études ont été prises en compte : l'échelle régionale (Manuscrit I) au travers de laquelle nous nous sommes interrogés sur les facteurs paysagers pouvant expliquer la répartition des communautés d'espèces, puis dans un second temps, nous avons abordés l'impact de facteurs locaux sur les espèces, à l'échelle des jardins privés (Manuscrit II).

## Chapitre 2 : Réponses fonctionnelles des espèces face à l'urbanisation

Dans ce chapitre, nous avons centré nos recherches sur certains points clés liés à l'urbanisation.

Dans un premier temps, nous avons abordé la question de la disponibilité en ressources alimentaires dans les zones urbaines. En effet, la ville concentre une part importante de plantes exotiques. Nous nous sommes demandé si la présence de ces espèces exotiques constitue une ressource d'énergie importante pour les rhopalocères et si cette disponibilité alimentaire constitue un facteur explicatif de la répartition des espèces au sein du paysage urbain (Manuscrit III).

Dans un second temps, il nous a paru judicieux d'investiguer l'impact de l'urbanisation au sein d'un réseau trophique. En effet, des études suggèrent un découplage possible des réponses fonctionnelles dans un système proie/prédateur suite à la fragmentation du milieu. Nous avons donc analysé l'impact de l'urbanisation (cas extrême de fragmentation) sur l'évolution des réponses fonctionnelles dans un système tritrophique bien connu (plante hôte- *Brassica oleracea*/papillon-*Pieris brassicae*/prédateur-*Cotesia glomerata*) le long d'un gradient d'urbanisation (Manuscrit IV).

Enfin, dans un troisième temps, nous avons focalisé nos recherches sur un aspect écologique essentiel dans le maintien des rhopalocères en milieux urbain et périurbain : leur mobilité. Par l'analyse des déplacements de deux espèces aux mœurs opposés, nous avons tenté d'apporter des éléments de réponse sur les mécanismes de maintien en milieux urbains du tircis (*Pararge aegeria*, espèce sédentaire dont le mâle est territorial, Manuscrit V) et de la piéride du chou (*Pieris brassicae*, espèce ayant d'importantes capacités de dispersion, Manuscrit VI).

# ***Structuration des communautés de rhopalocères***

---

## I. Méthodes utilisées et données obtenues

Pour comprendre les phénomènes biologiques et écologiques régissant la structuration des communautés des espèces à large échelle, les sciences participatives offrent un potentiel d'observation très important. Dans cette thèse, l'utilisation des données de l'Observatoire des Papillons des Jardins et la mise en place d'expériences participatives ponctuelles ont permis de mettre en évidence des assemblages d'espèces le long d'un gradient d'urbanisation et d'analyser quels sont les facteurs écologiques impliqués dans cette structuration à différentes échelles : locale (à l'échelle du jardin) et "paysagère" (c'est-à-dire à l'échelle des paysage au sein d'une région).

Dans un premier temps, le développement d'un protocole national de suivi des rhopalocères pour les gestionnaires (PROPAGE) a permis de mettre en évidence et de caractériser les assemblages d'espèces le long d'un gradient urbanisation (Manuscrit I). Puis, dans un second temps, avec l'utilisation du protocole PROPAGE (Manuscrit I) et les données de l'Observatoire des Papillons des Jardins (Manuscrit II), nous avons analysé les facteurs écologiques principaux structurant ces assemblages.

### 1. Données issues du protocole de suivi des papillons par les gestionnaires, PROPAGE

#### a. *Petit historique du protocole PROPAGE (PROtocolé PApillons GEstionnaires)*

En 2010 a été lancé un protocole national de suivi des rhopalocères nommé PROPAGE dans les espaces gérés par l'Homme (parcs, jardins, squares, prairies, zones de cultures...). Ce protocole revêt aujourd'hui un intérêt majeur dans les problématiques de sauvegarde de la biodiversité en zones urbaines. En effet, les préoccupations écologiques grandissantes des gestionnaires dans les milieux où la pression anthropique est forte (facteur de plus en plus pris en compte dans les campagnes de gestion) m'ont amené à travailler dès 2008 en partenariat avec les gestionnaires du Parc Départemental du Sausset (93) et des forestiers du Bois de Vincennes (75).

Le protocole de suivi de l'Observatoire des Papillons des Jardins est peu adapté aux espaces gérés présents en zones urbaines dans la mesure où il est destiné aux jardins de particuliers. Cette constatation nous a conduits à mettre en place un protocole de suivi spécifique à ces espaces ouverts en milieux urbains et à destination des gestionnaires. Après un affinement de la méthode et des outils utilisés en 2008 au sein du parc Départemental du Sausset et du bois de Vincennes, une première phase test a été lancée en 2009 avec succès dans la région Île-de-France grâce au concours du Conseil Général de Seine Saint Denis (93) et de la mairie de Paris (75). Sur la base de ces travaux, un protocole final a été adopté (nommé PROPAGE) et des documents adaptés ont été développés pour le lancement national de 2010 (Annexe 2).

### b. Le "Pollard walk, une méthode standardisée

La méthodologie la plus couramment utilisée dans le cadre de suivi des rhopalocères (comme c'est le cas dans le cadre de PROPAGE) est celle dite du "Pollard walk" (Pollard 1977). Cette méthode standardisée repose sur la définition de transect.

Un transect est défini comme un trajet fixe au sein d'un habitat homogène (Figure 9). D'une manière générale, ces suivis s'effectuent en Europe du mois d'avril jusqu'au mois de septembre. Ils s'effectuent dans des conditions météorologiques particulières (spécialement pour ce qui est de la température, du vent et de l'humidité, Annexe 2). La fréquence des suivis varie également en fonction des pays, d'une fois par semaine en Grande Bretagne et aux Pays Bas à trois fois par an pour PROPAGE. Bien qu'un suivi intensif hebdomadaire couvrant l'ensemble de la saison de vol des espèces permet d'estimer les tendances temporelles des populations mais également d'obtenir des informations relatives à la phénologie des espèces (Harker & Shreeve 2008), le suivi hebdomadaire reste lourd à mettre en place et nécessite un gros investissement de temps.

Par exemple, le UK Butterfly Monitoring Scheme<sup>10</sup> implique un suivi régulier de la faune lépidoptérique par un échantillonnage des sites durant toute la saison de vol (soit une fois par semaine durant 26 semaines).

Or, si l'objectif fixé est de produire des tendances à large échelle (e.g nationale), l'effort d'échantillonnage (en termes de fréquence de suivi) peut être réduit (Heliölä & Kuussaari 2005; Roy *et al.* 2007). Un effort d'échantillonnage réduit permet également de rendre compte de la diversité d'un milieu. Il a été montré qu'un protocole d'échantillonnage basé sur seulement trois sessions ciblées à des périodes précises durant la période de vol des papillons permet de rendre compte de la quasi-totalité des espèces préexistantes (Roy *et al.* 2007).

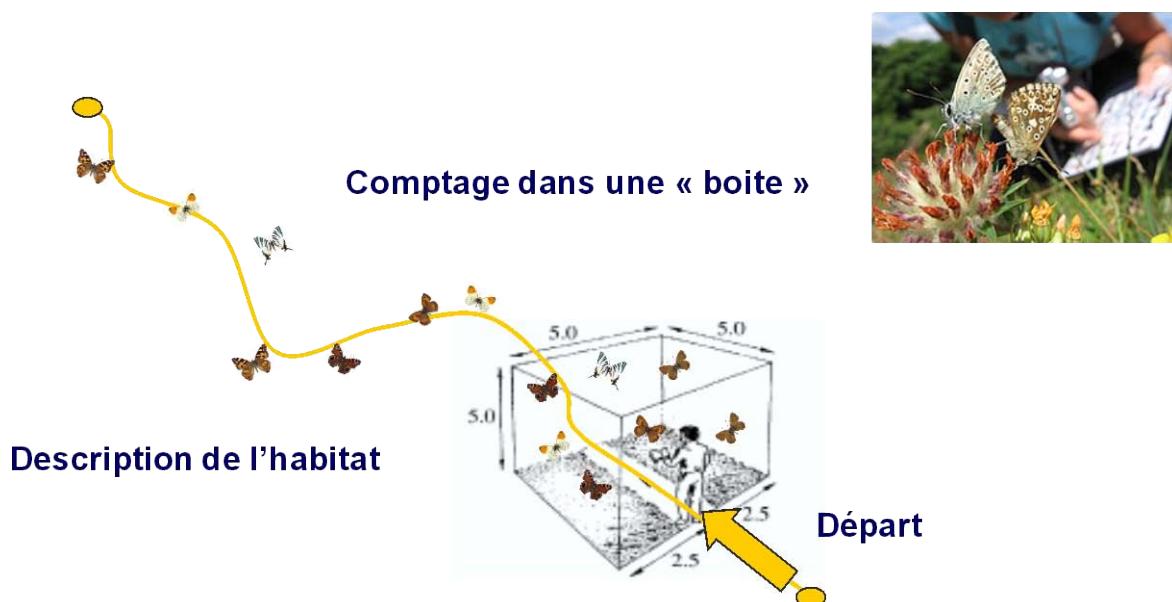


Figure 9: Schéma d'un transect.

<sup>10</sup> [www.ukbms.org](http://www.ukbms.org)

C'est sur ce point que réside l'originalité du protocole PROPAGE. En effet, la principale contrainte pour l'intégration des questionnaires à ces programmes de suivis nationaux réside dans l'investissement important de temps (et donc de coût) pour réaliser ce type de protocole. Cependant, la réduction des efforts de suivi nécessite de cibler les périodes clés où un maximum d'information peut être récolté (Roy *et al.* 2007).

Il est également nécessaire de mentionner un autre facteur souffrant souvent de critiques dans le développement de suivis par des volontaires, celui de la détectabilité. En effet, les observateurs ne détectent pas l'ensemble des individus présents au moment d'un transect (Dennis *et al.* 2006a; Kery & Plattner 2007), la probabilité de détection peut donc être inférieure à 1. Par ailleurs, cette détectabilité peut être variable (entre les dates, entre les espèces et entre les individus). Ces deux problèmes de détectabilité peuvent générer un biais dans les résultats. Cependant, Pollard 1977 a mis en évidence qu'il existe de fortes relations entre le nombre de papillons comptés par transect et les estimations des populations basées sur des expériences de Capture-Marquage-Recapture, suggérant une relative constance dans la détectabilité des espèces et des individus (notamment dans le temps), validant de fait les observations réalisées par transect.

*c. Vers la modélisation des communautés de Rhopalocères.*

Les données issues du protocole PROPAGE nous ont permis de modéliser les assemblages de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation suivant une méthode d'analyse de type réseau de neurones (Kohonen 2001) appelée "Self-Organising Map" (SOM). Le choix de cette méthode d'ordination se justifie car elle permet de classer géographiquement les sites d'échantillonnage dans un espace à deux dimensions sur la base des assemblages caractéristiques d'espèces (Giraudel & Lek 2001; Ibarra *et al.* 2005). Cette technique permet notamment de décrire précisément la diversité  $\beta$  entre les sites.

La première étape constitue la mise en place d'un modèle représenté par d'un réseau de neurones en deux dimensions. Chaque neurone ainsi obtenu regroupe les sites d'échantillonnage avec des communautés de rhopalocères composées d'espèces similaires. Par conséquent, chaque espèce possède une abondance moyenne associée à un neurone. L'analyse des abondances moyennes des espèces permet notamment d'apprécier leurs différents patrons de répartition dans la zone d'étude virtuelle représentée par le réseau de neurones. Dans une seconde étape, le réseau de neurone obtenu peut être divisé en plusieurs grands groupes appelés clusters par différentes méthodes de classification hiérarchique comme par exemple l'utilisation des distances euclidiennes suivant la méthode de Ward (utilisée dans le Manuscrit I). Ainsi, pour chaque espèce identifiée dans les clusters, nous pouvons calculer leurs valeurs dites "indicatrices" (*IndVal*) suivant la méthode de Dufrêne & Legendre 1997. Ces valeurs permettent la mise en évidence des espèces indicatrices au sein de chaque cluster. Les détails concernant les valeurs indicatrices des espèces sont donnés dans le Manuscrit I.

Enfin, dans une troisième étape, l'utilisation d'analyses multivariées (e.g Analyses Factorielle des Correspondances, AFC, Manuscrit I) permet d'identifier des associations entre groupes de variables (environnementales ou biotiques) et d'en obtenir une représentation

graphique facilitant l'interprétation des patterns écologiques des communautés d'espèces mises en évidence par Self-Organizing Map. Dans le cadre de la modélisation des communautés de rhopalocères en Île-de-France, une analyse discriminante a été utilisée pour déterminer (1) si les sites appartenant aux différents clusters peuvent être discriminés sur la base des différentes variables environnementales et (2) connaître les variables les plus discriminantes.

*d. L'Observatoire des Papillons des Jardins, la "french touch"*

Si chaque observatoire présente des spécificités, l'Observatoire des Papillons des Jardins<sup>11</sup>, débuté en 2006 en France et piloté par le Muséum national d'Histoire Naturelle, représente un exemple de choix ! En effet, la méthodologie engagée pour récolter les données ne reprend pas la méthode des transects, contrairement à la grande majorité des observatoires développés en Europe. Afin de permettre un suivi régulier dans les jardins de particuliers répondant à une diversité importante en termes de structuration paysagère et de taille (ne permettant donc pas la réalisation d'un transect), un protocole de comptage des papillons spécifique a été mis en place. Les volontaires doivent compter les papillons dans les jardins (privés ou publics) et noter les variables environnementales (e.g. la localisation géographique, la superficie du jardin, la composition florale du jardin, le type de paysage entourant le jardin ainsi que l'utilisation éventuelle de pesticide). Aucune contrainte sur la fréquence des observations n'est imposée. Les observateurs doivent, à la fin de chaque mois (de mars à octobre), enregistrer en ligne le nombre maximum d'individus de chaque espèce de papillons vue simultanément dans le jardin (pour plus de détails concernant le protocole de suivi, se référer au Manuscrit II) ainsi que l'effort de prospection. En raison des difficultés d'identification de certaines espèces, les volontaires doivent compter les papillons appartenant à une liste close de 28 espèces (ou groupe d'espèces) les plus fréquentes en France.

Le développement de cet observatoire de rhopalocères a pour but de suivre l'évolution des populations et de mieux comprendre les dynamiques écologiques, notamment en lien avec les changements climatiques. Cette base de donnée inclut l'abondance des espèces (ou groupe d'espèces) réparties sur 4727 communes Française (Figure 10).

Dans le cadre de l'analyse du fonctionnement des communautés de rhopalocères en milieux urbain et périurbain, les données obtenues de 2006 à 2009 nous ont permis d'étudier le rôle des facteurs globaux (à l'échelle du paysage) et locaux (à l'échelle des jardins) sur les espèces (Manuscrits I et II) et ont également été utilisées afin d'évaluer la sensibilité de ces espèces face à l'urbanisation (Manuscrit III).

---

<sup>11</sup> <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/spip.php?rubrique3>

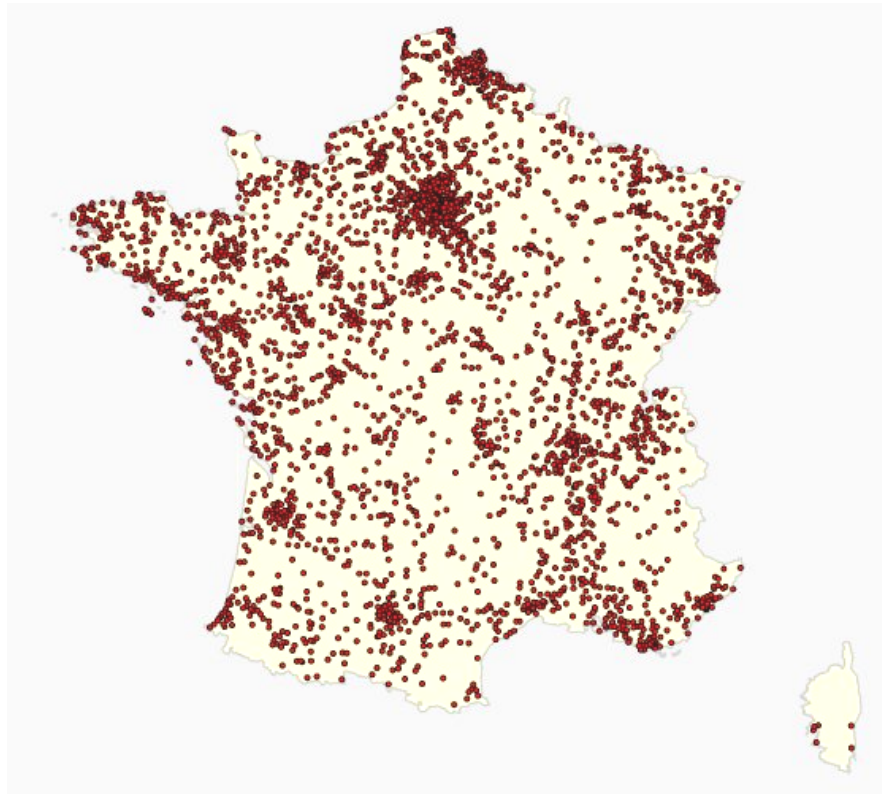


Figure 10: Localisation des 4727 communes représentées par le réseau de l'Observatoire des Papillons des Jardins

## II. Structuration spatiale des assemblages de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation

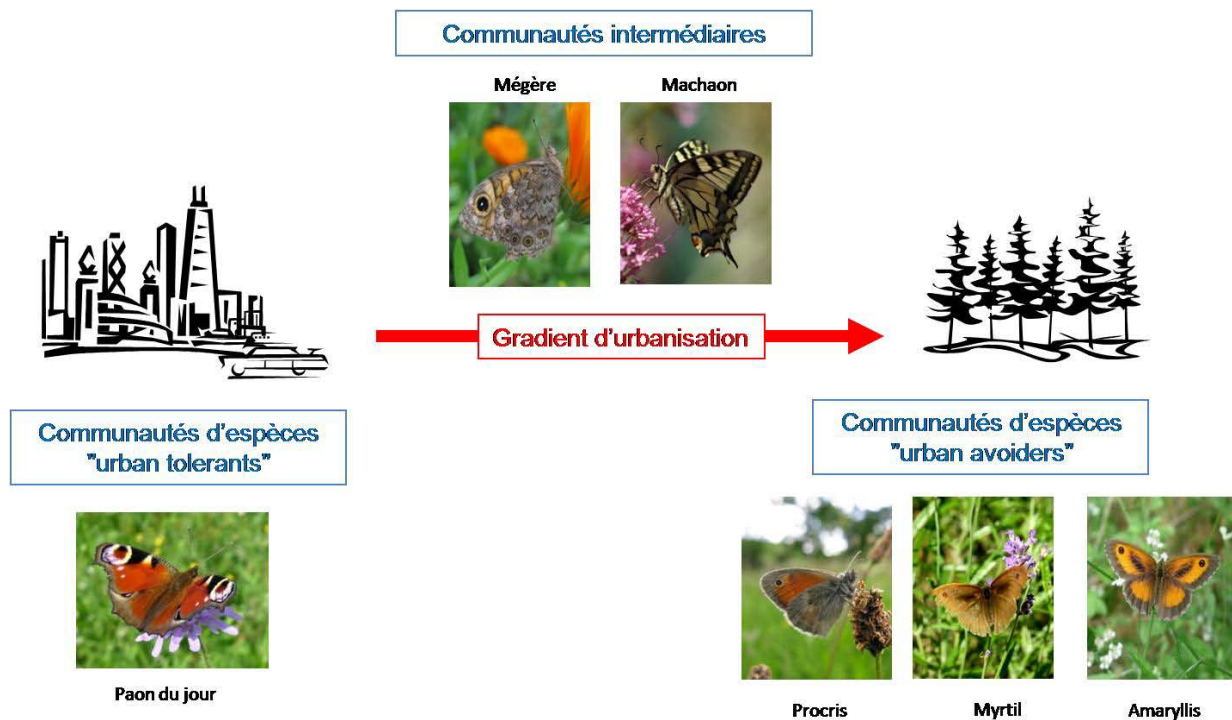
### 1. Urban avoiders et urban tolerants

Nous avons dans un premier temps mis en évidence l'existence d'assemblages particuliers de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation (Manuscrit I). Si la zonation des assemblages d'espèces le long de gradient environnementaux existe dans de nombreux clades (Cole *et al.* 2005; Lasne *et al.* 2007; Piscart *et al.* 2010), la mise en évidence d'assemblages caractéristiques d'espèces le long d'un gradient d'urbanisation est nouvelle, en particulier chez les rhopalocères.

A fine échelle, trois principaux types d'assemblages représentés par des espèces indicatrices ont pu être mis en évidence le long d'un gradient d'urbanisation (Manuscrit I). La distribution des espèces varie suivant ces assemblages tout comme la richesse spécifique et le degré de spécialisation moyen de ces communautés d'espèces. L'urbanisation génère donc une structuration des assemblages qui se traduit par une succession d'assemblages composés d'espèces pouvant être qualifiés "d'urban avoiders" jusqu'à des espèces "urban tolerants" (Figure 11).

Plus précisément, l'impact de l'urbanisation sur les assemblages de rhopalocères est tel qu'il est possible de distinguer des assemblages spécifiques le long de ce gradient. Nos résultats montrent que les assemblages d'espèces les plus tolérantes face à l'urbanisation sont ceux composés d'espèces généralistes telle que le tircis (*Pararge aegeria*). Cette structuration

des assemblages mis en évidence est en accord avec la littérature disponible sur d'autres autres taxons comme les bourdons (Goulson *et al.* 2005) ou encore les oiseaux (Julliard *et al.* 2006).



**Figure 11: Assemblages d'espèces mis en évidence le long d'un gradient d'urbanisation en Île-de-France (les espèces illustrées constituent des espèces indicatrices mises en évidence au sein des différents assemblages)**

Globalement, les assemblages situés en milieux urbanisés présentent une diversité taxonomique plus faible que les assemblages d'espèces localisés dans des milieux moins soumis à l'urbanisation. Ces changements en termes de richesse spécifique des assemblages dans l'espace sont liés au fait que chaque espèce présente des caractéristiques physiques et biologiques uniques. Les espèces vont être présentes au sein d'un paysage en fonction de leurs tolérances aux conditions abiotiques et des interactions générées avec d'autres espèces. Au sein d'un milieu fortement urbanisé, les conditions environnementales rudes moins facilement supportées par les espèces aboutissent à une diversité spécifique observée plus faible que dans les zones moins urbanisées. Les espèces "urban tolérants" présentes dans les assemblages urbains représentées dans nos résultats par le paon du jour (*Inachis io*) ont des caractéristiques spécifiques facilitant leur maintien dans des zones fortement perturbées (Hill *et al.* 1999). Ces espèces ont notamment un fort potentiel de colonisation leur permettant de contrebalancer les effets de la fragmentation sur la dynamique des populations. Ces espèces sont également bien représentées dans les zones cultivées où l'enrichissement des sols favorise le développement de leurs plantes hôtes (c'est le cas d'*Urtica dioica* pour le paon du jour au sein des parcs urbains et des bords de route).

Concernant les groupements d'espèces pouvant être qualifiés "d'urban avoiders", deux principaux assemblages ont été mis en évidence et illustrent parfaitement les besoins écologiques des espèces. Le premier assemblage représenté par le machaon, *Papilio machaon*

et la mégère *Lasiommata megera* (Figure 11) caractérise les espaces chauds et ouverts pouvant subir des contraintes anthropogéniques d'intensité moyenne comme les parcs. Le dernier assemblage est constitué d'espèce presque exclusivement prairiales et sont représentées entre autre par l'amaryllis, *Pyronia tithonus* ou le myrtil, *Maniola jurtina*.

## 2. Facteurs écologiques prépondérant structurant les communautés de rhopalocères

L'importante multiplicité des facteurs écologiques impliqués dans la structuration des assemblages de rhopalocères nous a amené à orienter nos recherches sur les facteurs environnementaux. En effet, si certaines espèces de rhopalocères comme l'azuré des mouillères (*Maculinea alcon*) dépendent de relations interspécifiques pour la réalisation de leur cycle écologique (via deux espèces de fourmis *Myrmica ruginodis* et *Myrmica scabrinodis*), leur sensibilité aux contraintes environnementales semblent prépondérantes dans la structuration de leurs communautés (Oostermeijer & Van Swaay 1998a). Les principaux besoins des espèces de rhopalocères sont dépendant de la structuration paysagère comme la recherche de plantes hôtes (Schweiger *et al.* 2006; Grill *et al.* 2008; Dover & Settele 2009) ou encore de nectar pour les imago (Barlow *et al.* 2008). Nous avons donc quantifié dans un premier temps les facteurs écologiques prépondérant dans la structuration des communautés de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation à large l'échelle (Manuscrit I). Puis, dans un second temps, nous avons analysé à fine échelle les caractéristiques écologiques des jardins impactant les rhopalocères (Manuscrit II). Le choix de cette échelle d'étude tient à la représentativité des jardins (publics et privés) en tant qu'espaces pouvant accueillir les rhopalocères en milieux urbain et périurbain. A titre d'exemple, en Île-de-France, les jardins privés représentent une part importante (35% pour Paris) des espaces verts disponibles.

### a. Facteurs écologiques prépondérant à l'échelle du paysage

Nous avons montré (Manuscrit I) une importante relation entre les assemblages de rhopalocères et les variables environnementales. Les principaux facteurs écologiques environnementaux mis en évidence sont des composantes d'ordre structurel (le type d'habitat, la proportion d'habitat rural et urbain ainsi que la surface du patch d'habitat) et fonctionnel (la distance au bois le plus proche, à la zone artificielle la plus proche et au parc le plus proche). Il apparaît clairement que l'urbanisation est un phénomène global influant sur l'ensemble de ces facteurs. En effet, par une fragmentation et une artificialisation des surfaces, les facteurs écologiques d'ordre fonctionnel comme la connectivité du paysage vont être directement influencés, tout comme les facteurs écologiques d'ordre structurel tel que la proportion d'habitat ou encore la taille des patches.

Nous avons mis en évidence que le type d'habitat constitue également un facteur écologique important dans la structuration des communautés de rhopalocères, et plus particulièrement en ce qui concerne les espèces "urban avoiders". Le type d'habitat est primordial pour leur maintien en raison des rôles écologiques qu'il joue (il fournit les plantes hôtes et nectarifères). Cependant, si la détermination du type d'habitat a été effectuée sur la base de relevés phytosociologiques dans notre cas, sa prise en compte peut se révéler d'une

importance cruciale dans la gestion d'un paysage. En effet, le paysage (pouvant être délimité et partitionné par son utilisation humaine) n'est pas forcément une échelle de gestion pertinente dans un cadre écologique. Nos résultats illustrent clairement que si pour le maintien d'espèces en milieux urbanisés la qualité de l'habitat est importante (Ellis 2003; Maes & Van Dyck 2005), elle n'est pas suffisante et nécessite l'intégration de facteurs écologiques d'ordre fonctionnel (comme le maintien de la connectivité entre les patchs d'habitat, Binzenhöfer *et al.* 2005; Burel & Baudry 2005).

*b. Facteurs écologiques à l'échelle locale : le cas des jardins*

Nous avons montré que les facteurs écologiques affectant l'abondance et la diversité des espèces de rhopalocères peuvent être globaux mais également locaux et identifiables à l'échelle des jardins (Manuscrit II). En effet, si l'urbanisation impacte négativement la majorité des espèces (Van Dyck *et al.* 2009), certains facteurs écologiques peuvent localement augmenter l'abondance des espèces et améliorer la diversité observée (Cozzi *et al.* 2008). Nous avons mis en évidence que certaines caractéristiques des jardins privés et publics (comme leur attractivité ou leur "naturalité") favorisent la diversité et l'abondance en espèces (Comba *et al.* 1999) en zones fortement urbanisées. Ces résultats montrent le rôle important que peuvent jouer les jardins comme zones refuges au sein d'un paysage fortement anthropisé.

Pourtant, la gestion des jardins à différentes échelles spatiales est nécessaire afin de maximiser le potentiel des zones urbaines pour le maintien et la conservation des espèces présentes en ville. En effet, si d'importantes variations apparaissent entre les jardins (Daniels & Kirkpatrick 2006), à l'échelle des paysages, des groupes de jardins proches peuvent fournir des habitats importants vis-à-vis des ressources alimentaires, des plantes hôtes mais également des voies de dispersion des espèces au sein de la matrice urbaine. Malgré tout, si les jardins présents en milieux urbains peuvent constituer des zones refuges pour les espèces, il est cependant important de noter que la qualité et la diversité de la végétation de ces jardins sont très dépendantes de leur entretien et des pratiques de jardinage utilisées.

### **3. Conclusions et perspectives**

Nous avons mis en évidence l'existence de communautés de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation. L'abondance et la richesse spécifique des espèces constituant ces communautés dépendent d'une part de facteurs globaux (identifiables à l'échelle du paysage) mais également de facteurs locaux (identifiables à l'échelle d'un jardin). Comme le montrent nos résultats, la question du choix de l'échelle d'étude constitue un facteur clé dans l'élaboration d'un protocole expérimental et son analyse doit donc être faite en conséquence.

Si nos résultats mettent en lumière des assemblages d'espèces, ils permettent également d'aborder la question de succession de ces assemblages le long d'un gradient environnemental (Pianka 1999; Young *et al.* 2001). En effet, l'idée de succession d'assemblages sous entend souvent qu'il existe un équilibre autour duquel le processus de succession abouti. Ce concept est fortement lié à celui des assemblages d'espèces qui offre la possibilité au sein d'un même habitat d'obtenir des communautés de composition et de

diversité différentes (i.e. des équilibres "alternatifs/intermédiaires") en raison d'histoires paysagères différentes. Il est donc possible que des facteurs écologiques structurant les communautés se déroulent sur des échelles de temps différentes. Par conséquent, une des limitations dans l'analyse des communautés d'espèces (valable pour nos résultats), tient dans la prise en compte du facteur historique (et donc temporel) dans l'explication des assemblages observés. Ces facteurs historiques agissent sur l'écosystème, soit pendant de longues périodes temporelles, soit de façon sporadique. Donc, tout autant que les conditions du milieu et que les interactions interspécifiques, l'état des assemblages d'espèces observés reflète son histoire. En milieu urbain, nous avons la chance de connaître l'histoire évolutive des paysages (Clergeau 2007) et son intégration constitue certainement une future étape dans les analyses d'assemblages d'espèces. Ce type de considération permettrait entre autre de savoir s'il existe des règles d'assemblage des espèces (Weither & Keddy 1999) et d'aboutir à des prédictions de biodiversité au sein des espaces fortement perturbés comme les milieux urbain et périurbain.

A plus courts termes, comme les assemblages d'espèces sont très intégratifs de l'ensemble des services fournis par un système écologique, de nouvelles recherches tendent à utiliser ces assemblages d'espèces comme base de travail notamment dans le développement de protocole de gestion et de mise en évidence de zones de conservation (Aarts & Nienhuis 2003; Bergerot *et al.* 2008). Par conséquent, bien que des améliorations restent à apporter (notamment par l'intégration des facteurs historiques), la mise en évidence d'assemblages spécifiques d'espèces le long d'un gradient d'urbanisation est une étape importante dans la compréhension de la répartition spatiale des espèces dans ces milieux en expansion.

# ***Réponses fonctionnelles des rhopalocères à l'urbanisation***

---

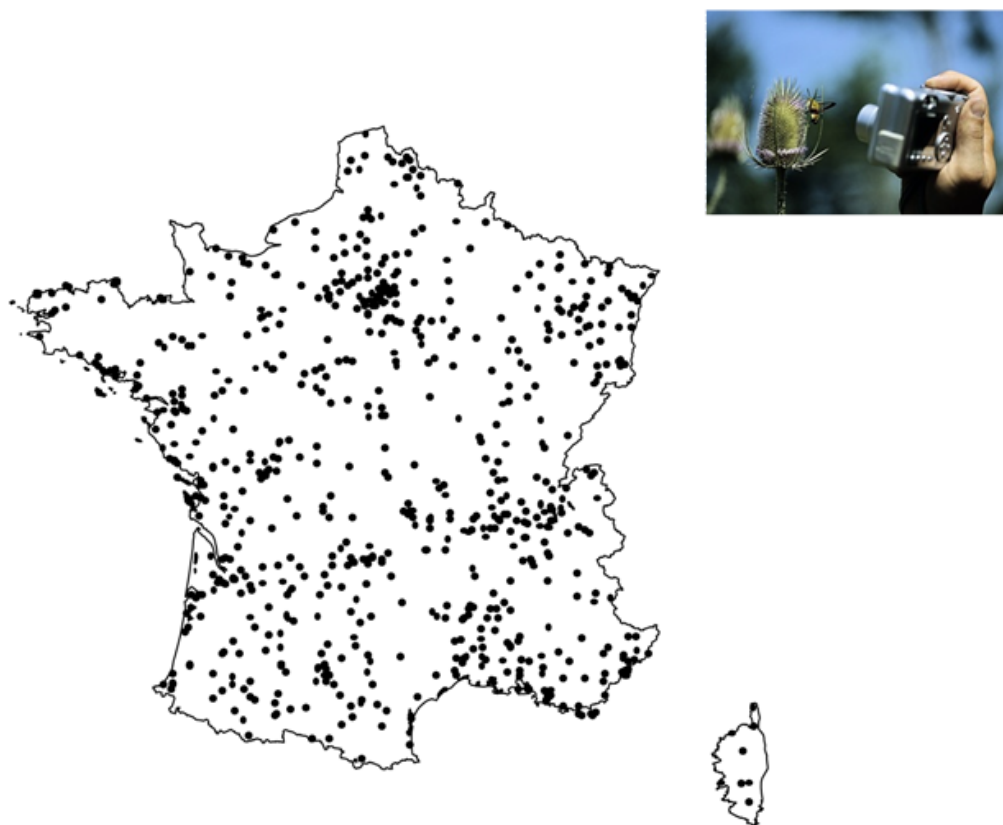
## **I. Impact de l'introduction d'espèces exotiques en ville**

Nous nous sommes interrogés sur la disponibilité alimentaire des ressources nectarifères fournies par les plantes exotiques et natives en milieux urbains. Cet aspect fonctionnel méconnu caractérise les relations entre les imagos et les plantes nectarifères au sein d'un milieu, ainsi que les conséquences générées par l'implantation de ces fleurs exotiques sur les rhopalocères dans les milieux fortement anthropisés.

Pour ce faire, nous avons analysé si les ressources alimentaires fournis par les fleurs en milieu urbain et plus particulièrement si la disponibilité en plantes exotiques peuvent favoriser la colonisation et le maintien des espèces dans ces milieux (1) en apportant des éléments de réponses quant aux caractéristiques florales pouvant conduire les papillons à favoriser certaines plantes et, (2) en analysant si ces préférences (notamment vis-à-vis des plantes exotiques et natives) permettent d'expliquer le pattern de répartition des rhopalocères en milieux urbain et périurbain.

### **1. Données issues du protocole de science participative "Fleurs à Papillons"**

Pour répondre aux problématiques exposées ci-dessus, nous avons mis en place en 2008, un programme nommé "Fleurs à Papillons". Les données issues de ce programme font appel à une méthodologie très simple résidant dans l'envoi de photographies de papillons en train de butiner (pour plus de détails sur la méthodologie, se référer au Manuscrit III).



**Figure 12: Localisation des 554 communes Françaises au sein desquelles les photographies ont été prises.**

Ce protocole nous a permis de collecter près de 4000 photographies numériques. Parmi elles, 3556 réparties dans 554 communes Françaises (Figure 12) et prises durant l'été 2008 ont été utilisées aux différentes questions posées.

Sur la base de ces données, nous avons dans un premier temps calculé le degré de spécialisation alimentaire des espèces. La détermination du degré de spécialisation des espèces sur la base de leur alimentation est importante car la spécialisation d'une espèce au sein de sa niche écologique est souvent corrélée aux autres traits d'histoire de vie explicatifs du comportement de l'espèce. Dans un second temps, nous avons mis en relation le degré de spécialisation alimentaire des espèces et leurs caractéristiques morphologiques afin d'expliquer au mieux l'indice de spécialisation calculé. Ces résultats nous ont permis de classer les espèces suivant un gradient de spécialisation en fonction de leurs préférences alimentaires et d'analyser l'impact de cette spécialisation par rapport à la disponibilité alimentaire des plantes exotiques et natives en milieu urbain.

## 2. La disponibilité du nectar en ville impact-elle les rhopalocères ?

La recherche de ressources et donc la disponibilité en nectar des plantes à fleurs utilisées par les imagos est un élément à considérer avec attention. En effet, si les imagos émergents disposent d'une quantité initiale d'énergie stockée sous forme de réserves dans leur abdomen, il a été montré que 56% du budget énergétique total de la piéride de la rave (*Pieris rapae*) provient de son alimentation au stade imaginal (Gilbert & singer 1975). De la même façon, le budget temps dédié à l'alimentation constitue une part non négligeable dans la vie d'un individu (variant de 11.6% chez la mégère *Lasiommata megera*, Dennis 1982, à 18% chez l'aurore *Anthocaris cardamines*, Wiklund & Ahrberg 1978). En considérant le temps de recherche du nectar, l'aspect écologique "alimentaire" des espèces est bien souvent négligé dans les études sur les papillons au profit de la prise en compte de leurs plantes hôtes. En ce basant sur la largeur de la niche alimentaire comme mesure de spécialisation (Manuscrit III), nous avons (1) mis en évidence une spécialisation alimentaire des imagos vis-à-vis des plantes présentes dans les jardins et (2) mis en évidence une relation entre cette spécialisation alimentaire et le degré d'urbanisation.

Comme mentionné dans la littérature (Corbet 2000; Kunte 2007; Tiple *et al.* 2009), cette spécialisation alimentaire des papillons est fortement corrélée à la taille de leurs proboscis. Les rhopalocères les plus généralistes présentant un proboscis plus court que les espèces spécialistes. La préférence des papillons vis-à-vis des plantes exotiques est également induite par la longueur de leur proboscis, les rhopalocères spécialistes montrant une préférence pour les fleurs exotiques. Deux conclusions importantes découlent de ces résultats. Dans un premier temps, bien que la disponibilité en nectar fournie par les plantes exotiques en milieux urbain et périurbain croît avec le degré d'urbanisation du milieu (French *et al.* 2005), ce sont principalement les espèces généralistes qui sont présentes dans ces milieux fortement anthropisés (Manuscrit I et III). Une deuxième conclusion importante découlant de la première réside dans le fait que la disponibilité alimentaire ne semble donc pas jouer un rôle prépondérant dans les patrons de répartition des espèces le long d'un gradient d'urbanisation. Or si la disponibilité alimentaire des espèces n'explique pas le patron général observé, la spécialisation alimentaire est très certainement corrélée à d'autres traits d'histoire de vie des

rhopalocères. En effet, la spécialisation des espèces s'étend souvent à d'autres aspects de leur niche écologique (Chase & Leibold 2001) comme par exemple la sensibilité à la fragmentation.

### **3. Conclusions et perspectives**

La disponibilité alimentaire n'explique pas la tolérance des espèces à l'urbanisation. En effet, comme l'illustre nos résultats, ce sont principalement les espèces spécialistes qui sont les plus à même de profiter de la disponibilité en nectar des plantes exotiques disponibles en milieux urbain et périurbain. Or il s'avère que ce sont principalement les espèces généralistes qui ont accès à ces ressources. De fait, une importante question relative à la gestion des espaces verts urbains résulte de ces conclusions. En effet, les espèces exotiques introduites dans un but d'ornementation ne profitent pas pleinement aux espèces généralistes. Par conséquent, l'important pool de ressources fournit par ces espèces exotiques ne favorise pas de manière optimale le maintien des espèces de rhopalocères généralistes. Plusieurs facteurs explicatifs peuvent être avancés grâce notamment à des études sur les relations entre plantes introduites et insectes phytophages. En effet, Strong *et al.* 1984 proposent une théorie générale pour expliquer le taux de recrutement d'insectes phytophages locaux par des plantes hôtes introduites. Selon eux, deux facteurs entrent en compte : (1) la surface d'exposition (superficie plantée ou aire géographique couverte par l'expansion naturelle de la plante introduite) et (2) le degré d'éloignement taxonomique, phénologique, biochimique et morphologique de la plante introduite par rapport à la flore autochtone. Par conséquent, plus la plante introduite sera localement "inhabituelle" par rapport à la flore autochtone, plus faible sera la propension des insectes à la coloniser (Southwood 1977). Un parfait exemple revient aux plantes de la famille des cactacées d'origine américaine ou encore des eucalyptus (myrtacées) venant d'Australie et introduits en Europe qui résistent depuis des centaines d'années aux ravageurs autochtones (Strong *et al.* 1984). Par extension, nous pourrions supposer que le même processus survient dans le cadre de l'utilisation des plantes nectarifères exotiques introduite en ville dans le cadre de l'alimentation des rhopalocères. Par conséquent, la durée et la surface d'exposition des plantes exotiques étant faible, l'utilisation moins efficace des ressources par les espèces peuvent expliquer que la disponibilité en nectar ne constitue pas un facteur prépondérant dans les patterns de répartitions des espèces.

La spécialisation des rhopalocères mise en évidence est donc très certainement corrélée à d'autres traits d'histoire de vie des rhopalocères (comme les capacités de dispersion) relatifs à d'autres aspects de la niche écologique et pouvant expliquer l'évitement des zones urbaines par les rhopalocères spécialistes. En effet, la fragmentation des habitats joue un rôle important dans la distribution des papillons et peut interférer avec la dynamique de leurs populations (Rathcke & Jules 1993). De récentes études montrent que le maintien des espèces généralistes en milieux fragmentés nécessite une connectivité entre les patches de fleurs (Sutcliffe *et al.* 2003) qui intègrent des ressources nectarifères (Mennechez *et al.* 2003) et les plantes hôtes nécessaires à la réalisation de leurs cycles écologiques (Janz *et al.* 2001).

## II. Impact de la fragmentation sur la prédation

### 1. Données relatives à la prédation de la piéride du chou *Pieris brassicae* par le parasitoïde *Cotesia glomerata*

Dans cette thèse, nous avons testé si l'intensité des relations fonctionnelles entre espèces est modifiée par la fragmentation induite par l'urbanisation dans un système tri-trophique plante hôte/proie/prédateur, le parasitoïde *Cotesia glomerata* (Hyménoptère : Braconidae), son hôte la piéride du chou (*Pieris brassicae*) et sa plante hôte le chou de Bruxelles (*Brassica Oleacea*).

*Cotesia glomerata* est un endoparasitoïde de plusieurs espèces de piérides comme la piéride de la rave *Pieris rapae* ou encore la piéride du navet *Pieris napi* (Brodeur *et al.* 1996). Cependant, même si ce parasitoïde primaire peut être considéré comme une espèce généraliste vis-à-vis de la diversité potentielle de ses proies, certains auteurs le considèrent comme spécialiste de la piéride du chou en raison de l'importante prédation qu'il exerce sur cette espèce (Wiskerke & Vet 1994; Geervliet *et al.* 2000; Benson *et al.* 2003) car il peut engendrer des taux de mortalité atteignant 80% dans certaines populations parasitées (Feltwell 1981; Geervliet *et al.* 2000).

Afin de tester si les relations fonctionnelles de ce système proie/prédateur peuvent être modifiées par la fragmentation induite par l'urbanisation, nous avons mis en place une expérience de science participative à l'échelle régionale au cours des années 2008 et 2009 en Île-de-France. Cette expérience nous a permis d'obtenir des données relatives à la prédation de chenilles de piérides du chou issues d'élevage par piégeage à l'aide d'un dispositif expérimental disposé dans des jardins de particuliers (Figure 13).

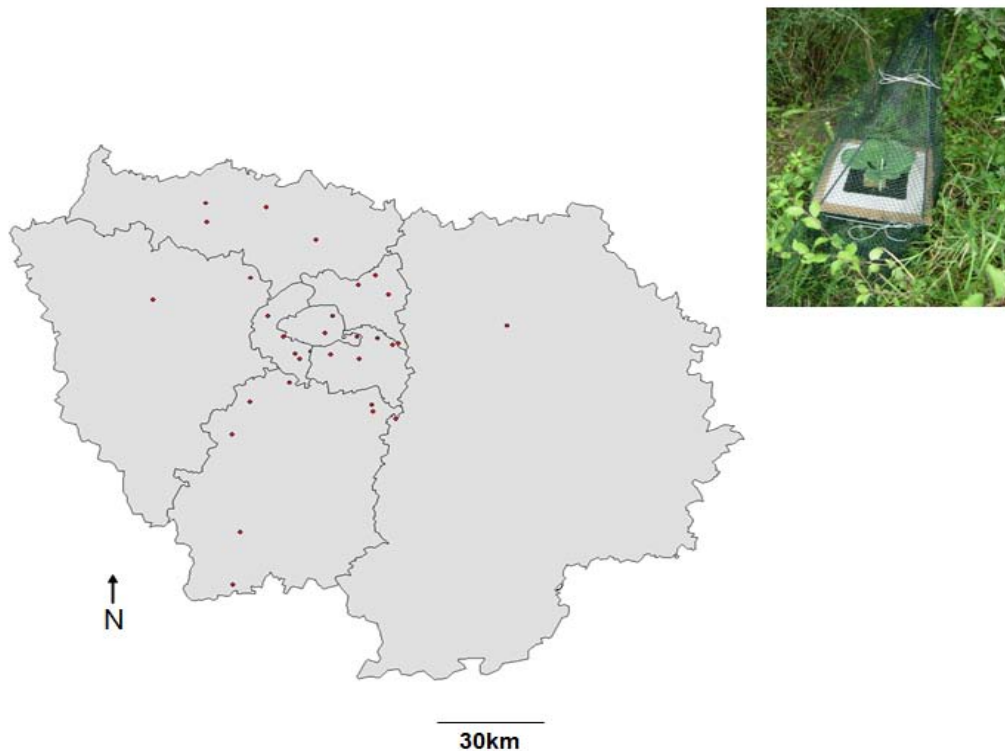


Figure 13: Carte de l'Île-de-France et localisation des sites où ont été effectués les piégeages.

Ces jardins répondaient à des critères de sélection précis (comme la présence de plantes hôtes ou encore une surface minimale de 10m<sup>2</sup>, pour plus de détails, se référer au Manuscrit IV). Nous avons également collecté des données relatives à l'abondance de piérides du chou dans ces jardins par transects (pour plus de détails sur la mise en place de ces transects, se référer au Manuscrit IV).

## 2. Vers une instabilité des réseaux trophiques ?

Une des idées centrales de la théorie de la biogéographie insulaire formalisée par MacArthur & Wilson 1967 tient au fait que la surface des éléments constituant les paysages influence la structuration des populations animales et végétales par des processus de colonisation et d'extinction. D'une manière générale, une espèce sera plus favorisée dans une île de grande taille plutôt que dans une petite dans la mesure où les grandes îles offrent une cible plus aisée dans les processus de colonisation et ensuite d'établissement de l'espèce en limitant les risques d'extinction (MacArthur & Wilson 1967).

En intégrant à cette théorie de la biogéographie insulaire les réseaux trophiques, nous pouvons avancer que si la dispersion devient un événement peu fréquent, une population d'herbivores spécialistes pourra persister au sein d'un patch d'habitat seulement si la ressource de laquelle elle dépend persiste également. Cette logique se répète si les herbivores supportent une population de consommateurs comme les prédateurs, représentant un niveau trophique d'ordre supérieur (Holt 1993). Cependant, si les taux de colonisation et d'extinction des espèces de faible niveau trophique sont sensibles à la surface des patches d'habitats (Hanski 1994; Hanski *et al.* 1994) et à leur distance (Schtickzelle *et al.* 2006; Pellet *et al.* 2007), il apparaît donc logique que cette sensibilité ne se traduira pas uniquement au sein de ce même niveau trophique mais impactera directement ou indirectement les niveaux trophiques supérieurs et donc les prédateurs (Van Nouhuys 2005). La fragmentation des habitats peut donc conduire à la perturbation de communautés d'espèces interagissant et ce, même si quelques espèces seulement sont directement affectées par la fragmentation (Elzinga *et al.* 2007). A titre d'exemple, dans notre système d'étude tri-trophique incluant plante hôte, herbivore et parasitoïde, si la fragmentation impacte uniquement et de manière négative les plantes hôtes, les niveaux supérieurs représentés par l'herbivore *Pieris brassicae* et le parasitoïde *Cotesia glomerata* seront également touchés par cette fragmentation.

De part nos travaux, nous avons tenté d'apporter une approche différente à cette problématique et de formuler une hypothèse novatrice dans le domaine des relations trophiques au sein d'une structure paysagère fragmentée. Les interactions entre différents niveaux trophiques peuvent favoriser la stabilité d'une métapopulation en modérant l'utilisation d'une ressource (par exemple dans le cadre d'une régulation de population d'herbivore dont la ressource est limitée par un prédateur). Inversement, les interactions trophiques peuvent au contraire diminuer la stabilité d'une métapopulation en favorisant la consommation d'une ressource (Van Nouhuys & Hanski 2002b). Si la stabilité locale d'une métapopulation est perturbée par des interactions trophiques locales, des mouvements d'individus entre les populations permettant de répondre à cette instabilité vont être générés, modifiant à plus large échelle la dynamique de la métapopulation (Holyoak 2000). Un exemple simple revient à imaginer une population d'herbivores soumis à une pression de

prédation forte et dont certains individus chercheraient par des processus de dispersion à éviter cette prédation (Ohsaki & Sato 1999) et donc à gagner des habitats où cette pression est moindre. C'est dans cette optique que nous nous sommes demandés si en milieu urbanisé, la bonne représentativité de la piéride du chou (Manuscrits I, III et IV), liée notamment à ces aptitudes intrinsèques (importante capacité de dispersion (Feltwell 1981) et à la présence de ces plantes hôtes (Muratet 2006), pouvait également être induite par une pression de prédation moindre. En effet, certaines études tendent à montrer que les parasitoïdes ont des capacités de dispersion limitées par rapport à leurs hôtes (Ohsaki & Sato 1999; Kruess 2003; Tscharncke *et al.* 2005), limitant leur accès aux habitats plus ou moins isolés disponibles en milieux urbains.

D'une manière générale, le pattern des plantes hôtes utilisées par les herbivores influencent le parasitisme (Tscharncke 1992). Nos résultats montrent (Manuscrit IV) que dans un système fragmenté induit par l'urbanisation, le système tri-trophique *Brassica oleacea*/*Pieris brassicae*/*Cotesia glomerata*, les plantes hôtes ainsi que l'herbivore hôte sont relativement bien représentés en ville. Par conséquent, toutes les conditions sont réunies pour que le parasitoïde soit également présent. Cependant, nous avons mis en évidence une importance baisse du taux de prédation dans les milieux fortement anthropisés. Par conséquent, nos résultats suggèrent un découplage des réponses fonctionnelles du deuxième (*Pieris brassicae*) et troisième niveau trophique (*Cotesia glomerata*). Ce décalage peut, dans notre cas, être mis en relation avec les différentes capacités de dispersion de ces espèces. En effet, de part ses capacités de dispersion limitées, le parasitoïde *Cotesia glomerata* (Van Nouhuys & Hanski 2002a; Esch *et al.* 2005) ne semble pas en mesure de coloniser les patches d'habitat isolés en raison de la fragmentation induite par l'urbanisation en Île-de-France.

### 3. Bilan et perspectives

Les parasitoïdes sont des composantes ubiquistes des communautés naturelles (Minchella & Scott 1991). Cette omniprésence rend donc son étude absolument nécessaire tant dans les domaines du comportement des organismes, de leur dynamique des populations ou encore dans l'organisation de leurs assemblages. La prédation influence de nombreux traits d'histoire de vie comme la dispersion. En effet, si le parasitisme est local, la sélection naturelle va favoriser les stratégies de dispersion comme processus d'échappement (Ohsaki & Sato 1990). Cependant, le parasitisme peut avoir des conséquences conflictuelles dans l'évolution de la dispersion. Si les capacités de dispersion du parasite sont supérieures à l'hôte, l'émigration de l'hôte afin d'échapper au parasite n'améliorera pas sa situation. Dans un tel cas, il ne serait pas surprenant d'observer une diminution du taux de dispersion de la proie (investissant son énergie dans une nouvelle stratégie d'échappement non basée sur la dispersion) et donc d'observer une évolution du taux de dispersion du parasitoïde en conséquence.

Dans le cadre de notre étude de l'impact de la fragmentation induite par l'urbanisation sur la prédation de la piéride du chou, *Pieris brassicae*. Nous avons pu mettre en évidence que si les populations de piérides du chou se maintiennent pour un taux de parasitisme couramment observé dans les zones agricoles entre 60 et 80% (Feltwell 1981; Geervliet *et al.* 2000), ce taux de parasitisme diminue pour un taux d'urbanisation supérieur à 30%. Par conséquent, les patches d'habitat colonisables en zone urbaine par la piéride du chou peuvent

constituer des zones refuges permettant d'échapper à la pression de prédation. Cette expérience montre que dans le cadre d'un système d'étude parasitoïde/hôte, il serait utile d'intégrer les taux de dispersion des espèces aux interactions entre les différentes populations de proies et de prédateurs afin de rendre compte de l'évolution temporelle d'un système trophique.

### III. Impact de la fragmentation sur la mobilité des rhopalocères

#### 1. Espèces étudiées

Nous avons tenté de comprendre les mécanismes écologiques et les stratégies évolutives à l'origine de la bonne représentativité et du maintien de certaines espèces de rhopalocères en milieux urbains.

Sur la base des résultats obtenus (Manuscrits I, II et III), deux espèces ont été sélectionnées, le tircis (*Pararge aegeria*, Linnaeus 1758) et la piéride du chou (*Pieris brassicae*, Linnaeus 1758). Ces deux espèces revêtent un intérêt tout particulier dans la compréhension des mécanismes de maintien des rhopalocères en milieu urbain en raison de leur faible sensibilité face à l'urbanisation (Manuscrits I, II et III). Cependant, ces deux espèces adoptent des caractéristiques écologiques et des comportements spécifiques.

##### a. Le tircis

Le tircis (*Pararge aegeria*) est papillon de la famille des Nymphalidae qui se rencontre principalement en lisière de bois, le long des chemins forestiers et dans les clairières ensoleillées (Lafranchis 2000). Très commun sur l'ensemble de la France et une grande partie de l'Europe, il présente une grande tolérance vis-à-vis de l'urbanisation. Par conséquent, cette espèce est couramment rencontrée dans les parcs urbains arborés (Doux & Gibeaux 2007). Sa période de vol, en deux ou trois générations, permet un suivi durant une grande partie de l'année (avril à mi-octobre). La femelle pond ses œufs individuellement et principalement sur les feuilles de pâturins (*Poa annua*, *Poa bulbosa*, *Poa pratensis*) et parfois sur d'autres Poacées telles que *Brachypodium sylvaticum*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca gigantea*, *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis epigjos*, *Calamagrostis arundinacea*, *Agrostis gigantea*, *Molinia caerulea*, *Elymus caninus*, *Deschampsia cespitosa* et *Carex sylvatica* (Cypéracées). Le tircis se caractérise également par un comportement territorial affirmé du mâle, pourchassant les congénères qui s'aventurent sur sa tache de soleil. La présence de ce papillon en milieu urbain nous a amené à étudier plus précisément son comportement de dispersion pour tenter de comprendre les mécanismes du maintien de ce papillon en ville.

##### b. La piéride du chou

Tout comme le tircis, la piéride du chou (*Pieris brassicae*) constitue une espèce particulièrement intéressante dans un contexte global d'urbanisation. En effet, cette espèce est relativement bien représentée en milieu urbain (Manuscrit IV), notamment en raison de ses aptitudes à disperser (plusieurs kilomètres par jours, Feltwell 1981) mais également car ce

milieu contient de nombreux habitats (potagers, jardins, friches agricoles ou encore prairies) susceptibles d'abriter ses plantes hôtes, majoritairement des Brassicacées cultivées comme *Brassica oleracea* et *Brassica napus* ou sauvages comme *Sinapis arvensis* et *Alliaria petiolata*. Nous avons donc décidé de mettre en place une étude ciblée sur cette espèce afin de tenter d'identifier quelles sont les voies de dispersion empruntées par cette espèce en milieu fortement anthropisé. Ce projet s'inscrit notamment dans le cadre global de la préservation et de la gestion des espèces en milieux urbanisés en identifiant les corridors écologiques empruntés par les rhopalocères (Encadré C).

## 2. Les données collectées

### a. Analyse de la sédentarité du Tircis.

Les données relatives aux tircis ont été obtenues par capture-marquage-recapture (CMR) en 2008 au sein du parc départemental du Sausset situé dans le département de Seine Saint Denis (93). La technique de CMR est l'une des techniques les plus couramment utilisées afin de collecter des données susceptibles de nous renseigner sur la dynamique des populations animales dans leur environnement (Schwarz & Seber 1999). Chez les rhopalocères, cette méthode constitue souvent le seul moyen de collecter ce type d'information dans la mesure où ils ne peuvent être suivis individuellement sur une longue période, comme c'est le cas, par exemple chez les mammifères.

Le parc départemental du Sausset représente une zone particulièrement intéressante car il s'étale sur près de 200 ha et sa structuration paysagère complexe intègre de nombreux types d'habitats différents. Les habitats sont déterminés sur la base de relevés phytosociologiques définis suivant la classification Européenne Corinne land cover<sup>12</sup>. Au sein de cet espace, les zones forestières et les friches naturelles sont traversées par de grandes infrastructures représentant des barrières potentielles à la dispersion de la faune (voie ferrée, routes). Les forêts, les pelouses, les prairies ainsi que les plantes des milieux humides ou calcaires proviennent d'une réimplantation artificielle. Malgré tout, du point de vue floristique, de nombreuses espèces sont apparues spontanément, supplantant par endroits la végétation introduite. A l'exception du chêne rouge d'Amérique, des espèces indigènes constituent les boisements. Ainsi, le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), principal conifère, couvre 5 ha de forêt alors que les feuillus (*Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* and *Carpinus betulus*) sont répartis sur 36 ha. Les pelouses se situent sur les terres marneuses des remblais. Elles constituent un écosystème naturel où l'on distingue des zones de friches à cirses, cardères et tussilages, des zones de prairies mésophiles à avoine élevée, dactyles (*Dactylis glomerata*) et potentilles rampantes (*Potentilla recta*), des zones de prairies calcaires à chlore, domaine du lotier (*Lotus corniculatus*) et de plusieurs espèces d'orchidées (*Orchis* sp.), ainsi que des zones reconquises par les arbustes comme le cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*) et le rosier sauvage (*Rosa arvensis*). Cela fait du parc départemental du Sausset une situation quasi expérimentale d'emboîtement d'échelles de fragmentation.

---

<sup>12</sup> <http://www.eea.europa.eu/themes/landuse/clc-download>

Au cours de l'année 2008, un total de 852 individus ont été capturés, marqués et suivis par CMR dans la partie Nord du parc départemental du Sausset (Figure 14). La surface échantillonnée représente une superficie totale de 14,46 hectares soit 7.23% de la superficie total du parc (pour plus de détails sur la méthode employée et les conditions de réalisation, se référer au Manuscrit V et aux travaux de Nicolas Schtickzelle 2003).



Figure 14: Carte du parc départemental du Sausset (93) avec les différents habitats suivis par CMR. La photo illustre un tircis marqué du numéro 8.

*b. Etude de la dispersion de la piéride du chou en milieux urbain et périurbain...*

*i. ... par Individual Based Modeling (IBM)*

Un modèle est une représentation théorique d'une situation réelle. Il est basé sur un certain nombre d'observations et d'hypothèses et cherche à fournir la meilleure description possible du phénomène étudié. Un modèle contient deux types d'éléments : des variables directement ou indirectement observables concernant le phénomène à étudier et les paramètres qui sont des quantités fixes généralement inconnues qui lient les variables entre elles au sein du modèle.

La première question à se poser revient à identifier les intérêts que peuvent apporter les IBMs dans la modélisation des mouvements des individus par rapport aux modèles mathématiques "classiques". Un premier point évident tient au fait que les individus constituent la base de tout système écologique. En effet, les caractéristiques et les comportements des individus déterminent les propriétés du système dans lequel ils évoluent

(Hooper *et al.* 2005). Par ailleurs, les IBMs permettent d'intégrer une notion importante dans la modélisation des écosystèmes, difficilement réalisable à l'aide de modèles classiques : l'adaptation<sup>13</sup> des individus à leur environnement (Grimm 1999). Si les individus se reproduisent et meurent au sein d'un écosystème, ils interagissent avec ce dernier et le modifient (Hooper *et al.* 2005). En réponse à ces changements, les individus s'adaptent par leurs caractéristiques intrinsèques. C'est cette réponse adaptative qui survient à l'échelle individuelle (et non l'échelle des communautés ou des populations) que permet de prendre en compte les IBMs. Cette échelle de compréhension est à la base de l'intégration de l'information impliquée dans la structuration des populations au niveau d'un écosystème. Mathématiquement, les réponses adaptatives des individus mesurées sur le terrain et intégrées dans les IBMs permettent de définir les paramètres du modèle contrairement à de nombreux modèles "classiques" qui estiment ces paramètres souvent de manière pragmatique sur la base d'hypothèses faites à priori.

Dans le cadre de l'analyse de la dispersion, les IBMs adoptent par définition le point de vue Langrangien (dans la mesure où les données sont toujours centrées sur l'individu, ces actions et les trajectoires qu'il emprunte dans l'espace, Grimm 1999). L'hypothèse de base sur laquelle repose les modèles de dispersion est que les mouvements d'un individu (décision d'arrêt ou encore direction à prendre) sont influencés par des éléments stochastiques (les liens entre les variables sont établis par un processus aléatoire) ou déterministes (les liens entre les variables sont établis par un processus considéré comme exact). Cependant, en raison des caractéristiques intrinsèques de certains habitats (comme une importante disponibilité alimentaire), la probabilité d'arrêt d'un individu dans un habitat sera par exemple supérieure à celle d'un habitat où les ressources alimentaires seront moindres. Dans ce contexte, une des premières démonstrations de l'utilité des IBMs en écologie a été faite par Jones 1977 et Jones *et al.* 1980. En effet, ces études ont montré comment un IBM basé sur le comportement de dispersion d'une espèce, la piéride de la rave (*Pieris rapae*), ont permis d'expliquer puis de prédire des patterns de distribution de l'espèce à large échelle. Les paramètres de leur modèle ont été directement estimés via des données comportementales collectées sur le terrain. Le modèle a été construit en utilisant des données de mouvements sur les individus à petite échelle spatiale (des patchs intégrant des plantes hôtes de 20×90m et 20×40m) pour prédire avec succès la distribution spatiale des pontes à large échelle (1×1km).

## *ii. ... via l'analyse des préférences en habitat des individus*

Afin de créer notre IBM, nous nous sommes basés sur les probabilités de transition des individus entre différents types de patchs. Pour ce faire, nous avons dans un premier temps identifié les milieux de dispersion préférentiels de la piéride du chou par des suivis individuels sur trois sites différents en 2009. Les individus utilisés dans cette expérience provenaient d'un élevage. Le protocole mis en place nous a permis d'obtenir des informations

---

<sup>13</sup> L'adaptation des individus s'identifie à plusieurs niveaux, celui de la sélection naturelle et celui de l'adaptation locale liée à des conditions spécifiques du milieu. Dans notre cas, nous nous sommes intéressés à l'adaptation locale des individus face aux contraintes environnementales exercée à l'échelle du patch.

relatives aux probabilités de dispersion préférentielles des papillons d'un type d'habitat à un autre.

Nous avons dans un second temps intégré ces probabilités de dispersion dans un IBM modélisant les déplacements des individus patch à patch au travers d'une matrice urbaine dense (pour plus de détails, se référer au Manuscrit VI). Cet IBM basé sur les probabilités de mouvements entre les différents patchs nous a permis d'obtenir une valeur de perméabilité relative <sup>14</sup> à chaque patch (le détail de calcul de cette perméabilité relative est fourni dans le manuscrit VI). Les données relatives à la composition des patchs d'Île-de-France utilisée dans la modélisation des déplacements des individus provient d'une base de données relative au mode d'occupation des sols en région parisienne (ECOMOS 2003). Elle représente une typologie très précise de la structuration du paysage d'Île-de-France.

*iii. ... pour identifier le rôle de la connectivité paysagère dans la dispersion des individus en milieux urbains par la méthode des graphes paysagers*

Sur la base de cette perméabilité relative, nous avons ensuite identifié les éléments structurels du paysage influençant la dispersion de la piéride du chou en milieux urbain et périurbain. Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode émergente et prometteuse en écologie du paysage, la méthode des graphes paysagers (Bunn *et al.* 2000). Cette méthode procure un intérêt certain en faisant le lien entre connectivité fonctionnelle<sup>15</sup> et connectivité structurelle des habitats (plus facilement mesurable mais moins dépendante des espèces). En effet, l'estimation directe de la connectivité fonctionnelle nécessite un lourd investissement (Bélisle 2005). La méthode des graphes paysagers permet de faire un bon compromis en reliant connectivités fonctionnelle et structurelle tout en minimisant la quantité de données nécessaires à son développement (Calabrese & Fagan 2004).

Un graphe paysager représente un paysage constitué de patchs d'habitat et de non habitat. Chaque patch d'habitat (appelé nœud) est connecté aux autres par des liens. Un graphe est considéré comme ayant une connectivité maximale s'il existe un lien entre chaque paire de nœuds (patchs). Entre deux nœuds, les liens peuvent correspondre à des corridors explicites (e.g. des haies). Dans notre cas (et comme souvent dans la littérature), les liens représentent le trajet défini permettant de minimiser le coût de déplacement d'un individu d'un nœud à un autre, suivant les caractéristiques paysagères des milieux rencontrés. Le trajet minimisant le coût de dispersion ne correspond donc pas forcément à la distance minimale (Euclidienne) entre deux nœuds (Figure 15).

---

<sup>14</sup> Définie ici sur la base des transitions entre chaque patch et non pas sur les caractéristiques intrinsèques des patchs comme leur taille.

<sup>15</sup> Définit comme les réponses des espèces à la structuration paysagère (Tischendorf & Fahrig 2000).

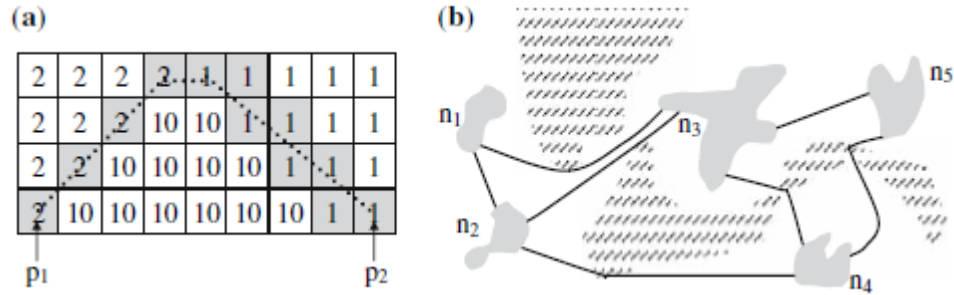


Figure 15: (a) Schématisation d'un trajet (ligne en pointillés) minimisant le coût de transfert entre les points  $p_1$  et  $p_2$  au sein d'un paysage matérialisé par une grille. Les cellules grisées représentent le trajet le moins coûteux. (b) Illustration de l'influence des coûts associés aux différents milieux d'un paysage sur les liens identifiés entre 5 nœuds. Les hachures indiquent les zones avec le coût le plus élevé. Schéma extrait de Fall et al. 2007.

La méthode des graphes paysagers permet donc de représenter le paysage sous la forme de graphe de connectivité (ou réseau), où les taches d'habitat constituent les nœuds et où le lien entre deux taches données existe si la probabilité de passage est jugée supérieure à un certain seuil qui dépend de la capacité de mouvement de l'espèce considérée (se référer au Manuscrit VI pour le cas de la piéride du chou). Le graphe paysager final obtenu permet de disposer d'une représentation simplifiée de la structure de déplacement d'une espèce liée à un habitat choisi, sous la forme d'un réseau. De par cette forme réticulaire, cette représentation est directement adaptée pour analyser la connectivité d'un paysage. D'une part le graphe paysager permet de mesurer la connectivité globale de l'habitat, d'autre part il permet de connaître la contribution de chaque nœud (patch d'habitat) ou de chaque lien (corridor écologique) du graphe au sein de la connectivité globale. La méthode des graphes paysagers revient à estimer l'importance de chaque élément par rapport à la structure d'ensemble, et finalement à attribuer un rôle plus ou moins stratégique à certains patches ou à certains passages entre patches.

#### iv. Analyse de la connectivité du milieu par des lâchers massifs de papillons, l'opération Papitrane

Afin d'analyser l'échelle à laquelle impacte le paysage sur connectivité des habitats dans la dispersion des piérides du chou, nous avons effectué des lâchers massifs de papillons au cours de l'été 2009 (Figure 16, pour plus de détails méthodologiques, se référer au Manuscrit VI). Cette expérience participative nous a permis de pallier à la principale difficulté qui réside dans l'obtention de données relatives aux observations des papillons en ville, l'accessibilité aux jardins privés. En effet, en milieu urbain, il est difficile de suivre les déplacements des papillons car les espaces verts sont essentiellement constitués des jardins privés (35% pour Paris) dont l'accès reste difficile. Par ailleurs, les capacités d'observation dans le cadre d'un lâcher massif constituent un élément clé dans la réussite d'un tel projet et la médiatisation de ce protocole a eu pour but de sensibiliser et de rassembler le plus grand nombre possible d'observateurs afin de maximiser les probabilités d'observation de nos individus.

Le principe de cette expérience consistait à lâcher des papillons marqués (non individuellement) en différents points d'Île-de-France et à inviter le public à observer les papillons dans leurs jardins pour tenter d'identifier si l'un d'entre eux était marqué. Ces observations nous ont permis d'obtenir un gradient de dispersion des individus et d'analyser les localisations exactes de leurs observations. Nous avons fait appel à l'important pool d'observateurs participant à l'Observatoire des Papillons des Jardins en Île-de-France (plus de 900 personnes) et accompagné chaque lâcher d'une couverture médiatique grand public à l'échelle nationale permettant le relais de l'information au plus grand nombre (Annexe 3).

### Histoire des lâchers de papillons

Historiquement, les lâchers de papillons d'élevage dans le cadre de la réalisation d'études scientifiques sont rares. Les premières traces relatant un lâcher de papillons d'élevage à caractère scientifique surviennent en 1907/1908 et ont été effectués par Canon Godwin (Ford 1945). Ce dernier entreprit un lâcher de *Ladoga camilla* (Linnaeus, 1764) à Watlington Woods (UK), mais qui se solda par un échec dans la mesure où les conditions environnementales nécessaires à l'établissement d'une nouvelle population n'étaient pas adéquates.

Plus récemment, des exemples spécifiques de lâchers ont été référencés et concernent certaines espèces dans le cadre d'étude sur leur aspect nuisible pour l'agriculture (la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* ; Hunt *et al.* 2001; Qureshi *et al.* 2005 ; *Diatraea grandiosella* ; Qureshi *et al.* 2006).



Figure 16: Localisation des trois sites de lâcher effectués au cours de l'opération Papitrame et marquages non individuels des piérides en fonction des différents sites de lâcher.

### 3. Vers une validation de la théorie "des comportements aux bordures": le cas du tircis

Les capacités de dispersion des individus jouent un rôle essentiel dans le maintien des structures méta-populationnelles au sein des espaces fortement fragmentés (Hill *et al.* 2001; Baguette & Van Dyck 2007) comme les milieux urbanisés. Par conséquent, d'une manière générale, les individus composants des populations présentes en milieux fragmentés sont plus mobiles que les individus se situant dans des zones où les ressources sont réparties de manière plus homogène (Schtickzelle *et al.* 2006). Malgré tout, une stratégie inverse peut également survenir en milieu très fragmenté. En effet, si malgré des coûts de dispersion élevés des espèces très mobiles sont capables de disperser entre patchs d'habitat et sont donc moins affectées par la fragmentation (i.e. *Pieris brassicae*, Manuscrit IV), à l'extrême opposé, des espèces avec des capacités de dispersion plus faibles peuvent avoir tendance à rester au sein d'un même patch (Thomas 2000).

Dans le cadre de notre étude sur les capacités de dispersion du tircis au sein d'une zone urbaine fragmentée (Manuscrit V), les distances de dispersion des individus sont relativement faibles par rapport à celle observées chez le tircis dans d'autres contextes paysagers soumis à la fragmentation (Merckx & Van Dyck 2007). Merckx *et al.* 2003 fournissent une explication cohérente de cette situation au travers de l'hypothèse du comportement aux bordures<sup>16</sup>. Cette hypothèse se traduit par l'influence de la structuration paysagère sur la dispersion réalisée des individus d'une espèce en limitant la propension des individus à disperser (et non en limitant les capacités de dispersion), si les coûts de dispersion via les bordures du patch sont importants. En effet, en milieux fortement urbanisés, le comportement aux bordures est fréquent et les individus peuvent présenter des dispersions réalisées plus faibles que celles attendues. Ce comportement aux bordures résulte de l'expérience des individus vis-à-vis du coût de dispersion engendré par la traversée de la bordure (lié à la rigueur de la matrice et également imposé par le fort contraste des transitions entre un patch d'habitat et la matrice).

Dans un contexte de fragmentation des paysages, le tircis peut donc s'adapter localement au contexte paysager à fine échelle en réponse à une altération massive de la connectivité écologique du milieu (Shreeve *et al.* 2004). Par conséquent, au sein d'un paysage fortement fragmenté, certaines espèces comme le tircis peuvent se maintenir dans quelques patchs d'habitat si leur qualité est suffisante (Shreeve 1992). En effet, si les patchs d'habitats sont relativement permanents dans le temps et suffisamment grands dans l'espace, une espèce peut persister en restant dans ce patch sans dispersion (Holyoak *et al.* 2005). Cependant, si la population est faible (en termes d'effectifs) et/ou si les interactions biotiques sont diminuées, les risques d'extinction augmentent. En effet, pour se maintenir à longs termes, les phénomènes d'extinction survenant au sein d'une population doivent être compensés par des processus de dispersion entre les patchs d'habitat (via émigration ou immigration, Hanski 1999; Holyoak *et al.* 2005). Le contexte paysager conduit donc directement à la prédiction suivant laquelle la fragmentation peut simultanément favoriser les deux stratégies extrêmes

---

<sup>16</sup> Le comportement aux bordures représente le comportement d'un individu d'une espèce au niveau de la bordure d'un patch (ne constituant pas un écotone).

relatives à la dispersion : une augmentation des capacités de dispersion ou une diminution de la propension à disperser comme cela semble être le cas chez le tircis. Pour analyser de manière plus fine cette question, certains approfondissements de notre étude seraient nécessaires. En effet, un point clé est de savoir si les tircis étudiés continuent à avoir des échanges avec d'autres populations pour savoir si (1) la dispersion est réellement subie (hypothèse du comportement aux bordures), (2) si la faible dispersion réalisée est le résultat de la sélection naturelle ou (3) si le comportement de dispersion est adaptatif afin de prévenir l'extinction locale.

#### **4. L'importance de la connectivité paysagère, démonstration chez la piéride du chou**

Les processus spatiaux impliqués dans les relations fonctionnelles entre les espèces sont affectés à la fois par des facteurs locaux comme la configuration des patchs d'habitat (leur forme, leur taille...) mais également à une échelle plus large par la structure du paysage (la distance entre les patchs, le type de matrice les séparant...). Par conséquent, le maintien des fonctions écologiques assurées par la diversité biologique peut être atténué par la structuration spatiale des éléments paysagers lorsque la disponibilité en habitat dans un paysage est faible. En effet, la structuration spatiale d'un paysage peut favoriser les déplacements des espèces au sein d'espaces nommés "corridors écologiques". L'identification de ces corridors écologiques se base sur la mesure de la connectivité paysagère, i.e. le degré avec lequel le paysage va faciliter ou restreindre les mouvements entre les ressources (Taylor *et al.* 1993). La connectivité paysagère caractérise également les relations fonctionnelles entre les patchs d'habitat, en raison de la répartition spatiale des habitats, ainsi que les réponses en terme de mouvements des organismes à cette structuration paysagère (With *et al.* 1997). Par conséquent, la connectivité est un élément intégratif du paysage où l'échelle considérée va dépendre des capacités de déplacement de l'organisme étudié ainsi que de l'utilisation des ressources par ce dernier (e.g. Goodwin 2003).

La réponse des espèces à la structuration paysagère est connue sous le terme de connectivité fonctionnelle (Tischendorf & Fahrig 2000), cependant l'estimation de cette connectivité est souvent difficile à mettre en place (i.e. Bélisle 2005) ; Il est donc parfois plus réaliste d'estimer la connectivité structurelle des habitats relatifs aux espèces, notamment pour celles ayant de larges aires de répartition (Urban & Keitt 2001), ou alors de l'estimer dans le cadre de l'étude de relations plus spécifiques habitat/espèce (i.e. Bunn *et al.* 2000). Dans ce contexte, nous avons cherché à définir comment la connectivité paysagère influence la dispersion d'une espèce très répandue, la piéride du chou, et à quel échelle le paysage impacte la dispersion des individus (Manuscrit VI).

Une des principales limitations des méthodes permettant la mesure de connectivité réside dans la définition d'une métrique paysagère permettant de quantifier la connectivité. D'une manière générale, l'utilisation d'une valeur unique dans la définition de la connectivité limite fortement l'intégration d'un concept aussi complexe que la connectivité structurelle et peut même dans certains cas conduire à des erreurs d'interprétations (Gustafson 1998). C'est pourquoi nous avons implémenté cette valeur suivant un modèle basé sur les individus (IBM), qui bien que plus difficile à mettre en place (principalement en raison de la lourdeur des

protocoles impliqués), offre une perspective plus pertinente dans la définition de la connectivité au sein d'un paysage. En effet, la métrique de perméabilité calculée (pour plus de détails sur cette métrique, se référer au Manuscrit VI) nous a permis de relier plus facilement la connectivité structurelle à la connectivité fonctionnelle réelle de notre système dans la mesure où les données sont issues de données expérimentales et non pas déterminées *a priori*. Notre métrique nous a permis d'estimer que dans les cinq départements étudiés, 90% des patches ont une perméabilité inférieure à 40%<sup>17</sup>. La perméabilité moyenne des patches d'habitats considérés pour la piéride du chou est de 24.73%. Cette faible perméabilité nous montre que la fragmentation induite par l'urbanisation en Île-de-France et le fort contraste entre les patches d'habitat peu restreindre fortement à l'échelle locale (d'un patch à un autre) la dispersion des individus.

En intégrant les capacités de dispersion des individus, la structure du paysage et les données réelles obtenues par des lâchers massifs de papillons, nous avons mis en évidence que la dispersion des individus au sein d'une matrice urbaine dense s'effectue préférentiellement au sein d'ensembles de patches connectés entre eux (ces ensembles sont nommés des "composantes" dans le manuscrit VI). En effet, par la méthode dite des "graphs paysagers", nous avons pu identifier à quelle échelle le paysage impact sur la dispersion des individus. Sur la base de cette échelle de sensibilité nous avons identifié le nombre de composantes paysagères<sup>18</sup> au sein du paysage. Nos résultats nous montrent que l'Île-de-France à l'échelle de la piéride du chou se décompose en neuf composantes principales. Huit composantes de tailles moyennes occupent le département de Paris et sa proche banlieue fortement urbanisée alors qu'une seule composante constitue la partie sud de Paris et englobe l'Essonne. Nos résultats montrent donc clairement que l'urbanisation influe sur la connectivité du milieu mais que dans le cas de la piéride du chou, cette connectivité reste importante en milieu urbanisé. En effet, si nous avons mis en évidence que les individus se déplacent principalement au sein d'une même composante, la proximité des composantes (liée aux importantes capacités de dispersion de la piéride du chou) peut expliquer la dispersion des individus observée entre elles et donc l'absence de sensibilité des individus face à l'urbanisation décrite dans le Manuscrit IV.

Cependant, au travers de cet exemple, des questions relatives à la généralisation de cette étude pour d'autres taxons restent à approfondir. En effet, comme mentionné, la mesure de la connectivité dépend fortement de l'espèce considérée et il serait utile de multiplier notre analyse sur d'autres espèces afin de coupler les résultats à différentes échelles de connectivité. La mise en relation de ces échelles permettrait d'identifier de manière plus intégrative les corridors écologiques majeurs empruntés par la faune et la flore en milieux urbain et périurbain.

---

<sup>17</sup> Cette valeur représente la probabilité de passage d'un individu d'un patch adjacent à un patch donné (elle prend en compte la nature des patches et leur distance de contact).

<sup>18</sup> Une composante paysagère dans la théorie des graphs paysagers se caractérise par un ensemble de patches d'habitat connectés.

## **5. Conclusions et perspectives sur la fragmentation**

Comme le référence Ewers & Didham 2006, les espèces les plus vulnérables à la fragmentation sont celles regroupant certains traits caractéristiques comme un niveau trophique élevé (Manuscrit IV) ou encore les espèces qui tolèrent le moins la matrice. Dans cette thèse, des éléments de réponses concernant certains patterns théoriques attendus ont été apportés (Ewers & Didham 2006). A titre d'exemple, les espèces ayant une importante mobilité sont moins affectées par l'isolation des patchs d'habitat (Thomas 2000; Merckx & Van Dyck 2007). Pourtant, comme le suggère certaines études (Bonte *et al.* 2010), une stratégie de maintien des espèces en zone très fragmentée serait celle d'une mobilité très réduite. Cette stratégie serait induite par une importante mortalité liée aux coûts de dispersion (Thomas 2000). Ce phénomène a pu être mis en évidence chez le tircis (Manuscrit V) en confirmant que quelques patchs d'habitat permettent le maintien d'une espèce. Cependant, dans notre cas, nous n'avons pu identifier si cette mobilité réduite constitue la résultante d'une adaptation locale des individus au paysage ou d'une contrainte imposée par le paysage ne permettant pas aux individus de disperser. Par ailleurs, nous avons également montré que la taille du patch joue un rôle prépondérant pour le maintien du tircis dans un cas extrême de fragmentation liée à l'urbanisation (comme prédit par Ewers & Didham 2006).

Cependant, dans un contexte méta-populationnel, l'occupation des patchs d'habitat dans l'espace dépend du degré de connectivité du paysage et des corridors écologiques empruntés par les espèces (i.e. Debinski & Holt 2000; Meier *et al.* 2005). Par conséquent, les phénomènes de colonisation jouent un rôle prépondérant pour compenser les phénomènes d'extinction locaux (Hanski 1999). C'est pourquoi la majorité des espèces tolérantes à la fragmentation présentent d'importantes capacités de dispersion. Or une des difficultés majeures réside dans la mise en évidence de ces corridors écologiques et donc de mesurer la connectivité du milieu au sein d'un paysage. Dans nos travaux, nous avons utilisé une nouvelle méthode pour mesurer la connectivité paysagère en Île-de-France. L'analyse par "graphs paysagers" nous a permis de mesurer l'impact du paysage sur la dispersion de la piéride du chou (Manuscrit VI) et de mettre en évidence les zones connectées entre elles. Cette mise en évidence de la connectivité entre les patchs d'habitat permet donc de mieux comprendre l'impact de la structuration paysagère sur la mobilité des individus en milieux fragmentés mais également de montrer l'intérêt de la qualité de la matrice dans la connectivité générale du paysage pour le maintien des espèces. Cette connectivité est en partie responsable de la composition et de l'abondance des espèces au sein de zones fragmentées comme les espaces urbain et périurbain (Ewers & Didham 2006).

L'extrapolation de nos résultats obtenus en milieux urbain et périurbain à d'autres zones fragmentées est un élément à considérer avec attention. Dans notre cas, les transitions entre les différents patchs du paysage peuvent être considérées comme directes. Si la transition entre deux milieux constitue un patch clairement identifiable, ce patch est alors appelée écotone. Or l'étude des écotones est spécifique (Ries *et al.* 2004; Ross *et al.* 2005) car ils constituent des entités paysagères à part entière (ces patchs pouvant parfois constituer des habitats). Dans ce contexte, l'effet bordure lié aux écotones peut avoir des impacts positifs sur la diversité par l'augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance de certaines espèces observées dans ces habitats particuliers (Hunter 1990). Inversement, de nombreuses

espèces évitent ces habitats qui génèrent souvent des conditions micro-environnementales spécifiques. Dans notre cas, les effets bordures ne sont pas liés à la nature des écotones mais au contraste entre deux patchs considérés. Ce point est important et peut expliquer les résultats contradictoires observés en zones fragmentées où les comportements aux bordures peuvent être liés soit à la nature des écotones où alors être une conséquence des contrastes entre les patchs (e.g. Thomas 2000; Merckx & Van Dyck 2005). Notre étude sur le tircis (Manuscrit V) tend à montrer un fort impact du contraste entre les patchs limitant la dispersion des individus en milieux fragmenté urbain et périurbain.

## ***Conclusions générales***

---

Comme dans de nombreux taxons, l'intérêt des papillons (Thomas *et al.* 2004) et plus particulièrement des espèces qualifiées de communes dans la compréhension des phénomènes écologiques à large échelle est crucial. Des études récentes suggèrent que le déclin des espèces communes à larges échelles est tout autant prononcé que celui des espèces rares (Thomas & Abery 1995b; Summerville & Crist 2001). En cause, les changements globaux comme les changements climatiques ou encore l'urbanisation qui induit notamment des changements d'utilisation des sols particulièrement négatifs pour la diversité biologique (Leon-Cortes *et al.* 1999). Durant cette thèse, nous avons cherché à améliorer les connaissances relatives au fonctionnement des populations de rhopalocères en milieux urbain et périurbain et les conséquences induites par la pression d'urbanisation sur les espèces à différentes échelles spatiales. En effet, l'urbanisation croissante est une menace importante pour la biodiversité et l'étude des réponses des espèces face à cette menace constitue un enjeu majeur pour leur maintien en ville.

Pour répondre à cette problématique, nous avons dans un premier temps analysé les conséquences de l'urbanisation sur les espèces en se focalisant sur les assemblages d'espèces. Nous avons ensuite approfondi nos investigations sur certains aspects fonctionnels clés relatifs au maintien de ces populations en milieux fragmentés.

Nous avons montré que l'urbanisation génère une structuration particulière des communautés de rhopalocères (Manuscrit I). L'hétérogénéité de la distribution spatiale des espèces nous a permis de mettre en évidence des communautés d'espèces se répartissant entre "urban tolerant" et "urban avoider". Nos résultats soulignent que la composition de ces communautés est à la fois liée aux caractéristiques structurelles mais également fonctionnelles du paysage. En effet, si la qualité de l'habitat constitue un facteur important (par exemple à l'échelle d'un jardin, Manuscrit II), les distances entre ces patchs et donc la connectivité générale du milieu (Manuscrit VI) jouent également un rôle prépondérant. Ces résultats montrent que les pressions exercées par le milieu sur les espèces ont lieu à différentes échelles spatiales. Par conséquent, si l'échelle d'intégration de l'information constitue un point essentiel dans la mise en place des protocoles de recherche et la collecte des données, elle est également importante dans la compréhension des phénomènes étudiés et des conclusions qui en découlent.

Plus spécifiquement, l'étude des réponses fonctionnelles des espèces face à l'urbanisation nous a permis de mettre en évidence certains aspects favorisant le maintien de certaines espèces de rhopalocères en milieux urbain et périurbain. En effet, si les ressources nectarifères ne constituent pas un facteur explicatif majeur des patterns de répartition des espèces (Manuscrit III), la fragmentation des paysages (de laquelle dépend la connectivité paysagère) joue un rôle essentiel dans les réponses adaptatives des espèces et le maintien d'une structure méta-populationnelle pérenne.

Les réponses fonctionnelles des espèces à cette fragmentation sont de plusieurs ordres et dépendent notamment de leurs niveaux trophiques, les espèces prédatrices étant plus sensibles que les espèces de niveau trophique plus bas. Sur cette base, nous avons montré que cette sensibilité est notamment influencée par les capacités de dispersion des individus en fonction de leur niveau trophique, pouvant entraîner un déclin dans les relations hôte/parasitoïde au sein d'un système fragmenté (Manuscrit IV). Cependant, si une grande partie des espèces subsistant en zones fragmentées urbaine et périurbaine présentent des

capacités de dispersion supérieures aux espèces présentes dans des milieux moins fragmentés, nos résultats montrent également que dans certains cas (comme celui du tircis, Manuscrit V), les individus peuvent se maintenir en zones fragmentées dans des patches d'habitat isolés si la qualité de ces derniers est bonne. La question clé étant de savoir si ces individus adoptent une stratégie de comportement aux bordures en raison d'une adaptation locale à leur environnement où s'il s'agit d'une contrainte imposée par les caractéristiques relatives aux transitions entre les patches ne leur permettant pas d'émigrer vers d'autres patches (en milieux urbains ces transitions sont majoritairement brusques et ne constituent pas des écotones spécifiques). C'est pourquoi, l'analyse de la connectivité du paysage afin d'identifier les voies de dispersion des individus est importante dans un contexte d'urbanisation croissante. En effet, en analysant comment le paysage influence les déplacements des espèces présentes en milieux urbain et périurbain (comme la piéride du chou, Manuscrit VI), l'impact de l'Homme lié au développement des infrastructures pourra être minimisé.

## ***Bibliographie***

---

- Aarts B.G.W. & Nienhuis P.H. (2003) Fish zonation and guilds as the basis for the assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia*, 500, 157-178
- Adams L.W. (1994) *Urban wildlife habitat: a landscape perspective*. University of Minnesota Press, University of Minnesota.
- Agrawal A.A. & Fishbein M. (2006) Plant defense syndromes. *Ecology*, 87, S132-S149
- Alaruikka D., Kotze D.J., Matveinen K. & Niemelä J. (2002) Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, 6, 195-206
- Alonso Mejia A., Rendon Salinas E., Montesinos Patino E. & Brower L.P. (1997) Use of lipid reserves by monarch butterflies overwintering in Mexico: Implications for conservation. *Ecological Applications*, 7, 934-947
- Arnstein S.R. (1969) Ladder of Citizen Participation. *Journal of the American Institute of Planners*, 35, 216-224
- Atkinson T.H., Koehler P.G. & Patterson R.S. (1990) Annotated checklist of the cockroaches of Florida (Dictyoptera: Blattaria: Blattellidae, Polyphagidae, Blattellidae, Blaberidae). *The Florida Entomologist*, 73, 303-327
- Baguette M., Mennechez G., Petit S. & Schtickzelle N. (2003) Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *C. R. Biologies*, 326, 200-209
- Baguette M. & Neve G. (1994) Adult Movements between Populations in the Specialist Butterfly *Proclossiana-Eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ecological Entomology*, 19, 1-5
- Baguette M. & Schtickzelle N. (2003) Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 40, 404-412
- Baguette M. & Schtickzelle N. (2006) Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology*, 87, 648-654
- Baguette M. & Van Dyck H. (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117-1129
- Balmer O. & Erhardt A. (2000) Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central european butterfly communities: rethinking conservation practices. *Conservation Biology*, 14, 746-757
- Barczak T., Dkbek-Jankowska A. & Bennewicz J. (2005) Parasitic entomofauna in urban and agricultural landscapes of the Pomorze and Kujawy region - I. Primary parasitoids of aphids from the *Aphis* genera. *Folia Biologica-Krakow*, 53, 157-164
- Barlow J., Araujo I.S., Overal W.L., Gardner T.A., Mendes F.D., Lake I.R. & Peres C.A. (2008) Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical Eucalyptus plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1089-1104
- Baz A. (2002) Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain. *Biological Conservation*, 103, 277-282
- Bélisle M. (2005) Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioural landscape ecology. *Ecology*, 86, 1988-1995
- Benson J., Van Driesche R.G., Pasquale A. & Elkinton J. (2003) Introduced braconid parasitoids and range reduction of a native butterfly in New England. *Biological Control*, 28, 197-213
- Bergerot B., Fontaine B. & Julliard R. (2009) Citizen participation and scientific projects: towards a common science. *2nd European Congress of Conservation Biology, Prague*, 01-05, 2009
- Bergerot B., Lasne E., Vigneron T. & Laffaille P. (2008) Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large European basin, the Loire (France). *Biodiversity and Conservation*, 17, 2247-2262

- Bergman K.O., Askling J., Ekberg O., Ignell H., Wahlman H. & Milberg P. (2004) Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography*, 27, 619-628
- Binzenhöfer B., Biedermann R., Settele J. & Schröder B. (2007) Connectivity compensates for low habitat quality and small patch size in the butterfly *Cupido minimus*. *Ecological Research*, In Press
- Binzenhöfer B., Schröder B., Strauss B., Biedermann R. & Settele J. (2005) Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths: The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation*, 126, 247-259
- Black D. & Henderson J.V. (2003) Urban evolution in the USA. *Journal of Economic Geography*, 3, 343-373
- Blair R.B. (1999) Birds and butterflies along an urban gradient: Surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications*, 9, 164-170
- Blair R.B. & Launer A.E. (1997) Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80, 113-125
- Bloch D. & Erhardt A. (2008) Selection toward shorter flowers by butterflies whose probosces are shorter than floral tubes. *Ecology*, 89, 2453-2460
- Boggs C.L., Watt W.B. & Ehrlich P.R. (2003) *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Bonte D., Hovestadt T. & Poethke H.J. (2010) Evolution of dispersal polymorphism and local adaptation of dispersal distance in spatially structured landscapes. *Oikos*, 119, 560-566
- Boulinier T. & Lemel J.Y. (1997) Spatial and temporal variations of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds: some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologica*, 17, 531-552
- Brodeur J., Geervliet J.B.F. & Vet L.E.M. (1996) The role of host species, age and defensive behaviour on ovipositional decisions in a solitary specialist and gregarious generalist parasitoid (*Cotesia* species). *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 81, 125-132
- Brown J.K.S. & Freitas A.V.L. (2000) Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica*, 32, 934-956
- Bunn A.G., Urban D.L. & Keitt T.H. (2000) Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59, 265-278
- Burel F. & Baudry J. (2005) Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: the role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators*, 5, 305-313
- Calabrese J.M. & Fagan W.F. (2004) A comparison shoppers' guide to connectivity metrics. *Front. Ecol. Environ*, 2, 529-536
- Carroll C., Noss R.F. & Paquet P.C. (2001) Carnivores as focal species for conservation planning in the Rocky Mountain region. *Ecological Applications*, 11, 961-980
- Carroll S.P. & Loye J. (2006) Invasion, colonization, and disturbance; historical ecology of the endangered Miami blue butterfly. *Journal of Insect Conservation*, 10, 13-27
- Chardon J.P., Adriaensen F. & Matthysen E. (2003) Incorporating landscape element into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology*, 18, 561-573
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2001) *Ecological niches - Linking classical and contemporary approaches*. The university of Chicago Press, Chicago.
- Cheng S. & McBride J.R. (2006) Restoration of the urban forests of Tokyo and Hiroshima following World War II. *Urban Forestry & Urban Greening*, 5, 155-168
- Clergeau P. (2007) Une écologie du paysage urbain. *Apogée (Eds)*, 137p
- Clobert J., Danchin E., Dhont A.A. & Nichols J.D. (2001) Dispersal. *Oxford University Press*, UK, 452p

- Cole L.J., McCracken D.I., Downie I.S., Dennis P., Foster G.N., Waterhouse T., Murphy K.J., Griffin A.L. & Kennedy M.P. (2005) Comparing the effects of farming practices on ground beetle (Coleoptera Carabidae) and spider (Araneae) assemblages of Scottish farmland. *Biodiversity and Conservation*, 14, 441-460
- Coley P.D. & Barone J.A. (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305-335
- Comba L., Corbet S.A., Hunt L. & Warren B. (1999) Flowers, nectar and insect visits: Evaluating British plant species for pollinator-friendly gardens. *Annals of Botany*, 83, 369-383
- Combes C. (2001) *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Connor E.F., Hafernik J., Levy J., Moore V.L. & Rickman J.K. (2002) Insect conservation in an urban biodiversity hotspot: The San Francisco Bay Area. *Journal of Insect Conservation*, 6
- COPI (2008) L'économie des écosystèmes et de la biodiversité. <http://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/economics>
- Corbet S.A. (2000) Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 96, 289-298
- Coulon A., Cosson J.F., Angibault J.M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit E., Aulagnier S. & Hewison A.J.M. (2004) Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, 13, 2841-2850
- Cozzi G., Muller C.B. & Krauss J. (2008) How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology*, 23, 269-283
- Crowder L.B. & Cooper W.E. (1982) Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63, 1802-1813
- Danchin E., Giraldeau L.-A. & Cézilly F. (2005) *Ecologie comportementale*, Paris.
- Daniels G.D. & Kirkpatrick J.B. (2006) Comparing the characteristics of front and back domestic gardens in Hobart, Tasmania, Australia. *Landscape and Urban Planning*, 78, 103-110
- Davis A.M. & Glick T.F. (1978) Urban ecosystem and island biogeography. *Environmental Conservation*, 5, 299-305
- de Groot M., Kleijn D. & Jogan N. (2007) Species groups occupying different trophic levels respond differently to the invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis*. *Biological Conservation*, 136, 612-617
- Debinski D.M. & Holt R.D. (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14, 342-355
- Dennis R.L.H. (1982) Mate locating strategies in the wall brown butterfly, *Lasiommata megera* (L.) (Lepidoptera: satyridae): wait or seek? *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 94, 209-214
- Dennis R.L.H. (1992) *The ecology of butterflies in Britain* Oxford University Press edn, New York.
- Dennis R.L.H., Hodgson J.G., Grenyer R., Shreeve T.G. & Roy D.B. (2004) Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology*, 29, 12-26
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G., Isaac N.J.B., Roy D.B., Hardy P.B., Fox R. & Asher J. (2006a) The effects of visual apparency on bias in butterfly recording and monitoring. *Biological Conservation*, 128, 486-492

- Dennis R.L.H., Shreeve T.G. & Van Dyck H. (2003) Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102, 417-426
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G. & Van Dyck H. (2006b) Habitats and resources: the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1943-1966
- Dennis R.L.H., Sparks T.H. & Hardy B.P. (1999) Bias in butterfly distribution maps: the effect of sampling effort. *Journal of Insect Conservation*, 3, 33-42
- Devictor V., Clavel J., Julliard R., Lavergne S., Mouillot D., Thuiller W., Venail P., Villéger S. & Mouquet N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15-25
- Devictor V., Julliard R., Clavel J., Jiguet F., Lee A. & Couvet D. (2008) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 252-261
- Dickman C.R. (1987) Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology*, 24, 337-351
- Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E. & Davis A.J. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Tree*, 11, 255-260
- Dobkins L.H. & Ioannides Y.M. (2001) Spatial interactions among U.S. cities: 1900-1990. *Regional Science and Urban Economics*, 31, 701-732
- Donoso D.S., Grez A.A. & Simonetti J.A. (2003) Effect of forest fragmentation on the granivory of different size trees. *Biological Conservation*, 115, 63-70
- Doux Y. & Gibeaux C. (2007) *Les papillons de jour d'Île-de-France et de l'Oise*, Mèze.
- Dover J. & Settele J. (2009) The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation*, 13, 3-27
- Dowdeswell W.H., Fisher R.A. & Ford E.B. (1940) The quantitative study of populations in the Lepidoptera I. *Polyommatus icarus* Rott. *Annals of Eugenics*, 10, 123-136
- Dufrêne M. & Legendre P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345-366
- Dumbrell A.J. & Hill J.K. (2005) Impacts of selective logging on canopy and ground assemblages of tropical forest butterflies: Implications for sampling. *Biological Conservation*, 125, 123-131
- Eaton J. & Eckstein Z. (1997) Cities and growth: evidence from France and Japan. *Regional Science and Urban Economics*, 27, 443-474
- ECOMOS (2003) Ecological Soil Occupation Mode. See: <http://www.iau-idf.fr/lile-de-france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html>
- EEA (2002) Environmental signals 2002. In: *European Environment Agency*, p. 149. European Environment Agency, Copenhagen,
- Ellis S. (2003) Habitat quality and management for the northern brown argus butterfly *Aricia artaxerxes* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North East England. *Biological Conservation*, 113, 285-294
- Elzinga J.A., Van Nouhuys S., van Leeuwen D.J. & Biere A. (2007) Distribution and colonisation ability of three parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape. *Basic and Applied Ecology*, 8, 75-88
- Esch S., Klinkhamer P.G.L. & van der Meijden E. (2005) Do distances among host patches and host density affect the distribution of a specialist parasitoid? *Oecologia*, 146, 218-226
- Evans C., Abrams E., Reitsma R., Roux K., Salmonsens L. & Marra P.P. (2005) The Neighborhood Nestwatch program: Participant outcomes of a citizen-science ecological research project. *Conservation Biology*, 19, 589-594

- Ewers R.M. & Didham R.K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117-142
- Falk J.H. (1977) The frenetic life forms that flourish in suburban lawns. *Smithsonian*, 8, 90-96
- Fall A., Fortin M.J., Manseau M. & O'Brien D. (2007) Spatial graphs: Principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems*, 10, 448-461
- Feber R.E. & Smith H. (1995) Butterfly conservation on arable farmland. In: Pullin A. S. (ed), *Ecology and Conservation of Butterflies*. Chapman & Hall, London,, 84-97
- Feltwell J. (1981) *Large white butterfly: the biology, biochemistry, and physiology of Pieris Brassicae*. D.R.W junk publishers.
- Fenoglio M.S., Saivo A. & Estallo E.L. (2009) Effects of urbanisation on the parasitoid community of a leafminer. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 35, 318-326
- Fleishman E., Murphy D.D. & Brussard P.F. (2000) A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications*, 10, 569-579
- Ford E.B. (1945) *Butterflies*, London.
- Forman R.T.T. & Alexander L.E. (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 29, 207-231
- Forman R.T.T. & Godron M. (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley, New York.
- Frankie G.W. & Ehler L.E. (1978) Ecology of insects in urban environments. *Annual Review of Entomology*, 23, 367-387
- French K., Major R. & Hely K. (2005) Use of native and exotic garden plants by suburban nectarivorous birds. *Biological Conservation*, 121, 545-559
- Fric Z. & Konvicka M. (2006) Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology*, In press
- Garcia A.C.L., Valiati V.H., Gottschalk M.S., Rohde C. & Valente V. (2008) Two decades of colonization of the urban environment of Porto Alegre, southern Brazil, by *Drosophila paulistorum* (Diptera, Drosophilidae). *Iheringia Serie Zoologia*, 98, 329-338
- Gaston K.J. (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gaston K.J. (2002) Abundance, occupancy and conservation biology. In *Avian Landscape Ecology: Pure and Applied Issues in the Large-scale Ecology of Birds. Proceedings of the 2002 IALE(UK) Conference* (Chamberlain, D.E. and Wilson, A.M., eds), 215-227
- Gaston K.J. & Fuller R.A. (2007) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, In Press
- Geervliet J.B.F., Verdel M.S.W., Snellen H., Schaub J., Dicke M. & Vet L.E.M. (2000) Coexistence and niche segregation by field populations of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *Cotesia rubecula* in the Netherlands: predicting field performance from laboratory data. *Oecologia*, 124, 55-63
- Gibb H. & Hochuli D.F. (2002) Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation*, 106, 91-100
- Gilbert L.E. & singer M.C. (1975) Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 365-397
- Giraudel J.L. & Lek S. (2001) A comparison of self-organizing map algorithm and some conventional statistical methods for ecological community ordination. *Ecological Modelling*, 146, 329-339
- Goddard M.A., Dougill A.J. & Benton T.G. (2010) Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 90-98
- Gomez J.M. & Zamora R. (1999) Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80, 796-805

- Goodwin B.J. (2003) Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology*, 18, 687-699
- Goulson D., Hanley M.E., Darvill B., Ellis J.S. & Knight M.E. (2005) Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation*, 122, 1-8
- Grand J. & Mello M.J. (2004) A multi-scale analysis of species–environment relationships: rare moths in a pitch pine scrub oak (*Pinus rigida*-*Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation*, 119, 495-506
- Grill A., Cleary D.F.R., Stettmer C., Brau M. & Settele J. (2008) A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 12, 617-627
- Grill A., Crnjar R., Casula P. & Menken S. (2002) Applying the IUCN threat categories to island endemics: Sardinian butterflies (Italy). *Journal of Nature Conservation*, 10, 51-60
- Grimm V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: what we have learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115
- Gustafson E.J. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1, 143-156
- Hanski I. (1994) A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 151-162
- Hanski I. (1999) Metapopulation dynamics. *Oxford University Press, UK*, 328
- Hanski I., Alho J. & Moilanen A. (2000) Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology*, 81, 239-251
- Hanski I. & Gilpin M.E. (1997) *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego.
- Hanski I. & Heino M. (2003) Metapopulation-level adaptation of insect host plant preference and extinction-colonization dynamics in heterogeneous landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64, 281-290
- Hanski I., Kuussaari M. & Nieminen M. (1994) Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75, 747-762
- Hanski I. & Simberloff D. (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In: *Hanski, I & M Gilpin (1997). Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. San Diego, Academic Press*, 5-26
- Hanski I. & Singer M.C. (2001) Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist*, 158, 341-353
- Hardy P.B. & Dennis R.L.H. (1999) The impact of urban development on butterflies within a city region. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1261-1279
- Harker R.J. & Shreeve T.G. (2008) How accurate are single site transect data for monitoring butterfly trends? Spatial and temporal issues identified in monitoring *Lasiommata megera*. *Journal of Insect Conservation*, 12, 125-133
- Heikkinen R.K., Luoto M., Kuussaari M. & Toivonen T. (2007) Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landscape and Urban Planning*, 79, 347-357
- Heino M. & Hanski I. (2001) Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *American Naturalist*, 157, 495-511
- Heliölä J. & Kuussaari M. (2005) How many counts are needed? Effect of sampling effort on observed species numbers of butterflies and moths in transect counts. In: *Kühn, E., Feldmann, R., Thomas, J.A., Settele, J., (eds) Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 1: general concepts and case studies. Pensoft, Sofia., 83–84*

- Hill J.K., Collingham Y.C., Thomas C.D., Blakeley D.S., Fox R., Moss D. & Huntley B. (2001) Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. *Ecology Letters*, 4, 313-321
- Hill J.K., Hughes C.L., Dytham C. & Searle J.B. (2006) Genetic diversity in butterflies: interactive effects of habitat fragmentation and climate-driven range expansion. *Biology Letters*, 2, 152-154
- Hill J.K., Thomas C.D. & Lewis O.T. (1999) Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation*, 87, 277-283
- Holt R.D. (1993) Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. In: *Species Diversity in Ecological Communities* (eds R. Ricklefs & D. Schluter), University of Chicago Press, Chicago, 77-88
- Holyoak M. (2000) Habitat subdivision causes changes in food web structure. *Ecology Letters*, 3, 509-515
- Holyoak M., Leibold M.A. & Holt R.D. (2005) Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities. *The University of Chicago Press, Chicago*, 1-513
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35
- Hunt T.E., Higley L.G., Witkowski J.F., Young L.J. & Hellmich R.L. (2001) Dispersal of adult European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) within and proximal to irrigated and non-irrigated corn. *Journal of Economic Entomology*, 94
- Hunter M.L. (1990) Wildlife, Forests, and Forestry. *Prentice Hall, Englewood Cliffs*
- Ibarra A.A., Park Y.S., Brosse S., Reyjol Y., Lim P. & Lek S. (2005) Nested patterns of spatial diversity revealed for fish assemblages in a west European river. *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 233-242
- Ioannides Y.M. & Overman H.G. (2003) Zipf's law for cities: an empirical examination. *Regional Science and Urban Economics*, 33, 127-137
- Ishii H.S., Kadoya T., Kikuchi R., Suda S. & Washitani I. (2008) Habitat and flower resource partitioning by an exotic and three native bumble bees in central Hokkaido, Japan. *Biological Conservation*, 141, 2597-2607
- Janz N., Nyblom K. & Nylin S. (2001) Evolutionary dynamics of host-plant specialization: A case study of the tribe Nymphalini. *Evolution*, 55, 783-796
- Jetz W. & Rahbek C. (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 297, 1548-1551
- Jones R.E. (1977) Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 46, 195-212
- Jones R.E., Gilbert N., Guppy M. & Nealis V. (1980) Long-distance movement of *Pieris rapae*. *Journal of Animal Ecology*, 49, 629-642
- Jongman R.G.H., Ter Braak C.J.F. & van Tongeren O.F.R. (1995) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* Broché edn, Cambridge.
- Joseph L.N., Field S.C., Wilcox C. & Possingham H.P. (2006) Presence-absence versus abundance data for monitoring threatened species. *Conservation Biology*, 20, 1679-1687
- Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F. & Couvet D. (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9, 1237-1244
- Kearns C.A., Inouye D.W. & Waser N.M. (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83-112
- Kendle T. & Forbes S. (1997) *Urban nature conservation*, London.

- Kery M. & Plattner M. (2007) Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes. *Ecological Entomology*, 32, 53-61
- Klopfer P.H. & Ganzhorn J.U. (1985) Habitat selection: behavioral aspects. In: Cody M L (1985). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego, 435-453
- Knapp L.B. & Canham C.D. (2000) Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima*: sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 127, 307-315
- Knapp S., Kuhn I., Schweiger O. & Klotz S. (2008) Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecology Letters*, 11, 1054-1064
- Koh L.P. & Menge D.N.L. (2006) Rapid assessment of lepidoptera predation rates in neotropical forest fragments. *Biotropica*, 38, 132-134
- Kohonen T. (2001) *Self-Organizing Map*. Springer-Verlag (Eds): Heidelberg edn.
- Kolligs D. (2000) Ecological effects of artificial light sources on nocturnally active insects, in particular on butterflies (lepidoptera). *Faunistisch-Oekologische Mitteilungen Supplement*, 28, 1-136
- Kotliar N.B. & Wiens J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59, 253-260
- Kozlov M.V., Lvovsky A.L. & Mikkola K. (1996) Abundance of day-flying Lepidoptera along an air pollution gradient in the northern boreal forest zone. *Entomologica Fennica*, 7, 137-144
- Krauss J., Steffan-Dewenter I. & Tschardt T. (2004) Landscape occupancy and local population size depends on host plant distribution in the butterfly *Cupido minimus*. *Biological Conservation*, 120, 355-361
- Kruess A. (2003) Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26, 283-290
- Kunte K. (2007) Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies. *Functional Ecology*, 21, 982-987
- Lafranchis T. (2000) *Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope edn. Parthénope.
- Larivée M., Fahrig L. & Drapeau P. (2005) Effects of a recent wildfire and clearcuts on ground-dwelling boreal forest spider assemblages. *Can. J. For. Res.*, 35, 2575-2588
- Lasne E., Bergerot B., Lek S. & Laffaille P. (2007) Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Research and Applications*, 23, 1-14
- Layman C.A., Arrington D.A., Langerhans R.B. & Silliman B.R. (2004) Degree of fragmentation affects fish assemblage structure in Andros Island (Bahamas) estuaries. *Caribbean Journal of Science*, 40, 232-244
- Leon-Cortes J.L., Cowley M.J.R. & Thomas C.D. (1999) Detecting decline in formerly widespread species: How common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography*, 22, 643-650
- Leslie P.W. & Little M.A. (2003) Human biology and ecology: Variation in nature and the nature of variation. *American Anthropologist*, 105, 28-37
- Lima-Junior S.E., Cardone I.B. & Goitein R. (2006) Fish assemblage structure and aquatic pollution in a Brazilian stream: some limitations of diversity indices and models for environmental impact studies. *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 284-290
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. New Jersey Princeton University Press, Princeton.

- Maes D. & Van Dyck H. (2005) Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biological Conservation*, 123, 177-187
- Marzluff J.M., Bowman R. & Donnelly R. (2001) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*, Norwell.
- Matter S.F. & Roland J. (2002) An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology*, 27, 308-316
- Matteson K.C., Ascher J.S. & Langellotto G.A. (2008) Bee richness and abundance in New York city urban gardens. *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 140-150
- Mc Allister K. (1999) Understanding participation: monitoring and evaluation process, outputs and outcomes. *International Development Research Centre, Ottawa, Canada. Research paper*.
- McFrederick Q.S. & LeBuhn G. (2006) Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera : Apidae)? *Biological Conservation*, 129, 372-382
- McGeoch M.A. & Chown S.L. (1997) Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and Conservation*, 6, 979-993
- McIntyre N.E. (2000) Ecology of urban arthropods: A review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 825-835
- Meier K., Kuusemets V., Luig J. & Mander U. (2005) Riparian buffer zones as elements of ecological networks: Case study on *Parnassius mnemosyne* distribution in Estonia. *Ecological Engineering*, 24, 531-537
- Mennechez G., Schtickzelle N. & Baguette M. (2003) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology*, 18, 279-291
- Merckx T. & Van Dyck H. (2005) Mate location behaviour of the butterfly *Pararge aegeria* in woodland and fragmented landscapes. *Animal Behaviour*, 70, 411-416
- Merckx T. & Van Dyck H. (2007) Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour*, 74, 1029-1037
- Merckx T., Van Dyck H., Karlsson B. & Leimar O. (2003) The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes. *Proceedings of the Royal Society*, 270, 1815-1821
- Mérigoux S., Ponton D. & De Mérona B. (1998) Fish richness and species-habitat relationships in two coastal streams of French Guiana, South America. *Env. Biol. Fish.*, 51, 25-39
- Mevi-Schutz J. & Erhardt A. (2005) Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. *American Naturalist*, 165, 411-419
- Minchella D.J. & Scott M.E. (1991) Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Tree*, 1, 250-254
- Morrison M.L. & Hall L.S. (2002) Standard terminology: toward a common language to advance ecological understanding and application. In: Scott J.M. et al (2002). *Predicting species occurrences. Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, Washington, pp. 43-52
- Muratet A. (2006) Vegetal diversity in urban areas. In. Thesis, Université de Paris VI, Paris
- Muratet A., Machon N., Jiguet F., Moret J. & Porcher E. (2007) The role of urban structures in the distribution of wasteland flora in the greater paris area, France. *Ecosystems*, 10, 661-671

- Nellemann C., Vistnes I., Jordhoy P. & Strand O. (2001) Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation*, 101, 351-360
- Neve G., Mousson L. & Baguette M. (1996) Adult dispersal and genetic structure of butterfly populations in a fragmented landscape. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 17, 621-626
- New T.R. (1997) Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? *Journal of Insect Conservation*, 1, 5-12
- Niell R.S., Brussard P.F. & Murphy D.D. (2007) Butterfly community composition and oak woodland vegetation response to rural residential development. *Landscape and Urban Planning*, 81, 235-245
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B. & Chessel D. (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, 46, 399-416
- Ohsaki N. & Sato Y. (1990) Avoidance mechanisms of three *Pieris* butterfly species against the parasitoid wasp *Apanteles glomerulus*. *Ecological Entomology*, 15, 169-176
- Ohsaki N. & Sato Y. (1999) The role of parasitoids in evolution of habitat and larval food plant preference by three *Pieris* butterflies. *Researches on Population Ecology*, 41, 107-119
- Oostermeijer J.G.B. & Van Swaay C.A.M. (1998a) The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation*, 86, 271-280
- Oostermeijer J.G.B. & van Swaay C.A.M. (1998b) The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation*, 86, 271-280
- Ostrom E. (2005) *Understanding Institutional Diversity*. Princeton University Press, Princeton.
- Ovaskainen O. (2003) Habitat destruction, habitat restoration and eigenvector-eigenvalue relations. *Mathematical Biosciences*, 181, 165-176
- Parmesan C. (2003) Butterflies as bioindicators for climate change effects. In: Boggs, C L, W B Watt & P R Ehrlich (2003). *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. Chicago and London, The University of Chicago Press, 541-560
- Pellens R. & Garay I. (1999) Edaphic macroarthropod communities in fast-growing plantations of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maid (Myrtaceae) and *Acacia mangium* Wild (Leguminosae) in Brazil. *Eur. J. Soil Biol.*, 35, 77-89
- Pellet J., Fleishman E., Dobkin D.S., Gander A. & Murphy D.D. (2007) An empirical evaluation of the area and isolation paradigm of metapopulation dynamics. *Biological Conservation*, 136, 483-495
- Percival M.S. (1961) Types of nectar in Angiosperms. *New Phytologist*, 60, 235-281
- Pérès J.M. (1967) The Mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 5, 449-553
- Pérès J.M. & Picard J. (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31, 1-137
- Petit S., Moilanen A., Hanski I. & Baguette M. (2001) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches. *Oikos*, 92, 491-500
- Pianka E.R. (1999) Putting communities together. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 501-502
- Piscart C., Bergerot B., Laffaille P. & Marmonier P. (2010) Are amphipod invaders a threat to regional biodiversity? *Biological Invasions*, 12, 853-863
- Pollard E. (1977) Method for Assessing Changes in Abundance of Butterflies. *Biological Conservation*, 12, 115-134

- Polus E., Vandewoestijne S., Choutt J. & Baguette M. (2007) Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity Conservation*, 16, 3423-3436
- Pont D., Hugueny B., Beier U., Goffaux D., Melcher A., Noble R., Rogers C., Roset N. & Schmutz S. (2006) Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 43, 70-80
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G. & Willmer P. (2003) Linking bees and flowers: How do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, 84, 2628-2642
- Prenda J., Armitage P.D. & Grayston A. (1997) Habitat use by the fish assemblages of two chalk streams. *Journal of Fish Biology*, 51, 64-79
- Pretty J.N. (1995) Participatory Learning for Sustainable Agriculture. *World Development*, 23, 1247-1263
- Quacchia A., Ferracini C., Bonelli S., Balletto E. & Alma A. (2008) Can the geranium bronze, *Cacys marshalli*, become a threat for European biodiversity? *Biodiversity and Conservation*, In Press
- Qureshi J.A., Buschman L.L., Throne J.E. & Ramaswamy S.B. (2005) Adult dispersal of *Ostrinia nubilalis* Hubner (Lepidoptera: Crambidae) and its implications for resistance management in Bt-maize. *JEN*, 129, 281-292
- Qureshi J.A., Buschman L.L., Throne J.E. & Ramaswamy S.B. (2006) Dispersal of adult *Diatraea grandiosella* (Lepidoptera: crambidae) and its implications for corn borer resistance management in *Bacillus thuringiensis* maize. *Ecology and Population Biology*, 99, 279-291
- Rathcke B.J. & Jules E.S. (1993) Habitat Fragmentation and Plant Pollinator Interactions. *Current Science*, 65, 273-277
- Reijnen R., Foppen R. & Meeuwssen H. (1996) The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biological Conservation*, 75, 255-260
- Rice E.L. (1974) Allelopathy. *Academic Press, New York*
- Ricketts T.H. (2001) The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, 158, 87-99
- Ricotta C., Godefroid S. & Celesti-Grapow L. (2008) Common species have lower taxonomic diversity - Evidence from the urban floras of Brussels and Rome. *Diversity and Distributions*, 14, 530-537
- Ries L., Debinski D.M. & Wieland M.I. (2001) Conservation value of roadside prairie restoration to butterfly communities. *Conservation Biology*, 15, 401-411
- Ries L., Fletcher R.J.J., Battin J. & Sisk T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 491-522
- Romero S., Campbell J.F., Nechols J.R. & With K.A. (2009) Movement behavior in response to landscape structure: the role of functional grain. *Landscape Ecology*, 24, 39-51
- Root R.B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monograph*, 37, 317-350
- Rosenzweig M.L. (1995) Species diversity in space and time. *University of Cambridge Press, Cambridge*
- Rosenzweig M.L. (2003) *Win-Win Ecology: How the Earth's Species Can Survive in the Midst of Human Enterprise* Oxford University Press.
- Ross J.A., Matter S.F. & Roland J. (2005) Edge avoidance and movement of the butterfly *Parnassius smintheus* in matrix and non-matrix habitat. *Landscape Ecology*, 20, 127-135

- Roy D.B., Rothery P. & Brereton T. (2007) Reduced-effort schemes for monitoring butterfly populations. *Journal of Applied Ecology*, 44, 993-1000
- Rusterholz H.P. & Erhardt A. (1997) Preferences for nectar sugars in the peacock butterfly, *Inachis io*. *Ecological Entomology*, 22, 220-224
- Rusterholz H.P. & Erhardt A. (2000) Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis Blue butterfly *Lysandra bellargus*? *Ecological Entomology*, 25, 81-90
- Ruth W. & Ruth-Balaganskaya E. (2000) Human attitudes and industrial work activity as causes of industrial impact on nature: A methodological approach to integrate ecology into economic and social development. In: *Consequences of Land Use Changes*, pp. 75-118. Wit Press, Southampton
- Salama N.K.G., Knowler J. & Adams C.E. (2007) Increasing abundance and diversity in the moth assemblage of east Loch Lomondside, Scotland over a 35 year period. *Journal of Insect Conservation*, 11, 151-156
- Salvo A., Fenoglio M.S. & Videla M. (2005) Parasitism of a leafminer in managed versus natural habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 109, 213-220
- Sarto i Monteys V. (1992) Spread of Southern African Lycaenid butterfly, *Cacyreus marshalli* Butler, 1898, (Lep: Lycaenidae) in the Balearic Archipelago (Spain) and considerations on its likely introduction to continental Europe. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31, 24-34
- Schtickzelle N. (2003) Metapopulation dynamics and viability of the bog fritillary butterfly *Proclossiana eunomia*. In: *Biodiversity Research Centre*, pp. 1-209. Université de Louvain-la-Neuve, Belgium
- Schtickzelle N. & Baguette M. (2003) Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72, 533-545
- Schtickzelle N. & Baguette M. (2004) Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos*, 104, 277-290
- Schtickzelle N., Choutt J., Goffart P., Fichet V. & Baguette M. (2005) Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*, 126, 569-581
- Schtickzelle N., Mennechez G. & Baguette M. (2006) Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*, 87, 1057-1065
- Schultz C.B. & Crone E.E. (2001) Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology*, 82, 1879-1892
- Schultz C.B. & Crone E.E. (2005) Patch size and connectivity thresholds for butterfly habitat restoration. *Conservation Biology*, 19, 887-896
- Schwarz C.J. & Seber G.A.F. (1999) Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science*, 14, 427-456
- Schweiger O., Dormann C.F., Bailey D. & Frenzel M. (2006) Occurrence pattern of *Pararge aegeria* (Lepidoptera : Nymphalidae) with respect to local habitat suitability, climate and landscape structure. *Landscape Ecology*, 21, 989-1001
- Shepherd P.A. (1994) A review of plant communities of derelict land in the city of Nottingham, England and their value for nature conservation. *Memorabilia Zoologica*, 49, 129-137
- Shreeve T.G. (1992) *The Ecology of butterfly in Britain*. Oxford University Press, Oxford.
- Shreeve T.G., Dennis R.L.H. & Van Dyck H. (2004) Resources, habitats and metapopulations - whither reality? *Oikos*, 106, 404-408

- Southwood T.R.E. (1977) Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365
- Steffan-Dewenter I. & Tscharntke T. (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*, 3, 449-456
- Strong D.R., Lawton J.H. & Southwood R. (1984) *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Science Publisher, Oxford.
- Sukopp H., Blume H.P. & Kunick W. (1979) The soil, flora and vegetation of Berlin's wastelands. In: Laurie I.C. (ed) *Nature in cities*, John Wiley, Chichester, 115-132
- Summerville K.S. & Crist T.O. (2001) Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera) *Ecology*, 82, 1360-1370
- Sutcliffe O.L., Bakkestuen V., Fry G. & Stabbeorp O.E. (2003) Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning*, 63, 15-31
- Talsma J.H.R., Torri K. & van Nouhuys S. (2008) Host plant use by the Heath fritillary butterfly, *Melitaea athalia*: plant habitat, species and chemistry. *Arthropod-Plant Interactions*, 2, 63-75
- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K. & Merriam G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571-572
- Telfer M.G., Preston C.D. & Rothery P. (2002) A general method for measuring relative change in range size from biological atlas data. *Biological Conservation*, 107, 99-109
- Thomas C.D. (2000) Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society*, 267, 139-145
- Thomas C.D. & Abery J.C.G. (1995a) Estimating Rates of Butterfly Decline from Distribution Maps - the Effect of Scale. *Biological Conservation*, 73, 59-65
- Thomas C.D. & Abery J.C.G. (1995b) Estimating rates of butterfly decline from distribution maps: the effect of scale. *Biological Conservation*, 73, 59-65
- Thomas C.D. & Hanski I. (2004) Metapopulation dynamics in changing environments: butterfly responses to habitat and climate change. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulation*, Chapt 20, 490-514
- Thomas J.A. (1991) Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: Spelleberg I, Goldsmith F., Morris M (eds). *The scientific management of temperate communities for conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 149-198
- Thomas J.A., Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J.J.D., Asher J., Fox R., Clarke R.T. & Lawton J.H. (2004) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303, 1879-1881
- Tiple A.D., Khurad A.M. & Dennis R.L.H. (2009) Adult butterfly feeding-nectar flower associations: constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology. *Journal of Natural History*, 43, DOI 10.1080/00222930802610568|PII 909513257
- Tischendorf L. & Fahrig L. (2000) How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15, 633-641
- Trumbull D.J., Bonney R., Bascom D. & Cabral A. (2000) Thinking scientifically during participation in a citizen-science project. *Science Education*, 84, 265-275
- Tscharntke T. (1992) Coexistence, Tritrophic Interactions and Density Dependence in a Species-Rich Parasitoid Community. *Journal of Animal Ecology*, 61, 59-67
- Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I. & Thies C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874

- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A. & Thies C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12, 354-363
- Urban D. & Keitt T. (2001) Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82, 1205-1218
- Van Dyck H., Van Strien A.J., Maes D. & Van Swaay C.A.M. (2009) Declines in Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use. *Conservation Biology*, 23, 957-965
- Van Nouhuys S. (2005) Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 433-447
- Van Nouhuys S. & Hanski I. (2002a) Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 71, 639-650
- Van Nouhuys S. & Hanski I. (2002b) Multitrophic interactions in space: metacommunity dynamics in fragmented landscape. In Tscharntke T. & Hawkins B.A., eds. *Multitrophic level interactions*, Cambridge University Press, Oxford, UK, 124-147
- Van Swaay C.A.M., Nowicki P., Settele J. & van Strien A.J. (2008) Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, 17, 3455-3469
- Vanreusel W. & van Dyck H. (2007) When functional habitat does not match vegetation types: A resource-based approach to map butterfly habitat. *Biological Conservation*, 135, 202-211
- 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
- Ward S.A. (1987) Optimal habitat selection in time-limited dispersers. *The American Naturalist*, 129, 568-579
- Weither E. & Keddy P. (1999) Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, 251-271
- 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
- Werner E.E., Mittelbach G.G., Hall D.J. & Gilliam J.F. (1983) Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology*, 64, 1525-1539
- Wiens J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3, 385-397
- Wiklund C. & Åhrberg C. (1978) Hostplants, nectar source plants, and habitat selection of males and females *Anthocaris cardamines* (Lepidoptera). *Oikos*, 31, 196-1983
- Wilcove D.S., McLellan C.H. & Dobson A.P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé M.E. ed. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc., Sunderland, MA., 237-256
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubrow J., Phillips A. & Losos E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48, 607-615
- Williams B.L., Brawn J.D. & Paige K.N. (2003) Landscape scale genetic effects of habitat fragmentation on a high gene flow species: *Speyeria idalia* (Nymphalidae). *Molecular Ecology*, 12, 11-20
- Wiskerke J.S.C. & Vet L.E.M. (1994) Foraging for solitarily and gregariously feeding caterpillars: a comparison of 2 related parasitoid species (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 7, 585-603
- With K.A. & Crist T.O. (1995) Critical threshold in species responses to landscape structure. *Ecology*, 76, 2446-2459

- With K.A., Gardner R.H. & Turner M.G. (1997) Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 78, 151-169
- Wood B.C. & Pullin A.S. (2002) Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1451-1468
- Wright D.H., Patterson B.D., Mikkelsen G.M., Cutler A. & Atmar W. (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1-20
- Yamanaka T., Tanaka K., Hamasaki K., Nakatani Y., Iwasaki N., Sprague D.S. & Bjornstad O.N. (2009) Evaluating the relative importance of patch quality and connectivity in a damselfly metapopulation from a one-season survey. *Oikos*, 118, 67-76
- Young T.P., Chase J.M. & Huddleston R.T. (2001) Community succession and assembly: comparing, contrasting, and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*, 19, 5-18

# Liste des Figures et Tables

---

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1: Typologie zonale d'un paysage urbain théorique                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 2  |
| Figure 2: Tendances démographiques (en million d'habitants et en %) de la population européenne des années 1960 à 2000 (source EEA 2002).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 2  |
| Figure 3: Augmentation (en %) de la densité du réseau routier, de la densité de population et des constructions en Europe. Ces données concernent uniquement la Belgique, la République Tchèque, le Danemark, la France, l'Allemagne, la Lettonie, les Pays Bas, la Pologne, la Slovaquie et l'Espagne (source EEA 2002).                                                                                                                                                             | 3  |
| Figure 4: Perte de biodiversité mondiale 2000-2050 mesurée par l'indicateur MSA (abondance des espèces communes) et contribution des pressions (source COPI 2008).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 3  |
| Figure 5: Schéma des principaux facteurs environnementaux influant sur la sélection de l'habitat. Inspiré de Danchin <i>et al.</i> 2005.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 5  |
| Figure 6: <i>Papilio machaon</i> sur une espèce exotique originaire d'Amérique centrale <i>Zinnia elegans</i> très répandue dans nos jardins                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 14 |
| Figure 7: Localisation des pays ayant mis en place des programmes de suivi des rhopalocères à l'échelle nationale (les programmes sont actifs dans les zones colorées en vert et sont en cours de développement dans les zones colorées en bleu). Carte extraite de Van Swaay <i>et al.</i> 2008.                                                                                                                                                                                     | 19 |
| Figure 8: Effectifs cumulés croissants pour les 28 espèces de l'Observatoire des Papillons des Jardins et taux d'erreurs cumulés associés.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 20 |
| Figure 9: Schéma d'un transect.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 27 |
| Figure 10: Localisation des 4727 communes représentées par le réseau de l'Observatoire des Papillons des Jardins                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 30 |
| Figure 11: Assemblages d'espèces mis en évidence le long d'un gradient d'urbanisation en Île-de-France (les espèces illustrées constituent des espèces indicatrices mises en évidence au sein des différents assemblages)                                                                                                                                                                                                                                                             | 31 |
| Figure 12: Localisation des 554 communes Françaises au sein desquelles les photographies ont été prises.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 36 |
| Figure 13: Carte de l'Île-de-France et localisation des sites où ont été effectués les piégeages.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 39 |
| Figure 14: Carte du parc départemental du Sausset (93) avec les différents habitats suivis par CMR. La photo illustre un tircis marqué du numéro 8.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 44 |
| Figure 15: (a) Schématisation d'un trajet (ligne en pointillés) minimisant le coût de transfert entre les points $p_1$ et $p_2$ au sein d'un paysage matérialisé par une grille. Les cellules grisées représentent le trajet le moins coûteux. (b) Illustration de l'influence des coûts associés aux différents milieux d'un paysage sur les liens identifiés entre 5 nœuds. Les hachures indiquent les zones avec le coût le plus élevé. Schéma extrait de Fall <i>et al.</i> 2007. | 47 |
| Figure 16: Localisation des trois sites de lâcher effectués au cours de l'opération Papitrane et marquages non individuels des piérides en fonction des différents sites de lâcher.                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 48 |
| Tableau 1: Typologie de la participation des personnes et leurs caractéristiques (suivant Pretty 1995). ...                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 17 |

# *Manuscrits*

---

**Manuscrit I: *Landscape variables impact the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization gradient.***

**Benjamin Bergerot <sup>a</sup> , Benoit Fontaine <sup>a</sup> , Romain Julliard <sup>a</sup>  and Michel Baguette <sup>b</sup> **

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179, Mécanismes Adaptatifs: des Organismes aux Communautés, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France

**Submitted to Landscape Ecology**

Received: April 8, 2010.

# **Landscape variables impact the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization gradient.**

**Benjamin Bergerot · Benoit Fontaine · Romain Julliard · Michel Baguette**

B. Bergerot (Corresponding author) · B. Fontaine · R. Julliard

CNRS-MNHN-PARIS VI ‘Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations’,  
CRBPO, 55 Rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.

e-mail : [bergerot@mnhn.fr](mailto:bergerot@mnhn.fr)

Phone : 00 33 (0) 140 795 727 / Fax : 00 33 (0) 140 793 835

M. Baguette

CNRS – MNHN. UMR-7179 ‘Mécanismes adaptatifs: des organismes aux communautés’, 1  
avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

CNRS USR 2936 ‘Station d’écologie expérimentale du CNRS à Moulis’, 09200, Moulis,  
France

E-mail : [bergerot@mnhn.fr](mailto:bergerot@mnhn.fr)

Date of the manuscript draft: March 20, 2010

Manuscript word count (including text, references, tables and captions): 5825

## Abstract

How urbanization affects the distribution patterns of butterflies is still poorly known. Here we investigated the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization  
5 gradient within the most urbanized and densely populated region in France (Ile-de-France).

Using a method issued from artificial neural networks, i.e. self-organizing maps, we showed the existence of four typical assemblages ranging from urban tolerant species to urban avoider species. We identified indicator species of these assemblages: the peacock butterfly (*Inachis io*) in urbanized areas, the swallowtail (*Papilio machaon*) in sites with intermediate human  
10 pressure, or the meadow brown (*Maniola jurtina*), the small heath (*Coenonympha pamphilus*) and the gatekeeper (*Pyronia tithonus*) in meadows around Paris. A discriminant analysis showed that the four species assemblages were mainly segregated by landscape elements, both by structural variables (habitat type, proportion of rural areas and artificial urban areas, patch surface) and functional variables (distance to the nearest wood, artificial area and park).

15 Artificial neural networks and self-organizing maps coupled to stepwise discriminant analysis proved to be promising tools that should be added to the toolbox of community and spatial ecologists.

**Keywords:** community, anthropic pressure, urban development, Lepidoptera, landscape  
20 structure, artificial neural networks.

## Introduction

Urbanization, i.e. human driven land use change in and nearby an urbanising zone ,is usually  
25 considered as impacting biodiversity (Savard *et al.* 2000). Some empirical basic facts about  
urban systems and their development in France, Japan, and the USA over the last century or so  
have been pointed out and their histories are well known (Eaton and Eckstein 1997; Dobkins  
and Ioannides 2001; Black and Henderson 2003; Ioannides and Overman 2003). Moreover,  
cities are generally growing in human population size over time. This growth is accompanied  
30 by the expansion of infrastructures in attractive territories (nearby existing cities for example)  
for many reasons of cultural, historical or strategic order (Rubinoff and Powell 2004; Niell et  
al. 2007). So, current urban landscapes are the result of human activities and due to their  
structure, urban habitats generate a break in the ecological continuum of many living  
organisms, creating a high spatial heterogeneity in habitats (Hardy and Dennis 1999). We  
35 predict that this heterogeneity will particularly impact species functioning in metapopulations  
(Steffan-Dewenter and Tscharnkte 2000; Mennechez et al. 2003).

Butterflies are well suited to investigate this issue (Blair and Launer 1997; New 1997;  
Leon-Cortes et al. 2000; Wood and Pullin 2002). They are sensitive indicators that react  
quickly to environmental changes (Erhardt 1985); sensitive indicators are crucial to detect  
40 subtle habitat changes and hence to understand new species assemblages (Boggs et al. 2003).  
Moreover, butterflies are a charismatic group, categorized in Red Lists (IUCN 2001) which  
make the results usable for public discussion and political actions (Fattorini 2006). The vast  
majority of butterflies have specific habitat requirements (Leon-Cortés et al. 2004); for these  
species, the world can be partitioned into hospitable or inhospitable habitats (Vanreusel and  
45 van Dyck 2007). From butterfly eyes, the urban context is a patchwork of many small  
(gardens, lawns) and several large (parks) suitable habitat patches embedded in a totally  
unsuitable urban matrix, which should hinder metapopulation dynamics when distances  
between suitable patches increase.

Like all over the world (Didham et al. 1996; Dumbrell and Hill 2005; Schmitt and  
50 Rakosy 2007), natural areas are decreasing in France, particularly in Île-de-France region  
where urbanization associated to a huge density of humans is the most important threat for  
plants and animals confronted to the fragmentation of their habitats. Although studies have  
been made in urban areas, particularly to determine conservation priorities or to investigate the  
consequences of management plans (Nelson and Nelson 2001; Brown and Freitas 2002;  
55 Giuliano et al. 2004), a lack of knowledge exists at a higher level concerning the composition  
of species assemblages inside fragmented habitat patches and particularly on the impact of  
urban landscape elements on species communities (Blair and Launer 1997; Cole et al. 2005;  
Saarinen et al. 2005).

Some authors have shown the relevance of species assemblage studies and their  
60 usefulness for the assessment of the ecological habitat status in a heterogeneous landscape  
(Dufrêne and Legendre 1997; Hamer et al. 2003). New methodological approaches to  
investigate spatial assemblage patterns could provide useful tool for the understanding of the  
ecological continuum of species in specific ecosystems at the community level (Lasne et al.  
2007). Methods such as artificial neural networks have shown that it was possible to  
65 successfully investigate the assemblage patterns as well as individual species patterns along  
complex gradients (Lek and Guegan 1999; Piscart et al. 2010). In this study, we investigated  
how butterfly assemblages react to urbanization. We monitored butterfly species along an  
urbanization gradient in the Île-de-France region and tested the role of landscape elements that  
could affect species distributions. Firstly, we classified butterfly assemblages using self-  
70 organizing maps (SOMs), a method issued from artificial neural networks. SOMs are designed  
to detect clusters of co-occurring species (Manel et al. 1999; Olden et al. 2006) and are  
considered to be more efficient than former analytical methods (Park et al. 2006). Then, by  
analyzing species assemblage with the IndVal method (Dufrêne and Legendre 1997), we  
identified those indicator species that could be used to subsume each assemblage. Finally we

performed a stepwise discriminant analysis to sort out which landscape elements impacted the structure and composition of the butterfly assemblages.

## Methods

### *Study area*

With 12,001 km<sup>2</sup> and 11,490,500 habitants, Île-de-France is the most populated administrative region in France and one of the densest in the world (INSEE sources, French National Institute for Statistic and Economic Studies). For example, Paris department has an average density of 20.65 hab/km<sup>2</sup> (INSEE sources). Such dynamism generates a strong structuring contrast at the landscape level. The centre of the Île-de-France region is located at 48°51'24.30"N and 2°20'34.46"E (Fig. 1).

#Figure 1 approximately here#

### *Data sets*

Butterfly data were collected using a standard method described by Pollard and Yates 1993. Fixed transect routes were walked three times a year. Such reduced sampling effort required on average twice as many sites to achieve comparable precision to a weekly sampling effort scheme such as the United Kingdom Butterfly Monitoring Scheme (Roy et al. 2007). Data concerning 135 sampling sites were collected in 2008 and 2009 across the Île-de-France region (Fig. 1). Fixed dates were used to realize the three transects sessions: June 1<sup>st</sup>, July 1<sup>st</sup> and August 10<sup>th</sup> ( $\pm 10$  days). These dates correspond to the peaks of species richness and abundance in the Île-de-France region. The ten days window allowed the realisation of transect sessions under optimal weather conditions (wind speed less than 5 Beaufort, air temperature at least 17°C and at least 75% sunshine).

We investigated the distribution of 26 a priori selected butterfly species. The use of such a closed list could induce some loss of information, which is here traded-off against the risk of species misidentification.

## 105 ***Environmental variables***

A set of environmental variables was recorded in each sampling site: (1) habitat type (6 categories: wasteland, lawn, urban park, meadow, vegetable garden and cemetery), (2) temperature (°C) and (3) cloud cover (five classes: 0%, <5%, 5-25%, 25-50%, 50-75%). We scored respectively cloud cover classes from 1 to 5, and we calculated the mean value for each  
110 sites over the 3 transect sessions.

The landscapes of Île-de-France are strongly contrasted with three broad types of ground covers according to the MOS classification (ECOMOS 2003): (1) artificial urban surfaces (including 54 habitat classes such as buildings, parking or roads), (2) open urban areas (including 14 habitat classes such as private and public gardens) and (3) rural landscapes  
115 (including 15 habitat classes among them forest and crop fields). We assessed the urbanization rate surrounding each study plot by quantifying the surface occupied by each ground cover within a buffer around each transect. Buffer radius was set to 5 km to exceed the maximal dispersal distance reported for the most sedentary butterfly species (Hanski and Kuussaari 1995). We calculated the area (m<sup>2</sup>) of each habitat patch where transects were carried out. For  
120 each transect, we also calculated the distances (m) to the nearest wood, open urban areas, agricultural areas and artificial areas according to the MOS database classification.

## ***Statistical analysis***

The study of ecological communities leads to huge species\*sampling unit matrices. Ordination  
125 methods are commonly used to detect relations between species abundances and environmental gradients in such matrices. However, these methods presuppose that these relations are linear,

which is an often unverified strong assumption (Kenkel and Orloci 1986). To tackle the problem of non linearity, several methods have been developed in recent years. Artificial neural networks have already been successfully used in ecology (Lek and Guegan 1999; Kohonen 2001; Piscart et al. 2010) and recognized as a powerful tool for describing species distributions and assemblages (Lek et al. 2005). The basic procedure consists in building two dimensional maps where samples with similar species compositions and abundances were classified in identical or neighbouring cells (the basic unit in SOM procedure) according to their similarity level. Next, a clustering technique (Ward's Euclidean method) subdivided the SOM cells into several hierarchical clusters, i.e. subgroups of species assemblages.

To detect indicator species in each cluster, we applied the IndVal method (Dufrêne and Legendre 1997). IndVal selected indicator species on the basis of two criteria, fidelity and specificity. Fidelity was highest when the species was present in all the sites within a cluster. Specificity was highest when all the individuals of a species were found in the same cluster.

The IndVal of species  $i$  in cluster type  $j$  is expressed as a percentage and is calculated as follows:  $\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$ , where  $A_{ij}$  ( $= \text{Abundance } ij / \text{Abundance } i.$ ) is a measure of the specificity of species  $i$  to the type  $j$ , and  $B_{ij}$  ( $= \text{Nsites } ij / \text{Nsites } .j$ ) is a measure of the fidelity of species  $i$  to type  $j$ . A randomization procedure was used to test the difference ( $\alpha=0.05$ ) of the IndVal of each species in the different clusters of a given hierarchical level.

Only significant  $\text{IndVal} > 25$  were taken into account, because an  $\text{IndVal} > 25$  implies that the species is present in at least 50% of the sites of the cluster, and that this cluster contains at least 50% of the total abundance of the species. As suggested by Dufrêne and Legendre (1997), the level for which a species has its highest IndVal value should be considered as the best classification level for that indicator species. However, lower IndVal values may provide supplementary information on the distribution patterns of the species especially at lower hierarchical levels. Analyses of indicator values were performed using INDVAL 2.0.

We used the Butterfly Feeding Specialization Index (Bergerot et al. 2010) to estimate the degree of specialization of the butterfly community in each clusters identified by the SOMs process. This index considers the width of the feeding regime of adult butterflies, from monophagy to oligophagy to polyphagy. For each clusters, we calculated the mean of this feeding specialization index.

Mean abundance, species richness, butterfly specialisation index and environmental variables in each cluster were compared using Kruskal-Wallis tests and Dunn's post tests. Species richness was preferred to any other diversity index for several reasons. First, the small number of species recorded makes the interpretation of any diversity metric difficult. Second, the choice of a diversity metric is an arbitrary decision, giving different weightings to species number and species evenness; richness is less ambiguous and easier to interpret (Magurran 1988). The SOM and cluster analysis were computed with the SOM toolbox© (Alhoniemi et al. 2000) under the Matlab environment (The Mathworks, Inc., Natick, MA, USA).

A backward stepwise discriminant analysis (performed with R2.7.0<sup>®</sup>) was used to determine whether clusters of sites derived from the SOM procedure and based on mean species abundance could be discriminated based on environmental variables. A random Monte-Carlo permutation test was used to assess if these variables efficiently segregated the clusters of butterfly communities.

## Results

A total of 21 species (out of 26) among six families were sampled in the 135 sampling sites in 2008 and 2009 (Table 1). One species, *Vanessa cardui* (Nymphalidae), was very common (species mean occurrence >75%, Table 2). To a lesser extent, *Inachis io* (Nymphalidae), *Vanessa atalanta* (Nymphalidae) and *Pararge aegeria* (Satyridae) occurred in more than a quarter of all sites. In contrast, nine species were scarce (mean occurrence <5%, Table 1): *Issoria lathonia* (Nymphalidae), *Iphiclides podalirius* (Papilionidae), *Callophrys rubi*

(Lycanidae), *Araschnia levana* (Nymphalidae), *Pyrgus malvae* (Hesperiidae), *Papilio machaon* (Papilionidae), *Cacyreus marshalli* (Lycaenidae), *Aglais urticae* (Nymphalidae) and *Celastrina argiolus* (Lycanidae).

#Table 1 approximately here#

The SOM procedure allowed us to ordinate samples in a two dimensional map composed by 8×7 cells (Fig. 2.a). Based on cell similarities, the clustering procedure identified four main clusters (Fig. 2.a). On the artificial neural network representation 95, 17, 12 and 11 sites composed respectively clusters 1, 2, 3 and 4 (Fig. 2.a). Each cluster of the sites can be represented on the Île-de-France map (Fig. 1). Sites ordered in cluster 1 were mainly located in urban areas, whereas cluster 4 sites were mainly rural sites (Fig. 1, Table 2).

Some species (with a mean occurrence >5%, Table 2) were evenly distributed among clusters: *Polygonia c-album* (Nymphalidae), *Pararge aegeria* and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) (Table 1). The abundance of *Maniola jurtina* (Satyridae), *Melanargia galathea* (Satyridae) or *Pyronia tithonus* (Pieridae) was significantly different according to clusters (Table 1).

#Figure 2 approximately here#

The IndVal method selected indicator species of clusters at the different levels of classification (Fig. 2.b). The number of species with significant indicator values varied according to clusters. At the first hierarchical level, no indicator species was found in cluster 1, whereas 8 species were indicator of the second assemblage (which integrates clusters 2, 3 and 4, Fig. 2.a). At the lower level, from clusters 1 to 4, the number of indicator species was 0, 1, 2 and 3, respectively. Six indicator species (out of a total of 11 species with a mean occurrence

>5%) had their highest IndVal values at the second classification level. These results suggested that cluster 1, 2, 3 and 4 had a sound ecological significance. The specific richness increased significantly from cluster 1 to cluster 4 (Fig. 3.a). Moreover, butterfly species in clusters 3 and 4 had a mean specialization feeding index significantly higher than those in clusters 1 and 2 (Fig. 3.b).

#Figure 3 approximately here#

Data collected in each site and MOS (Soil Occupation Mode) showed high variations of environmental variables among sampling sites according to clusters (Table 2). Indeed, sampling sites were classified along a gradient of urbanization from cluster 1, which included mainly sites within artificial urban landscapes, to cluster 4, where sites were located in rural landscapes (mostly meadows).

#Table 2 approximately here#

To identify those most influential factors that segregated clusters, we used a backward stepwise discriminant analysis (Fig. 4), that selected only landscape variables. Landscape type, proportion of rural areas, proportion of artificial urban areas, patch area, distance to the nearest wood, to artificial areas and to parks had a significant effect on the organization of species in four clusters. Two significant discriminant functions were generated; a random Monte Carlo permutation tests showed that they were highly significant ( $p < 0.001$ ). These functions (F1 and F2) accounted for 65.32% and 32.36% respectively of the global variability between clusters. F1 axis was only determined by landscape structural features, and more particularly by landscape type (cosine=-0.89), artificial area proportion (cosine=0.86), rural area proportion (cosine=-0.84). Sites in clusters 1 and 2 were mainly located in artificial areas and cluster 3 and

4 in more rural areas where habitat such as meadows, wastelands and parks predominated. F2 axis was determined by four landscape features more related to functional characteristics: patch area (cosine=0.40), distance to the nearest wood (cosine=0.48), distance to the nearest artificial area (cosine=0.58) and distance to the nearest park (cosine=-0.44).

#Figure 4 approximately here#

## Discussion

We showed here that assemblages of butterfly species differed along an urbanization gradient.

Four clusters of species were selected by self-organizing maps at the lower hierarchical levels.

The IndVal methods provided indicator species for 3 of them. Comparison of environmental

variables by both ANOVA and backward discriminant analyses provided evidences that

sampling sites corresponding to these 4 species clusters segregated according to a set of both

structural and functional landscape attributes that covary along the urbanization gradient. In

strongly urbanized sites (species clusters 1 and 2), both mean species richness and mean

feeding specialization of adults were significantly lower than in less modified sites (species cluster 3 and 4). This result corresponds to the general pattern that generalists are commoner

than specialists in sites where urban pressure was higher (Blair and Launer 1997; Niell et al.

2007). Generalists could be more tolerant to urbanization due to particular life-history traits

such as higher dispersal abilities and/or wider feeding regime. Accordingly, even small low

quality habitat patches deeply embedded in the urban matrix are likely to be colonized by those

generalist species that diffuse rather freely in the landscape, whereas species functioning in

metapopulations should be more impacted by urbanization.

The first axis of the discriminant analysis clearly segregated butterfly species according to structural variables of the landscape. Clusters 1 and 2 correspond to those sampling sites that

are located in the urban matrix, with a high proportion (ca. 75%) of artificial landscapes in their

surroundings, and far from open or wooded natural areas. Accordingly, clusters 1 and 2 had respectively 0 and 2 indicator species that were selected by the IndVal method. Both indicator species of cluster 2 are widespread Nymphalid butterflies (*Inachis io* and *Vanessa cardui*) with strong mobility and a wide adult feeding regime. Both species are characterized as having open population structures and non permanent population structure (Bink 1992). Besides these species selected by the Indval method, two other butterfly species were rather common in clusters 1 and 2: *Pararge aegeria* and *Celastrina argiolus*. These two species share some life history traits: males are territorial and defend small patches of woody habitats, there are at least two generations a year and adults have a wide feeding regime. Moreover, both gardening practices and park management increase the density of their larval food plants, which is a crucial factor for the persistence of butterflies in urban areas (Hardy and Dennis 1999). Finally, both species have a high vagrancy index (Cook et al. 2001), which means that adults have been often observed in areas where their host plant is absent. This vagrancy index is the most reliable estimate of a species' mobility (Stevens et al. 2010). Clusters 3 and 4 correspond to sampling sites with a lower urbanization rate (64% and 58% respectively) that are closer to open or wooded natural areas. The IndVal method selected 3 and 5 indicator species for cluster 3 and 4, respectively. The indicator species of cluster 3 (*Papilio machaon*, *Colias croceus* and *Lasiommata megera*) are all species with a rather open population structure (Bink 1992). However, the vagrancy index (Cook et al. 2001), available only for *Lasiommata megera*, is twice as low as those of *Pararge aegeria* and *Celastrina argiolus*. The 5 indicator species of cluster 4 are Satyrids (*Maniola jurtina*, *Pyronia tithonus*, *Melanargia galathea* and *Coenonympha pamphilus*) and the Nymphalid *Vanessa atalanta*. The four Satyrid species are typical meadow dwellers, where their larval food plants (*Poaceae* sp.) grow. Sampling sites associated with cluster 4 have indeed a significantly higher proportion of rural landscape in their vicinity than the other sampling sites along the urbanization gradient. Given their lower mobility than other indicator species, their population structure is rather considered as close

(Bink 1992). A genetic study of three of these species in an urban context indeed confirmed the existence of a significant differentiation among populations in *P. tithonus* and *C. pamphilus* (Wood and Pullin 2002). The  $F_{st}$  values of the third one (*M. jurtina*) were not significantly  
285 different from zero, but it is worth mentioning that the observed values ( $F_{st}=0.044$ ) in the urban context was three times as high as the values observed for populations of the same species in a non urban context ( $F_{st}=0.015$ , Goulson 1993) on a comparable spatial scale (30 km).

The second axis of the discriminant analysis segregated those sampling sites that were  
290 associated with species cluster 3 from those associated with cluster 4. Species in cluster 3 were observed farer from parks than those observed in cluster 4. Species in cluster 4 were observed in significantly larger patches that were significantly farer from artificial urban landscapes and significantly farer from woods. We suggest that these landscape variables might have a functional role in the metapopulation dynamics at least for some species associated with cluster  
295 4. Patch area and isolation are indeed used in metapopulation biology as surrogates of population density and connectivity, respectively (e.g. Hanski 1999; Baguette and Van Dyck 2007). Our results suggest that species in cluster 4 were thus observed in large meadows without interspersed urban structures or woods.

There are two methodological caveats to our study design. Firstly, samples were  
300 restricted to three periods in June, July and August, whereas the whole flying period for butterflies in the area ranged from March to October). Accordingly, we missed common species like *Antocharis cardamines* that flew in April- May. However, as we focussed on the detection of spatial structure in species assemblages, we chose a priori to trade-off the length of the flying period against the spatial dispersion of the sampling points along the urbanization  
305 gradient. Secondly, we used a close list of species to avoid misidentifications. Here again, we chose a priori a strategy aiming at maximizing the safety of the biological information at the expense of its exhaustiveness. Given the strong observed relationships between landscape

variables and species' abundances, we are confident that our results are robust enough to be extended to a larger number of species.

To conclude, we showed here that butterfly species assemblages are strongly impacted by urbanization. As in previous studies, we showed that species diversity decreased along the urbanization gradient (Blair and Launer 1997; Dennis and Hardy 2001). We also confirmed that urban tolerant butterflies in highly fragmented landscapes had a wider feeding regime at the adult stage than urban avoiders in more continuous landscapes, which seems a general rule along habitat fragmentation gradient (Steffan-Dewenter and Tschamntke 2000). Besides, we provided new insights on the role of landscape variables on species assemblage segregation. We showed that butterfly species were so influenced by the urbanization gradient that it is possible to separate species assemblages according to significant differences in several landscape variables among sampling sites. We also related species' population structure, and hence mobility, to their ability to cope with urbanization. Species with metapopulation functioning are clearly urban avoiders, whereas urban tolerant are mobile or highly mobile species. Finally, artificial neural networks and self-organized maps coupled to discriminant stepwise analysis proved to be promising analytical tools that should be added to the toolbox of community and spatial ecologists.

## **Acknowledgements**

We would like to thank Jean-Pierre Moussus for helpful corrections on the manuscript. We thank also all volunteers of the Mairie de Paris and the Conseil Général de Seine Saint Denis for their implication in this study.

Table 1 List of species classified according to their families (Tolman and Lewington 1997)

| Scientific name                               | Common name               | Mean overall abundance per 1000m <sup>2</sup> (SD) | Mean overall occurrence (SD) | KW  | Mean abundance per 1000m <sup>2</sup> (SD) per cluster |           |               |           |               |    |               |   |
|-----------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------------------|------------------------------|-----|--------------------------------------------------------|-----------|---------------|-----------|---------------|----|---------------|---|
|                                               |                           |                                                    |                              |     | cluster 1                                              | cluster 2 | cluster 3     | cluster 4 |               |    |               |   |
| <b>Hesperiidae</b>                            |                           |                                                    |                              |     |                                                        |           |               |           |               |    |               |   |
| <i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)         | Grizzled skipper          | 0.007 (0.049)                                      | 0.022 (0.148)                | **  | 0.004 (0.041)                                          | a         | 0.00 (0.00)   | a         | 0.00 (0.00)   | a  | 0.049 (0.121) | b |
| <b>Lycaenidae</b>                             |                           |                                                    |                              |     |                                                        |           |               |           |               |    |               |   |
| <i>Cacyreus marshalli</i> (Butler, 1898)      | Geranium bronze           | 0.009 (0.073)                                      | 0.022 (0.148)                | ns  | 0.01 (0.083)                                           |           | 0.00 (0.00)   |           | 0.022 (0.077) |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)       | Green hairstreak          | 0.002 (0.02)                                       | 0.015 (0.121)                | ns  | 0.001 (0.014)                                          |           | 0.011 (0.045) |           | 0.00 (0.00)   |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)   | Holly blue                | 0.01 (0.05)                                        | 0.044 (0.207)                | ns  | 0.01 (0.051)                                           |           | 0.013 (0.052) |           | 0.00 (0.00)   |    | 0.02 (0.067)  |   |
| <b>Nymphalidae</b>                            |                           |                                                    |                              |     |                                                        |           |               |           |               |    |               |   |
| <i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)        | Small tortoiseshell       | 0.006 (0.035)                                      | 0.03 (0.17)                  | ns  | 0.008 (0.042)                                          |           | 0.00 (0.00)   |           | 0.00 (0.00)   |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Araschnia levana</i> (Linnaeus, 1758)      | Map butterfly             | 0.003 (0.021)                                      | 0.015 (0.121)                | ns  | 0.002 (0.016)                                          |           | 0.011 (0.045) |           | 0.00 (0.00)   |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)            | Peacock butterfly         | 0.113 (0.228)                                      | 0.341 (0.476)                | *** | 0.077 (0.152)                                          | a         | 0.38 (0.446)  | b         | 0.064 (0.088) | ab | 0.058 (0.104) | a |
| <i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)      | Queen of Spain fritillary | 0.003 (0.034)                                      | 0.007 (0.086)                | ns  | 0.004 (0.041)                                          |           | 0.00 (0.00)   |           | 0.00 (0.00)   |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)     | Comma butterfly           | 0.035 (0.133)                                      | 0.104 (0.306)                | ns  | 0.03 (0.127)                                           |           | 0.075 (0.203) |           | 0.044 (0.118) |    | 0.00 (0.00)   |   |
| <i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)      | Red admiral               | 0.093 (0.272)                                      | 0.274 (0.448)                | *   | 0.065 (0.214)                                          | a         | 0.099 (0.13)  | a         | 0.097 (0.158) | a  | 0.319 (0.664) | b |
| <i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)        | Painted lady              | 1.296 (1.473)                                      | 0.881 (0.324)                | *** | 0.814 (0.803)                                          | a         | 4.238 (1.625) | b         | 0.76 (0.385)  | a  | 1.504 (1.142) | a |
| <b>Satyridae</b>                              |                           |                                                    |                              |     |                                                        |           |               |           |               |    |               |   |
| <i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758) | Small heath               | 0.134 (0.419)                                      | 0.163 (0.371)                | *** | 0.012 (0.069)                                          | a         | 0.308 (0.641) | a         | 0.091 (0.136) | a  | 0.971 (0.816) | b |
| <i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)     | Wall brown                | 0.017 (0.08)                                       | 0.052 (0.223)                | *** | 0.005 (0.034)                                          | a         | 0.016 (0.065) | a         | 0.127 (0.216) | b  | 0.00 (0.00)   | a |
| <i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)       | Meadow brown              | 0.734 (2.081)                                      | 0.222 (0.417)                | *** | 0.046 (0.22)                                           | a         | 0.658 (1.562) | ab        | 1.535 (1.779) | bc | 5.917 (3.921) | c |
| <i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)   | Marbled white             | 0.536 (1.73)                                       | 0.2 (0.401)                  | *** | 0.071 (0.366)                                          | a         | 0.723 (1.874) | a         | 1.489 (1.258) | b  | 3.226 (4.509) | b |
| <i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)       | Speckled wood             | 0.198 (0.593)                                      | 0.267 (0.444)                | ns  | 0.203 (0.653)                                          |           | 0.294 (0.539) |           | 0.157 (0.386) |    | 0.053 (0.175) |   |

1758)

*Pyronia tithonus* (Linnaeus, 1771)

|            |              |               |     |             |   |               |   |               |   |               |   |
|------------|--------------|---------------|-----|-------------|---|---------------|---|---------------|---|---------------|---|
| Gatekeeper | 0.23 (1.088) | 0.096 (0.296) | *** | 0.00 (0.00) | a | 0.329 (0.958) | a | 0.056 (0.137) | a | 2.248 (3.054) | b |
|------------|--------------|---------------|-----|-------------|---|---------------|---|---------------|---|---------------|---|

**Papilionidae**

*Ipheclides podalirius* (Linnaeus, 1758)

|                    |              |               |    |               |  |             |  |             |  |             |  |
|--------------------|--------------|---------------|----|---------------|--|-------------|--|-------------|--|-------------|--|
| Scarce swallowtail | 0.002 (0.02) | 0.015 (0.121) | ns | 0.003 (0.024) |  | 0.00 (0.00) |  | 0.00 (0.00) |  | 0.00 (0.00) |  |
|--------------------|--------------|---------------|----|---------------|--|-------------|--|-------------|--|-------------|--|

*Papilio machaon* (Linnaeus, 1758)

|             |               |               |     |             |   |             |   |               |   |             |   |
|-------------|---------------|---------------|-----|-------------|---|-------------|---|---------------|---|-------------|---|
| Swallowtail | 0.009 (0.067) | 0.022 (0.148) | *** | 0.00 (0.00) | a | 0.00 (0.00) | a | 0.096 (0.211) | b | 0.00 (0.00) | a |
|-------------|---------------|---------------|-----|-------------|---|-------------|---|---------------|---|-------------|---|

**Pieridae**

*Colias crocea* (Geoffroy, 1785)

|                |               |             |     |               |   |              |   |               |   |               |   |
|----------------|---------------|-------------|-----|---------------|---|--------------|---|---------------|---|---------------|---|
| Clouded yellow | 0.068 (0.176) | 0.2 (0.401) | *** | 0.019 (0.064) | a | 0.14 (0.221) | b | 0.309 (0.391) | b | 0.119 (0.156) | b |
|----------------|---------------|-------------|-----|---------------|---|--------------|---|---------------|---|---------------|---|

*Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758)

|           |               |               |    |               |  |               |  |               |  |               |  |
|-----------|---------------|---------------|----|---------------|--|---------------|--|---------------|--|---------------|--|
| Brimstone | 0.027 (0.171) | 0.052 (0.223) | ns | 0.029 (0.198) |  | 0.013 (0.052) |  | 0.021 (0.073) |  | 0.035 (0.117) |  |
|-----------|---------------|---------------|----|---------------|--|---------------|--|---------------|--|---------------|--|

Mean overall abundances (SD in parentheses) per 1000m<sup>2</sup> transects (pooled over clusters), mean overall occurrence (number of transects where the species was present), and mean abundance per 1000m<sup>2</sup> transects (pooled over clusters). KW: test for differences among clusters in mean abundances by a Kruskal-Wallis one-way analysis of variance Mean values followed by the same letter are not statistically different ( $\alpha=0.05$ ) according to Dunn's post test when Kruskal-Wallis tests are significant ( $\alpha=0.05$ ; \*\*\* $\leq 0.001$ , \*\* $\leq 0.01$ , \* $\leq 0.05$ , ns=not significant).

Table 2 Mean values (SD) of environmental variables in the four clusters.

|                                                        | p    | KW    |     | cluster 1                | cluster 2                | cluster 3                | cluster 4                |
|--------------------------------------------------------|------|-------|-----|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| Temperature (°C)                                       | 0.16 | 5.13  | ns  | 24.54 (1.82)             | 24.83 (2.14)             | 24.14 (2.2)              | 25.76 (1.69)             |
| Patch area (m <sup>2</sup> )                           | ***  | 22.48 | *** | 154332.53<br>(403616.04) | 262224.21<br>(598750.23) | 181506.23<br>(195994.73) | 617822.55<br>(286139.16) |
| Cloud cover                                            | 0.3  | 3.66  | ns  | 4.37 (0.45)              | 4.37 (0.51)              | 4.44 (0.87)              | 4.39 (0.63)              |
| Rural landscape (%)                                    | ***  | 39.9  | *** | 9 (8)                    | 12 (12)                  | 22 (15)                  | 28 (4)                   |
| Open urban areas (%)                                   | 0.99 | 0.06  | ns  | 13 (2)                   | 13 (2)                   | 13 (4)                   | 13 (1)                   |
| Artificial urban landscape (%)                         | ***  | 37.09 | *** | 78 (9)                   | 74 (11)                  | 64 (12)                  | 58 (3)                   |
| Distance to the nearest artificial urban landscape (m) | ***  | 20.07 | *** | 9.25 (33.88)             | 18.61<br>(56.88)         | 23.32<br>(29.63)         | 56 (59.7)                |
| Distance to the nearest wood (m)                       | ***  | 19.3  | *** | 1935.11<br>(1346.05)     | 2050.33<br>(1184.46)     | 372.66<br>(685.51)       | 1358.59<br>(239.86)      |
| Distance to the nearest crop field (m)                 | ***  | 27.03 | *** | 3417.07<br>(2054.73)     | 3352.07<br>(2402.2)      | 630.36<br>(778.44)       | 1227.55<br>(384.51)      |
| Distance to the nearest park (m)                       | 0.13 | 5.58  | ns  | 31.22<br>(85.21)         | 39.95<br>(71.25)         | 84.01<br>(122.38)        | 0.4<br>(1.34)            |

When Kruskal-Wallis (KW) values are significant ( $\alpha=0.05$ ; \*\*\* $\leq 0.001$ , \*\* $\leq 0.01$ , \* $\leq 0.05$ , ns=not significant), mean value followed by the same letter are not statistically different (Dunn's post tests;  $\alpha=0.05$ ).

340

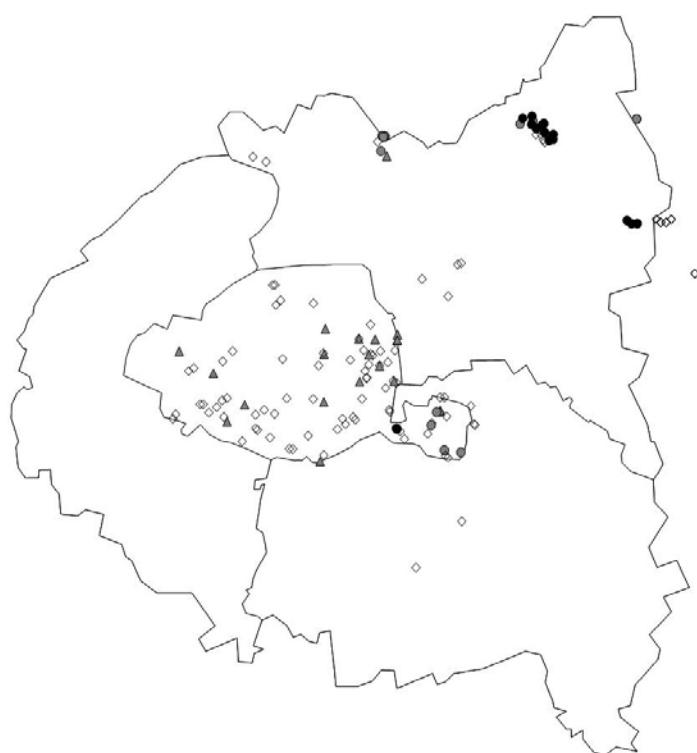
## Figure Captions

Fig. 1 Île-de-France region network and sampling sites. Clusters of sites identified by the SOM procedure based on assemblage similarities are indicated by various symbols and colours.

Fig. 2 (a) Distribution of the sampled sites on the SOM. Clusters of sites identified by the Ward's Euclidean method are indicated by a full black and bold line (higher hierarchical level) and dotted black and bold lines (lower hierarchical level). (b) Indicator species of the clusters of sites at the two levels. Indicator values (%) are given in parentheses, and bold characters indicate the highest indicator value for a given species.

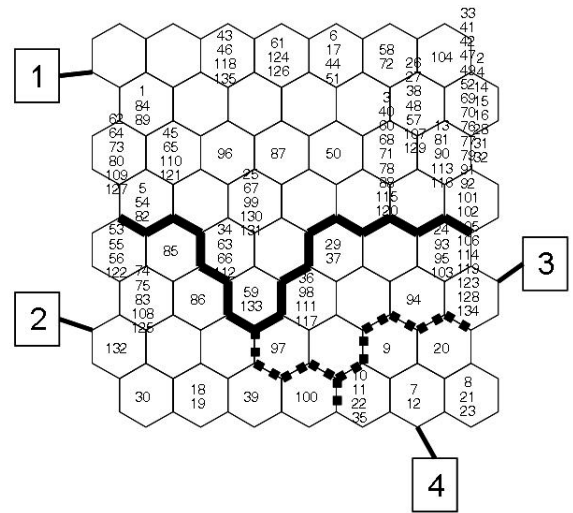
Fig. 3 Comparison of (a) the mean specific richness ( $\pm$  Standard Deviation) and (b) mean specialisation index of butterfly communities ( $\pm$  Standard Deviation) between clusters. Same letters above bars shows not statistically different values (Dunn's post test;  $\alpha=0.05$ ). KW : Kruskal-Wallis test value; p : Kruskal-Wallis p-value.

Fig. 4 (a) Backward stepwise discriminant analysis using environmental variables to predict the four clusters of sites. Axis 1 accounts for 65.32% and axis 2 for 32.36% of between group variability respectively. Each group of clusters is presented as an ellipsoid with the cluster name in the centre. (b) Circle showing the contribution of the variables to F1 and F2 (Dist.: distance to the nearest).

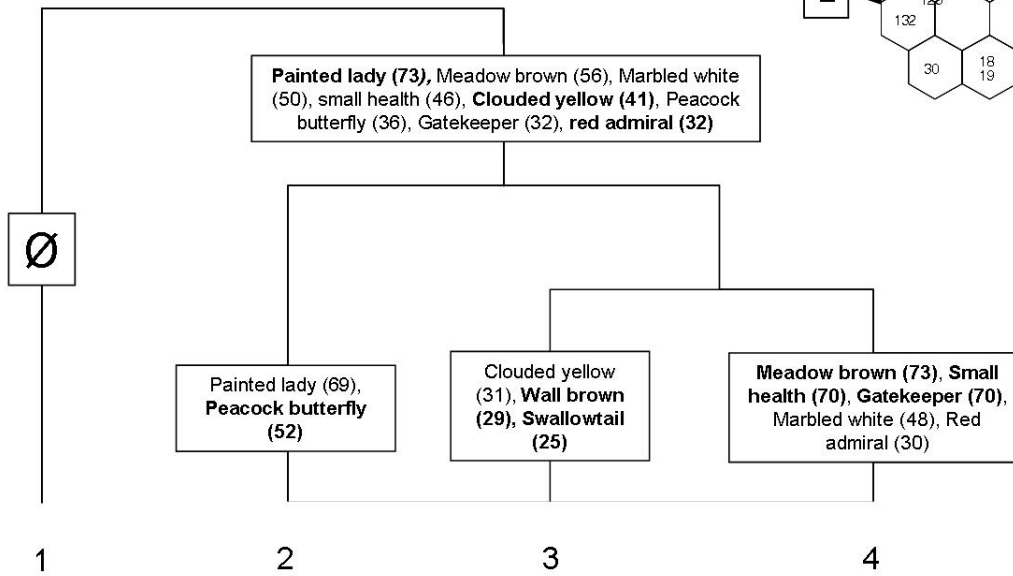


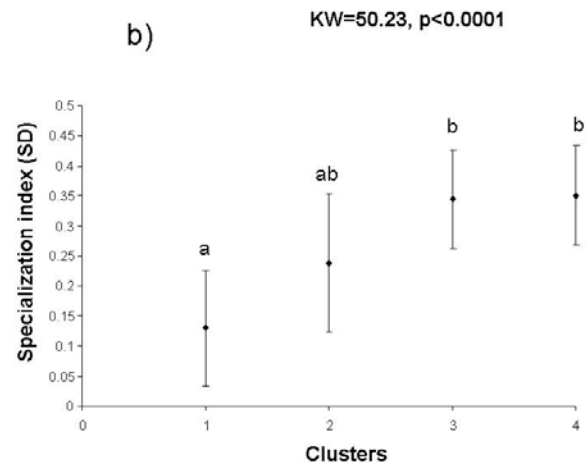
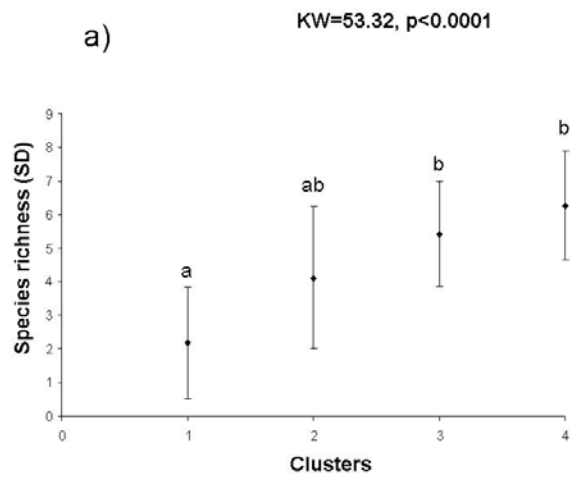
- Cluster 1
- Cluster 2
- ▲ Cluster 3
- ◇ Cluster 4

a)

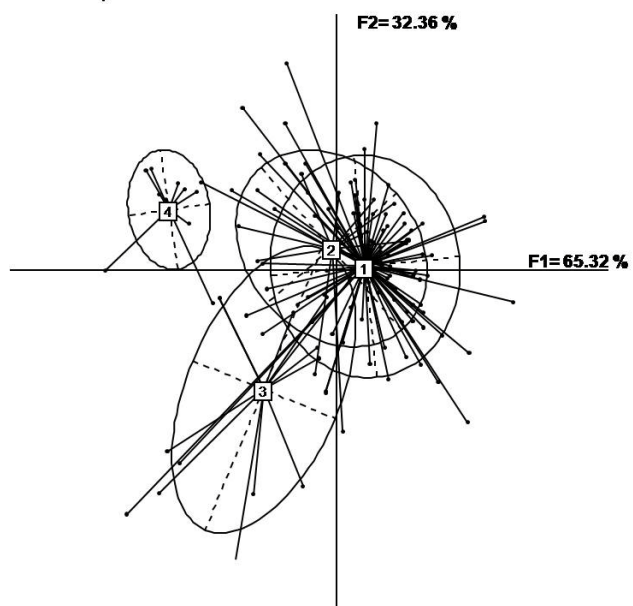


b)

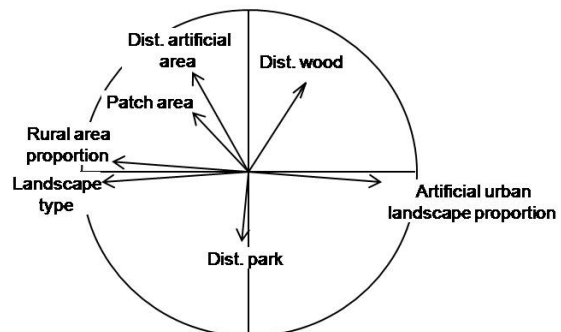




a)



b)



## References

- Alhoniemi E, Himberg J, Parhankangas J et al. (2000) SOM Toolbox. Laboratory of Computer and Information Science, Helsinki, University of Technology. Available from: <http://www.cis.hut.fi/projects/somtoolbox> (access September 2009).
- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landsc. Ecol.* 22: 1117-1129
- Bergerot B, Fontaine B, Renard M et al. (2010) Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landsc. Urban Plan.* In Press.
- Bink BA (1992) Ecologische atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa (Ecological Atlas of the Butterflies of NW Europe). Schuyt & Co, Haarlem
- Black D, Henderson JV (2003) Urban evolution in the USA. *Journal of Economic Geography* 3: 343-373.
- Blair RB, Launer AE (1997) Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biol. Conserv.* 80: 113-125.
- Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR (2003) *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago, Chicago
- Brown JKS, Freitas AVL (2002) Butterfly communities of urban forest fragments in campinas, São Paulo, Brazil: structure, instability, environmental correlates, and conservation. *J. Insect Conserv.* 6: 217-231.
- Cole LJ, McCracken DI, Downie IS et al. (2005) Comparing the effects of farming practices on ground beetle (Coleoptera Carabidae) and spider (Araneae) assemblages of Scottish farmland. *Biodivers. Conserv.* 14: 441-460.
- Cook LM, Dennis RLH, Hardy PB (2001) Butterfly-hostplant fidelity, vagrancy and measuring mobility from distribution maps. *Ecography* 24(5): 497-504.

- Dennis RLH, Hardy PB (2001) Loss rates of butterfly species with urban development. A test of atlas data and sampling artefacts at a fine scale. *Biodivers. Conserv.* 10: 1831-1837.
- Didham RK, Ghazoul J, Stork NE et al. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Tree* 11(6): 255-260.
- Dobkins LH, Ioannides YM (2001) Spatial interactions among U.S. cities: 1900-1990. *Regional Science and Urban Economics* 31: 701-732.
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67(3): 345-366.
- Dumbrell AJ, Hill JK (2005) Impacts of selective logging on canopy and ground assemblages of tropical forest butterflies: Implications for sampling. *Biol. Conserv.* 125: 123-131.
- Eaton J, Eckstein Z (1997) Cities and growth: evidence from France and Japan. *Regional Science and Urban Economics* 27: 443-474.
- ECOMOS (2003). Ecological Soil Occupation Mode. Available from: <http://www.iau-idf.fr/lile-de-france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html> (accessed February 2010).
- Erhardt A (1985) Diurnal Lepidoptera: sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *J. Appl. Ecol.* 22: 849-861.
- Fattorini S (2006) A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Anim. Conserv.* 9: 75-83.
- Giuliano WM, Accamando AK, McAdams EJ (2004) Lepidoptera-habitat relationships in urban parks. *Urban Ecosystems* 7: 361-370.
- Goulson D (1993) Allozyme Variation in the Butterfly, *Maniola-Jurtina* (Lepidoptera, Satyrinae) (L): Evidence for Selection. *Heredity* 71: 386-393.

- Hamer KC, Hill JK, Benedick S et al. (2003) Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo- the importance of habitat heterogeneity. *J. Appl. Ecol.* 40: 150-162.
- Hanski I (1999) *Metapopulation dynamics*. Oxford University Press, UK.
- Hanski I, Kuussaari M (1995) Butterfly metapopulation dynamics. *Population dynamics: new approaches and synthesis* (ed. by N. Cappuccino and P.W. Price). Academic Press, London: 149–171.
- Hardy PB, Dennis RLH (1999) The impact of urban development on butterflies within a city region. *Biodivers. Conserv.* 8: 1261-1279.
- Ioannides YM, Overman HG (2003) Zipf's law for cities: an empirical examination. *Regional Science and Urban Economics* 33: 127-137.
- Kenkel NC, Orloci L (1986) Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 64(4): 919–928.
- Kohonen T (2001) *Self-Organizing Map*. Springer-Verlag, Heidelberg
- Lasne E, Bergerot B, Lek S et al. (2007) Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Res. Appl.* 23: 1-14.
- Lek S, Guegan JF (1999) Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. *Ecol. Model.* 120(2-3): 65-73.
- Lek S, Scardi M, Verdonschot PFM et al. (2005). *Modelling community structure in freshwater ecosystems. Modelling community structure in freshwater ecosystems*. Springer, New York
- Leon-Cortes JL, Cowley MJR, Thomas CD (2000) The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecol. Entomol.* 25: 285-296.

- Leon-Cortés JL, Pérez-Espinoza F, Marin L et al. (2004) Complex habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly. *Anim. Conserv.* 7: 241-250.
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
- Manel S, Dias JM, Ormerod SJ (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regressions for predicting species' distribution: a case study with an Himalayan river bird. *Ecol. Model.* 120: 337-347.
- Mennechez G, Schtickzelle N, Baguette M (2003) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landsc. Ecol.* 18: 279-291
- Nelson GS, Nelson SM (2001) Bird and butterfly communities associated with two types of urban riparian areas. *Urban Ecosystems* 5: 95-108.
- New TR (1997) Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? *J. Insect Conserv.* 1: 5-12.
- Niell RS, Brussard PF, Murphy DD (2007) Butterfly community composition and oak woodland vegetation response to rural residential development. *Landsc. Urban Plan.* 81: 235-245.
- Olden JD, Joy MK, Death RG (2006) Rediscovering the species in community-wide predictive modeling. *Ecol. Appl.* 16(4): 1449-1460.
- Park YS, Grenouillet G, Esperance B et al. (2006) Stream fish assemblages and basin land cover in a river network. *Sci. Total Environ.* 365: 140-153.
- Piscart C, Bergerot B, Laffaille P et al. (2010) Are amphipod invaders a threat to regional biodiversity? *Biol. Invasions* 12: 853-863.
- Pollard E, Yates TJ (1993) *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. The British Butterfly Monitoring Scheme. Conservation Biology Series 1.

- Roy DB, Rothery P, Brereton T (2007) Reduced-effort schemes for monitoring butterfly populations. *J. Appl. Ecol.* 44(5): 993-1000.
- Rubinoff D, Powell JA (2004) Conservation of fragmented small populations: endemic species persistence on California's smallest channel island. *Biodivers. Conserv.* 13: 2537-2550.
- Saarinen K, Valtonen A, Jantunen J et al. (2005) Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biol. Conserv.* 123: 403-412.
- Savard JPL, Clergeau P, Mennechez G (2000) Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landsc. Urban Plan.* 48(3-4): 131-142.
- Schmitt T, Rakosy L (2007) Changes of traditional agrarian landscapes and their conservation implications: a case study of butterflies in Romania. *Divers. Distrib.* 13: 855-862.
- Steffan-Dewenter I, Tschamtkke T (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Lett.* 3: 449-456.
- Stevens VM, Turlure C, Baguette M (2010) A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biol. Rev.* In Press.
- Tolman T, Lewington R (1997) *Butterflies of Britain and Europe*. London, HarperCollins Ltd pp 320.
- Vanreusel W, van Dyck H (2007) When functional habitat does not match vegetation types: A resource-based approach to map butterfly habitat. *Biol. Conserv.* 135: 202-211.
- Wood BC, Pullin AS (2002) Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodivers. Conserv.* 11: 1451-1468.
- Wood BC, Pullin AS (2002) Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodivers. Conserv.* 11(8): 1451-1468.

**Manuscrit II: *Impact of gardening practices on butterflies along an urbanization gradient.***

**Benoit Fontaine <sup>a</sup> , Benjamin Bergerot <sup>a</sup>  and Romain Julliard <sup>a</sup> **

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

**Manuscript *In Prep.***

**Impact of gardening practices on butterflies along an urbanization gradient**

**Fontaine, B., Bergerot, B., Julliard, R.**

B. Fontaine (Corresponding author) · B. Bergerot · R. Julliard

CNRS-MNHN-PARIS VI ‘Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations’,

CRBPO, 55 Rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.

e-mail : fontaine@mnhn.fr

Phone : 00 33 (0) 140 795 727 / Fax : 00 33 (0) 140 793 835

## Introduction

In the context of the global biodiversity crisis, monitoring biodiversity is needed to understand trends and to assess progress towards goals such as the 2010 target (EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY, 2009). Vertebrates, vascular plants and butterflies constitute the bulk of monitored species, and several studies relying on these groups as indicators have been published (e.g. THOMAS *et al.*, 2004; BUTCHART *et al.*, 2005; DE HEER *et al.*, 2005; LOH *et al.*, 2005). In several European countries in particular, trends in butterfly populations have been studied (THOMAS, 2005; KUUSSAARI *et al.*, 2007; VAN DYCK *et al.*, 2009), and studies at a larger scale have been published (VAN SWAAY & VAN STRIEN, 2005; VAN SWAAY *et al.*, 2006), based on atlases data, as well as on monitoring data. In this context, the Observatoire des Papillons des Jardins (Garden Butterfly Observatory - OPJ), a butterfly monitoring scheme based on the involvement of the general public and covering all France, was launched in 2006 by the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris and the NGO Noé Conservation. The aims of the OPJ are two: assessing the long-term trends of common butterfly populations in France, and studying the impact of environment on common butterfly abundance and diversity, at a large scale (landscape) and at a local scale (type of garden and gardening practices).

Study of cross-scale interactions on patterns of biodiversity is of growing concern in ecological studies, and aims at understanding how fine scale processes can influence a broad spatial extent, or, conversely, how broad scale drivers impact fine-scale dynamics (see a review in PETERS *et al.*, 2007). Several studies on interactions between landscape context and local conditions (organic/conventional farming, habitat patch size, local vegetation type) on species diversity or abundance have been published (e.g. ROSCHEWITZ *et al.*, 2005; VERGARA & ARMESTO, 2009; CORNELL & DONOVAN, 2010), showing that species dynamics are

influenced by interactions across spatial scales. For butterflies, specific studies have shown that species diversity and abundance is influenced both by landscape complexity and type of farming (RUNDLÖF & SMITH, 2006), quality of habitat (POCEWICZ *et al.*, 2009) or habitat management (MARINI *et al.*, 2009). In urban context, the importance of studies and conservation actions across several scales has been emphasized (SAVARD *et al.*, 2000), as urbanization is known to impact biodiversity patterns (KNAPP *et al.*, 2008; MAGURA *et al.*, 2008; MURATET *et al.*, 2008; GARAFFA *et al.*, 2009). Representing green oases in an inhospitable matrix, gardens are recognized as potentially important resource for butterflies in anthropogenic environment, especially as a food source for adults (VICKERY, 1995; TOMS *et al.*, 2010). (DI MAURO *et al.*, 2007) have studied the interacting effects of urbanization and gardens on butterfly populations, and have shown that butterfly diversity is negatively affected by urbanization, but that the urban matrix is just one factor determining generalist species diversity. In the present study, we investigate the interacting impacts of urbanization and gardens on abundance and diversity of butterflies. In other words, do gardens play a role of potential refugium for butterflies when the overall landscape is largely unsuitable for these insects, which are very sensitive to environmental perturbations (VAN SWAAY *et al.*, 2008)?

We address this question by assessing the impact of habitat degradation (i.e. urbanization) on common butterfly species, and evaluating the interaction of large scale (landscape) and small scale (garden) effects on these species abundance and diversity.

## **Material and methods**

### *"Observatoire des Papillons des Jardins" protocol*

The Observatoire des Papillons des Jardins is managed by two institutions. The Museum national d'Histoire naturelle (Paris, France) is in charge of all the scientific aspects (protocol, data analysis) as well as the management of the database and web interface to upload data,

whereas the NGO Noé Conservation is responsible for the relationships with the participants. This scheme is open to everybody having access to a garden, public or private, and willing to watch butterflies. The program is entirely relying on internet for registration, information (website, newsletter, forum) and data collection. The protocol was purposely designed to be very simple and as little constraining as possible, in order to favour the largest possible public involvement. Participants are asked to identify and count butterflies in their gardens, from a closed list of 28 common species or species groups (Table 1 - species groups represent closely related and look-alike species which cannot be discriminated from each other by non specialists, such as white Pieridae, blue Lycaenidae or speckled Hesperidae). For each species/species group, the monthly figure provided by the observer is the maximum number of butterflies seen simultaneously in the garden during the preceding month, to avoid as much as possible counting several times the same individual. Counting takes place from March to October. There is no constraint on the frequency of observation, but to account for observation pressure, it is requested to indicate a class of frequency of garden visits: almost every day; once or several times a week; once or several times a month. Similarly, participants are not committed to send data every month (even if they are encouraged to do so), they can send data only once if they wish. The only personal informations that are available to the program are the e-mail address (used to send registration informations and newsletters) and the ZIP code of the “commune” (i.e. district) to which the garden belongs. However, the observer is prompted to fill a short questionnaire on the landscape around the garden (urban/suburban/rural; distance to the closest wood/field/pasture) and on the garden itself: area; presence of garden features such as lawn, pond, orchard, fallow etc; type of plants from a closed list; use of pesticides (never/sometimes/often). A description of the protocol is given on the Noe Conservation website ([www.noeconservation.org](http://www.noeconservation.org)).

## Analyses

Using the OPJ data for the years 2006-2009, a unique abundance index (AI) was calculated for each species/species group in each of the 8,048 participating gardens. All monthly abundances which were above 10 (0.4% of all data) were first reduced to 10, then the total number of individuals counted over the study period in each garden was divided by the number of monthly surveys in the garden, to account for the observation pressure.

The effect of severable variables on species AI was tested. These variables were:

- Urbanization: Proportion of artificial area (i.e. buildings, infrastructures) in the district, as given by the Corine Land Cover 2000 database (EIONET, 2009). The proportions were arranged into eight classes of roughly similar size: 0% of the district is artificial; 1-2%; 3-5%; 6-10%; 11-20%; 21-40%; 41-70%; 71-100%;
- Natural habitats: Proportion of natural and semi-natural area (i.e. forests, shrublands, natural grasslands) in the non artificial area in the district, as given by the Corine Land Cover 2000 database (EIONET, 2009). The proportions were arranged into eight classes of roughly similar size: 0% of the non artificial part of the district is natural or semi-natural; 1-5%; 6-10%; 11-20%; 21-30%; 31-50%; 51-70%; 71-100%;
- Naturalness: Index of naturalness of the garden, calculated as follow: in the garden description, the observer has to state whether the garden has fallow, nettles, ivy and/or brambles (these three plants are usually treated as weeds by gardeners). Each of these items is scored one if present, zero if absent, and the naturalness index is calculated as the sum of these scores.
- Nectar: Index of nectar reward of the garden, calculated as follow: in the garden description, the observer has to state whether the garden has *Buddleia*, knapweed, valerian, geranium, lavender, brambles, clover and/or aromatic plants. When these items were present in a garden, they were scored three for *Buddleia*, knapweed,

lavender, bramble, two for valerian, clover and aromatic plants and one for geranium.

The nectar reward index of a garden was calculated as the sum of these scores.

For each garden, total species richness (number of species/species group from the closed list seen at least once in 2006-2009) and average number of butterflies counted per month was tested as well against the above variables.

In order to assess the impact of the above variables and their interactions on species AI, total species richness and average number of butterflies counted, type III ANOVAs (F test) were computed on linear models of these factors against the variables, under a quasi-Poisson law. Correlation between impact of urbanisation and gardening practices (naturalness and nectar offer) was tested with a Pearson test by plotting slope of response to urbanisation against slope of response to naturalness/gardening practices. Correlations between species AI and presence of selected host-plants (nettles, Brassicaceae, ornamental *Pelargonium*) in gardens were tested with Pearson test.

All statistical calculations were done with R statistical software (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009), with the CAR package.

## **Results**

Between 3500 and 4000 gardens have been monitored each year (3500 in 2006, 3991 in 2007, 3619 in 2008 and 3964 in 2009), which represents 64,293 monthly surveys and more than 880,000 butterflies counted. Results of the analysis of the impact of the chosen variables and their interactions on butterfly diversity and abundance in gardens are presented Table 2. Butterfly species diversity and overall monthly abundance are significantly negatively

correlated with urbanization, and positively correlated with the amount of natural habitat in  
 the district. Both are significantly positively correlated with nectar reward and garden  
 naturalness. The abundance of most monitored species is significantly negatively correlated  
 with the amount of urbanization in the district, except for *Pararge aegeria* and *Cacyreus*  
*marshalli* which are significantly more abundant in more urbanized areas (Table 3). Speckled  
 hesperids are the only species/species groups whose abundance is not significantly correlated  
 with urbanization (Figure 1). Species richness and overall abundance are significantly  
 positively correlated with the amount of natural habitat in the district, with nectar offer in the  
 garden and with garden naturalness (figure 2). Among species whose abundance is  
 significantly correlated with the amount of natural habitat in the district, *Pararge aegeria*,  
*Inachis io* and *Vanessa atalanta* are negatively correlated, the other (including *Cacyreus*  
*marshalli*) being more abundant when there is more natural habitat in the district. The  
 abundance of all species except *Anthocharis* spp., *Callophrys* spp., *Aporia crataegi* and  
 orange lycaenids is significantly positively correlated with the nectar offer in the garden.  
 Similarly, eight species/species groups only are not significantly positively correlated with  
 garden naturalness (*Inachis io*, white pierids, *Callophrys* spp., *Aglaia urticae*, speckled  
 hesperids, *Aporia crataegi*, orange lycaenids and *Cacyreus marshalli*).

Interactions between urbanization and garden naturalness do not have a significant  
 impact on species richness and overall abundance (Table 2): whatever the urbanization class,  
 natural gardens attract more species and individuals than artificial ones. The impact on this  
 interaction is significant on the AI of seven species: *Macroglossum stellatarum*, *Maniola*  
*jurtina*, *Brintesia circe*, *Iphiclides podalirius*, *Papilio machao*, *Anthocharis* spp. Similarly,  
 interactions between urbanization and nectar offer in the garden do not have a significant  
 effect on species richness and overall abundance: gardens with a large nectar offer always

attract more species and individuals, be it in urban or rural landscapes. When individual species/species groups are tested against this interaction, only *Macroglossum stellatarum*, *Brintesia circe*, *Iphiclides podalirius* and blue lycaenids show a significant impact: for these species, the nectar offer has more impact in rural than in urban settings.

Slope of response to urbanization and to naturalness are significantly negatively correlated (correl. coef = -0.6780,  $t = -4.7039$ ,  $p < 0.001$ ). Similarly, slope of response to urbanization and to nectar offer are significantly negatively correlated (correl. coef = -0.7164,  $t = -5.2363$ ,  $p < 0.001$ ): species having the steeper response to urbanization are those reacting the most to gardening practices (figure 3).

Results of the tests of the correlation between presence of nettles, Brassicaceae and Pelargonium on species/species groups AI are presented Table 4.

## Discussion

### *Urban-tolerant species*

Two species only are significantly more abundant in urbanized areas, the speckled wood *Pararge aegeria* and the Geranium Bronze *Cacyreus marshalli*. For *Pararge aegeria*, we hypothesize that this can be explained by its life history traits. It is a territorial butterfly, with males typically sedentary, defending a few square meters of territory (BERGMAN & WIKLUND, 2009; PELLEGRONS *et al.*, 2009), which makes it a good species to live in small gardens. Moreover, its larvae feed on Poaceae, which are common in gardens, and are nocturnal, spending the day on the ground: this behaviour allows them to escape lawn-mowers and probably account for their abundance even in small urban gardens. *Cacyreus marshalli* is an

exotic species, native from South Africa. In Europe, his host plants are ornamental  
Pelargonium spp. (QUACCHIA *et al.*, 2008): it is then restricted to areas with these host plants,  
i.e. gardens, and is not seen in natural habitats in France (MANIL *et al.*, 2010).

#### *Foraging or reproduction?*

Several studies have shown that gardens represent food sources for butterflies (VICKERY,  
1995; TOMS *et al.*, 2010). On the other hand, urbanization is an important predictor of  
butterfly abundance and diversity (RUSZCZYK & DE ARAUJO, 1992; MC GEOCH & CHOWN,  
1997; DI MAURO *et al.*, 2007). However, other forces, such as permanent water, surrounding  
habitat quality or proximity to green corridors probably account for observed diversity in  
gardens (RUSZCZYK & DE ARAUJO, 1992; DI MAURO *et al.*, 2007). We have shown here that  
gardening practices can be another predictor. Indeed, the negative impact of urbanization is  
partly counterbalanced by gardening practices, i.e. almost all species are negatively impacted  
by urbanization, but even in urban areas, they benefit from favourable gardening practices.  
These practices may benefit foraging and/or reproduction. The fact that the amount of nectar  
offer is linked to butterfly abundance and diversity confirms that they use gardens for  
foraging. This could also be supported by the fact they are more diversified and abundant in  
more natural gardens, i.e. garden with higher wild plant diversity, and thus higher nectar  
offer. However, the effect of garden naturalness could also be due to its benefit for butterfly  
reproduction if gardens were used for reproduction, which could be the case for species using  
garden plants as host plants (Brassicaceae for pierids, Poaceae for *Pararge aegeria*, nettles for  
*Aglaia urticae* or *Inachis io*). However, our results show that the AI of species whose host  
plant is not nettle, such as white pierids or *Pararge aegeria*, is positively correlated with the  
presence of nettles in gardens. Similarly, several species which do not breed on Brassicaceae  
are significantly more abundant in gardens with Brassicaceae. This probably means that these

plants act as food resources more than as host plant, and the fact that *Aglaia urticae*, for instance, is more abundant in gardens with nettles does not mean that it uses gardens for reproduction. This is confirmed by other studies: it has been shown that nettles are not necessarily used as host plants in gardens for butterflies, probably because this plant species is so abundant everywhere; however, nettles increase diversity and abundance of other invertebrates (GASTON *et al.*, 2005). For one species at least, gardens are used for reproduction: *Cacyreus marshalli*, which breeds on ornamental *Pelargonium*, is barely observed in natural areas, where his host plant is missing. Whatever the reason (foraging and/or reproduction), our results show the role gardens can play as wild species refugia in urban areas. This holds a strong message for park managers in cities and private gardeners, who could be prompted to orient their gardening practices to be more butterfly-friendly.

#### *Power of a of biodiversity citizen-based monitoring*

This study highlights the power of a biodiversity monitoring scheme based on the general public. Provided that involvement is large enough, data gathered by non-specialists yield reliable results that could not be obtained through specialist participation.

Relying on non-specialists and/or people with no scientific background implies some drawbacks: the protocol must be simple, with as little requirement in time and effort as possible, in order not to discourage them; for instance in the OPJ, surveys are only done in gardens, i.e. species living in natural habitats only are monitored. Hard to identify species (e.g. white pierids, blue lycaenids, hesperids) cannot be monitored individually; they have to be grouped with other similar species. Another potential problem is the level of errors (identification, counting, as well as typing mistakes), inherent to any large-scale study, but which could be amplified by the fact that observers are not butterfly specialists. However, comparisons with known phenology and range have allowed controlling for obvious errors

(e.g. *Anthocharis cardamines* in September or *Aporia crataegi* in Paris suburbs), and have shown these to be less than 5% of all data. This figure is similar to the level of errors found in a study based on butterfly pictures taken by volunteers of the OPJ (BERGEROT *et al.*, 2010). Moreover, there is a high level of turnover among observers, with ca. 50% of new observers each year: this turnover implies that the impact of learning (which would lower the number of errors across time) is limited and that the level of errors is stable. As the aim of the OPJ is to yield data for comparisons across time (long-term tendencies) and space (the present study for instance), a low and constant level of errors is acceptable and does not hamper conclusions. These potential drawbacks are outnumbered by several advantages: the large number of observers and large coverage allow analyses to be done at small spatial scale, with a low financial cost. Such a monitoring could not be done by specialists: there are not enough manpower, and even if there was, the cost would be prohibitive (LEVREL *et al.*, 2010). Moreover, taking part in such a scheme involves awareness raising, and hopefully, changes in observers daily behaviour towards environment.

257 **Tables**

258

259 Table 1: species and species groups used in the surveys

| Species                                               | Species groups (typical species for the group)                 |
|-------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|
| Small Heath <i>Coenonympha pamphilus</i>              | Blue lycaenids (Common Blue <i>Polyommatus icarus</i> )        |
| Small Tortoiseshell <i>Aglais urticae</i>             | Orange lycaenids (Small Copper <i>Lycaena phlaeas</i> )        |
| Meadow Brown <i>Maniola jurtina</i>                   | Green lycaenids (Green Hairstreak <i>Callophrys rubi</i> )     |
| Gatekeeper <i>Pyronia tithonus</i>                    | Speckled hesperids (Grizzled Skipper <i>Pyrgus malvae</i> )    |
| Speckled Wood <i>Pararge aegeria</i>                  | Orange hesperids (Small Skipper <i>Thymelicus sylvestris</i> ) |
| Comma <i>Polygonia c-album</i>                        | Marbled nymphalids (Marbled White <i>Melanargia galathea</i> ) |
| Black-veined white <i>Aporia crataegi</i>             | White pierids (Large White <i>Pieris brassicae</i> )           |
| Painted Lady <i>Vanessa cardui</i>                    | Yellows pierids (Clouded Yellow <i>Colias croceus</i> )        |
| Red Admiral <i>Vanessa atalanta</i>                   | Wall browns (Wall Brown <i>Lasiommata megera</i> )             |
| Peacock <i>Inachis io</i>                             | Brimstones (Brimstone <i>Gonepteryx rhamni</i> )               |
| Silver-washed Fritillary <i>Argynnis paphia</i>       | Orange tips (Orange Tip <i>Anthocharis cardamines</i> )        |
| Scarce Swallowtail <i>Iphiclides podalirius</i>       | Admirals (Southern white Admiral <i>Limenitis reducta</i> )    |
| Swallowtail <i>Papilio machaon</i>                    |                                                                |
| Great Banded Grayling <i>Brintesia circe</i>          |                                                                |
| Hummingbird hawk-moth <i>Macroglossum stellatarum</i> |                                                                |
| Geranium Bronze <i>Cacyreus marshalli</i>             |                                                                |

260

261

Table 2: Analysis of variance of species richness, average abundance (all species) and abundance of 28 species/species groups monitored in gardens in France, 2006-2009.

|                                        |                             | F value  | Pr(>F)    |     |
|----------------------------------------|-----------------------------|----------|-----------|-----|
| <b>Species richness</b>                |                             |          |           |     |
|                                        | Urbanization                | 188.7172 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Natural habitat             | 68.9409  | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Naturalness                 | 44.2456  | 3.122e-11 | *** |
|                                        | Nectar offer                | 818.6001 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Urbanization x Naturalness  | 0.0095   | 0.9222354 |     |
|                                        | Urbanization x Nectar offer | 0.1237   | 0.7250799 |     |
| <b>Average global abundance</b>        |                             |          |           |     |
|                                        | Urbanization                | 298.1981 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Natural habitat             | 26.3411  | 2.940e-07 | *** |
|                                        | Naturalness                 | 20.3118  | 6.688e-06 | *** |
|                                        | Nectar offer                | 168.8733 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Urbanization x Naturalness  | 0.2375   | 0.626001  |     |
|                                        | Urbanization x Nectar offer | 3.3648   | 0.066648  | .   |
| <b><i>Macroglossum stellatarum</i></b> |                             |          |           |     |
|                                        | Urbanization                | 235.0859 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Natural habitat             | 1.9193   | 0.165975  |     |
|                                        | Naturalness                 | 32.2609  | 1.403e-08 | *** |
|                                        | Nectar offer                | 189.5676 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Urbanization x Naturalness  | 8.8649   | 0.002917  | **  |
|                                        | Urbanization x Nectar offer | 22.5323  | 2.108e-06 | *** |
| <b><i>Pararge aegeria</i></b>          |                             |          |           |     |
|                                        | Urbanization                | 21.7151  | 3.222e-06 | *** |
|                                        | Natural habitat             | 90.1795  | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Naturalness                 | 100.8336 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Nectar offer                | 10.6389  | 0.001113  | **  |
|                                        | Urbanization x Naturalness  | 0.7071   | 0.400422  |     |
|                                        | Urbanization x Nectar offer | 3.2196   | 0.072807  | .   |
| <b><i>Coenonympha pamphilus</i></b>    |                             |          |           |     |
|                                        | Urbanization                | 119.6773 | <2.2e-16  | *** |
|                                        | Natural habitat             | 4.8083   | 0.02836   | *   |
|                                        | Naturalness                 | 21.4227  | 3.751e-06 | *** |
|                                        | Nectar offer                | 4.4805   | 0.03432   | *   |
|                                        | Urbanization x Naturalness  | 2.0448   | 0.15278   |     |
|                                        | Urbanization x Nectar offer | 2.3068   | 0.12886   |     |

|     |                             |          |           |     |
|-----|-----------------------------|----------|-----------|-----|
| 304 |                             |          |           |     |
| 305 | <i>Maniola jurtina</i>      |          |           |     |
| 306 | Urbanization                | 251.9710 | <2.2e-16  | *** |
| 307 | Natural habitat             | 2.1553   | 0.1421285 |     |
| 308 | Naturalness                 | 46.3543  | 1.070e-11 | *** |
| 309 | Nectar offer                | 29.8029  | 4.949e-08 | *** |
| 310 | Urbanization x Naturalness  | 5.2408   | 0.0220938 | *   |
| 311 | Urbanization x Nectar offer | 0.4986   | 0.4801600 |     |
| 312 |                             |          |           |     |
| 313 | <i>Brintesia circe</i>      |          |           |     |
| 314 | Urbanization                | 78.8797  | <2.2e-16  | *** |
| 315 | Natural habitat             | 122.4743 | <2.2e-16  | *** |
| 316 | Naturalness                 | 4.1541   | 0.04157   | *   |
| 317 | Nectar offer                | 27.8461  | 1.354e-07 | *** |
| 318 | Urbanization x Naturalness  | 4.9938   | 0.02547   | *   |
| 319 | Urbanization x Nectar offer | 15.2438  | 9.539e-05 | *** |
| 320 |                             |          |           |     |
| 321 | <i>Argynnis paphia</i>      |          |           |     |
| 322 | Urbanization                | 134.6532 | <2.2e-16  | *** |
| 323 | Natural habitat             | 137.2551 | <2.2e-16  | *** |
| 324 | Naturalness                 | 12.8335  | 0.0003428 | *** |
| 325 | Nectar offer                | 19.1846  | 1.204e-05 | *** |
| 326 | Urbanization x Naturalness  | 1.3932   | 0.2379005 |     |
| 327 | Urbanization x Nectar offer | 1.0331   | 0.3094687 |     |
| 328 |                             |          |           |     |
| 329 | <i>Inachis io</i>           |          |           |     |
| 330 | Urbanization                | 82.2154  | <2.2e-16  | *** |
| 331 | Natural habitat             | 96.1344  | <2.2e-16  | *** |
| 332 | Naturalness                 | 0.1453   | 0.7031264 |     |
| 333 | Nectar offer                | 150.5599 | <2.2e-16  | *** |
| 334 | Urbanization x Naturalness  | 0.0848   | 0.7708399 |     |
| 335 | Urbanization x Nectar offer | 0.8549   | 0.3551933 |     |
| 336 |                             |          |           |     |
| 337 | <i>Vanessa atalanta</i>     |          |           |     |
| 338 | Urbanization                | 57.4837  | 3.855e-14 | *** |
| 339 | Natural habitat             | 73.7345  | <2.2e-16  | *** |
| 340 | Naturalness                 | 23.2884  | 1.424e-06 | *** |
| 341 | Nectar offer                | 64.3983  | 1.186e-15 | *** |
| 342 | Urbanization x Naturalness  | 0.2233   | 0.636572  |     |
| 343 | Urbanization x Nectar offer | 1.4058   | 0.235798  |     |
| 344 |                             |          |           |     |
| 345 | <i>Vanessa cardui</i>       |          |           |     |
| 346 | Urbanization                | 23.5763  | 1.227e-06 | *** |

|     |                                    |          |           |     |
|-----|------------------------------------|----------|-----------|-----|
| 347 | Natural habitat                    | 0.0428   | 0.83620   |     |
| 348 | Naturalness                        | 25.8644  | 3.759e-07 | *** |
| 349 | Nectar offer                       | 107.9911 | <2.2e-16  | *** |
| 350 | Urbanization x Naturalness         | 2.0484   | 0.15241   |     |
| 351 | Urbanization x Nectar offer        | 0.0644   | 0.79966   |     |
| 352 |                                    |          |           |     |
| 353 | <hr/> Orange hesperids             |          |           |     |
| 354 | Urbanization                       | 49.1267  | 2.627e-12 | *** |
| 355 | Natural habitat                    | 12.5231  | 0.0004046 | *** |
| 356 | Naturalness                        | 4.7098   | 0.0300256 | *   |
| 357 | Nectar offer                       | 7.9235   | 0.0048934 | **  |
| 358 | Urbanization x Naturalness         | 0.0178   | 0.8937512 |     |
| 359 | Urbanization x Nectar offer        | 1.0686   | 0.3013032 |     |
| 360 |                                    |          |           |     |
| 361 | <hr/> <i>Iphiclides podalirius</i> |          |           |     |
| 362 | Urbanization                       | 124.7990 | <2.2e-16  | *** |
| 363 | Natural habitat                    | 158.3541 | <2.2e-16  | *** |
| 364 | Naturalness                        | 13.9773  | 0.0001865 | *** |
| 365 | Nectar offer                       | 66.3112  | 4.533e-16 | *** |
| 366 | Urbanization x Naturalness         | 6.8484   | 0.0088917 | **  |
| 367 | Urbanization x Nectar offer        | 11.9048  | 0.0005633 | *** |
| 368 |                                    |          |           |     |
| 369 | <hr/> <i>Papilio machaon</i>       |          |           |     |
| 370 | Urbanization                       | 90.2823  | <2.2e-16  | *** |
| 371 | Natural habitat                    | 10.5247  | 0.001184  | **  |
| 372 | Naturalness                        | 5.7099   | 0.016896  | *   |
| 373 | Nectar offer                       | 53.9302  | 2.316e-13 | *** |
| 374 | Urbanization x Naturalness         | 6.6438   | 0.009971  | **  |
| 375 | Urbanization x Nectar offer        | 0.0250   | 0.874345  |     |
| 376 |                                    |          |           |     |
| 377 | <hr/> White pierids                |          |           |     |
| 378 | Urbanization                       | 33.0542  | 9.346e-09 | *** |
| 379 | Natural habitat                    | 0.3132   | 0.57575   |     |
| 380 | Naturalness                        | 1.9979   | 0.15756   |     |
| 381 | Nectar offer                       | 114.8752 | <2.2e-16  | *** |
| 382 | Urbanization x Naturalness         | 3.7067   | 0.05424   |     |
| 383 | Urbanization x Nectar offer        | 0.5010   | 0.47909   |     |
| 384 |                                    |          |           |     |
| 385 | <hr/> Orange tips                  |          |           |     |
| 386 | Urbanization                       | 24.5007  | 7.605e-07 | *** |
| 387 | Natural habitat                    | 15.7124  | 7.448e-05 | *** |
| 388 | Naturalness                        | 84.8306  | <2.2e-16  | *** |
| 389 | Nectar offer                       | 0.6013   | 0.43810   |     |

|     |                               |          |           |     |
|-----|-------------------------------|----------|-----------|-----|
| 390 | Urbanization x Naturalness    | 6.2602   | 0.01237   | *   |
| 391 | Urbanization x Nectar offer   | 3.3505   | 0.06723   | .   |
| 392 |                               |          |           |     |
| 393 | <hr/> Brimstones              |          |           |     |
| 394 | Urbanization                  | 107.5958 | <2.2e-16  | *** |
| 395 | Natural habitat               | 295.9117 | <2.2e-16  | *** |
| 396 | Naturalness                   | 20.1263  | 7.367e-06 | *** |
| 397 | Nectar offer                  | 8.6282   | 0.003321  | **  |
| 398 | Urbanization x Naturalness    | 1.3380   | 0.247420  |     |
| 399 | Urbanization x Nectar offer   | 0.6339   | 0.425946  |     |
| 400 |                               |          |           |     |
| 401 | <hr/> Green lycaenids         |          |           |     |
| 402 | Urbanization                  | 10.5847  | 0.001146  | **  |
| 403 | Natural habitat               | 19.0126  | 1.317e-05 | *** |
| 404 | Naturalness                   | 2.7518   | 0.097191  |     |
| 405 | Nectar offer                  | 0.6968   | 0.403900  |     |
| 406 | Urbanization x Naturalness    | 0.1301   | 0.718292  |     |
| 407 | Urbanization x Nectar offer   | 2.9902   | 0.083815  | .   |
| 408 |                               |          |           |     |
| 409 | <hr/> Blue lycaenids          |          |           |     |
| 410 | Urbanization                  | 88.9915  | <2.2e-16  | *** |
| 411 | Natural habitat               | 86.7020  | <2.2e-16  | *** |
| 412 | Naturalness                   | 17.3798  | 3.098e-05 | *** |
| 413 | Nectar offer                  | 33.2583  | 8.419e-09 | *** |
| 414 | Urbanization x Naturalness    | 0.1404   | 0.707878  |     |
| 415 | Urbanization x Nectar offer   | 6.7044   | 0.009638  | **  |
| 416 |                               |          |           |     |
| 417 | <hr/> Wall browns             |          |           |     |
| 418 | Urbanization                  | 35.8234  | 2.269e-09 | *** |
| 419 | Natural habitat               | 0.0664   | 0.79670   |     |
| 420 | Naturalness                   | 5.6149   | 0.01784   | *   |
| 421 | Nectar offer                  | 6.3295   | 0.01190   | *   |
| 422 | Urbanization x Naturalness    | 0.0653   | 0.79826   |     |
| 423 | Urbanization x Nectar offer   | 0.0264   | 0.87092   |     |
| 424 |                               |          |           |     |
| 425 | <hr/> <i>Pyronia tithonus</i> |          |           |     |
| 426 | Urbanization                  | 116.2383 | <2.2e-16  | *** |
| 427 | Natural habitat               | 1.0184   | 0.312930  |     |
| 428 | Naturalness                   | 7.1498   | 0.007515  | **  |
| 429 | Nectar offer                  | 30.0232  | 4.42e-08  | *** |
| 430 | Urbanization x Naturalness    | 0.4947   | 0.481850  |     |
| 431 | Urbanization x Nectar offer   | 0.1905   | 0.662533  |     |
| 432 |                               |          |           |     |

|     |                             |          |           |     |  |
|-----|-----------------------------|----------|-----------|-----|--|
| 433 | Marbled nymphalids          |          |           |     |  |
| 434 | Urbanization                | 160.6485 | <2.2e-16  | *** |  |
| 435 | Natural habitat             | 38.2437  | 6.600e-10 | *** |  |
| 436 | Naturalness                 | 6.8079   | 0.009095  | **  |  |
| 437 | Nectar offer                | 10.2807  | 0.001350  | **  |  |
| 438 | Urbanization x Naturalness  | 0.9879   | 0.320289  |     |  |
| 439 | Urbanization x Nectar offer | 2.6581   | 0.103070  |     |  |
| 440 |                             |          |           |     |  |
| 441 | Admirals                    |          |           |     |  |
| 442 | Urbanization                | 36.1096  | 1.960e-09 | *** |  |
| 443 | Natural habitat             | 75.4851  | <2.2e-16  | *** |  |
| 444 | Naturalness                 | 5.4752   | 0.019317  | *   |  |
| 445 | Nectar offer                | 5.5404   | 0.018610  | *   |  |
| 446 | Urbanization x Naturalness  | 0.0839   | 0.772047  |     |  |
| 447 | Urbanization x Nectar offer | 0.5138   | 0.473519  |     |  |
| 448 |                             |          |           |     |  |
| 449 | <i>Aglais urticae</i>       |          |           |     |  |
| 450 | Urbanization                | 86.6978  | <2.2e-16  | *** |  |
| 451 | Natural habitat             | 1.6570   | 0.1981    |     |  |
| 452 | Naturalness                 | 0.5632   | 0.4530    |     |  |
| 453 | Nectar offer                | 20.4766  | 6.138e-06 | *** |  |
| 454 | Urbanization x Naturalness  | 0.0002   | 0.9878    |     |  |
| 455 | Urbanization x Nectar offer | 0.0449   | 0.8321    |     |  |
| 456 |                             |          |           |     |  |
| 457 | <i>Polygonia c-album</i>    |          |           |     |  |
| 458 | Urbanization                | 17.6061  | 2.751e-05 | *** |  |
| 459 | Natural habitat             | 2.3292   | 0.12702   |     |  |
| 460 | Naturalness                 | 41.2630  | 1.419e-10 | *** |  |
| 461 | Nectar offer                | 20.8222  | 5.127e-06 | *** |  |
| 462 | Urbanization x Naturalness  | 1.1150   | 0.29103   |     |  |
| 463 | Urbanization x Nectar offer | 0.0008   | 0.97705   |     |  |
| 464 |                             |          |           |     |  |
| 465 | Speckled hesperids          |          |           |     |  |
| 466 | Urbanization                | 1.1507   | 0.2834310 |     |  |
| 467 | Natural habitat             | 11.3508  | 0.0007583 | *** |  |
| 468 | Naturalness                 | 0.9855   | 0.3208711 |     |  |
| 469 | Nectar offer                | 12.2138  | 0.0004774 | *** |  |
| 470 | Urbanization x Naturalness  | 0.3190   | 0.5722227 |     |  |
| 471 | Urbanization x Nectar offer | 1.7310   | 0.1883298 |     |  |
| 472 |                             |          |           |     |  |
| 473 | <i>Aporia crataegi</i>      |          |           |     |  |
| 474 | Urbanization                | 26.3196  | 2.972e-07 | *** |  |
| 475 | Natural habitat             | 22.9980  | 1.656e-06 | *** |  |

|     |                             |         |           |     |
|-----|-----------------------------|---------|-----------|-----|
| 476 | Naturalness                 | 0.0748  | 0.78449   |     |
| 477 | Nectar offer                | 2.8375  | 0.09213   |     |
| 478 | Urbanization x Naturalness  | 0.0638  | 0.80061   |     |
| 479 | Urbanization x Nectar offer | 1.8313  | 0.17602   |     |
| 480 | <hr/>                       |         |           |     |
| 481 | Yellows pierids             |         |           |     |
| 482 | Urbanization                | 46.1507 | 1.186e-11 | *** |
| 483 | Natural habitat             | 20.6057 | 5.739e-06 | *** |
| 484 | Naturalness                 | 5.4154  | 0.01999   | *   |
| 485 | Nectar offer                | 5.7890  | 0.01615   | *   |
| 486 | Urbanization x Naturalness  | 5.6224  | 0.01776   | *   |
| 487 | Urbanization x Nectar offer | 0.0436  | 0.83468   |     |
| 488 | <hr/>                       |         |           |     |
| 489 | Orange lycaenids            |         |           |     |
| 490 | Urbanization                | 16.1276 | 5.984e-05 | *** |
| 491 | Natural habitat             | 15.7973 | 7.122e-05 | *** |
| 492 | Naturalness                 | 1.1633  | 0.28083   |     |
| 493 | Nectar offer                | 3.7396  | 0.05318   |     |
| 494 | Urbanization x Naturalness  | 0.6197  | 0.43120   |     |
| 495 | Urbanization x Nectar offer | 0.5586  | 0.45483   |     |
| 496 | <hr/>                       |         |           |     |
| 497 | <i>Cacyreus marshalli</i>   |         |           |     |
| 498 | Urbanization                | 11.2717 | 0.0007912 | *** |
| 499 | Natural habitat             | 59.4988 | 1.396e-14 | *** |
| 500 | Naturalness                 | 8.8385  | 0.0029596 | **  |
| 501 | Nectar offer                | 9.4135  | 0.0021623 | **  |
| 502 | Urbanization x Naturalness  | 0.5194  | 0.4711402 |     |
| 503 | Urbanization x Nectar offer | 0.9172  | 0.3382411 |     |
| 504 | <hr/>                       |         |           |     |
| 505 |                             |         |           |     |
| 506 |                             |         |           |     |
| 507 |                             |         |           |     |
| 508 |                             |         |           |     |

509 Table 3: Slope of response to species/species groups AI to environmental variables (2006-  
510 2009).

|                       | Urbanization | Natural habitat | Naturalness | Nectar offer |
|-----------------------|--------------|-----------------|-------------|--------------|
| <i>A. urticae</i>     | -0,053       | 0,00            | 0,04        | 0,02         |
| <i>A. crataegi</i>    | -0,031       | 0,02            | 0,02        | 0,01         |
| <i>A. paphia</i>      | -0,085       | 0,07            | 0,08        | 0,02         |
| <i>B. circe</i>       | -0,027       | 0,03            | 0,01        | 0,01         |
| <i>C. marshalli</i>   | 0,008        | 0,02            | -0,01       | 0,00         |
| <i>C. pamphilus</i>   | -0,067       | 0,01            | 0,08        | 0,02         |
| <i>I. io</i>          | -0,078       | -0,06           | 0,11        | 0,06         |
| <i>I. podalirius</i>  | -0,055       | 0,05            | 0,02        | 0,02         |
| <i>M. stellatarum</i> | -0,102       | 0,02            | 0,05        | 0,04         |
| <i>M. jurtina</i>     | -0,136       | 0,02            | 0,17        | 0,05         |
| <i>P. machaon</i>     | -0,037       | 0,01            | 0,02        | 0,01         |
| <i>P. aegeria</i>     | 0,013        | -0,05           | 0,12        | 0,03         |
| <i>P. c-album</i>     | -0,022       | 0,00            | 0,06        | 0,01         |
| <i>P. tithonus</i>    | -0,077       | 0,01            | 0,08        | 0,03         |
| <i>V. atalanta</i>    | -0,064       | -0,05           | 0,13        | 0,04         |
| <i>V. cardui</i>      | -0,043       | 0,01            | 0,02        | 0,03         |
| Admirals              | -0,013       | 0,02            | 0,02        | 0,00         |
| Blue lycaenids        | -0,076       | 0,06            | 0,10        | 0,03         |
| Brimstones            | -0,092       | 0,12            | 0,10        | 0,03         |
| Green lycaenids       | -0,006       | 0,01            | 0,01        | 0,00         |
| Marbled               |              |                 |             |              |
| nymphalids            | -0,080       | 0,04            | 0,06        | 0,02         |
| Orange hesperids      | -0,027       | 0,01            | 0,03        | 0,01         |
| Orange lycaenids      | -0,015       | 0,01            | 0,02        | 0,01         |
| Orange tips           | -0,032       | 0,02            | 0,08        | 0,01         |
| Speckled              |              |                 |             |              |
| hesperids             | -0,003       | 0,00            | 0,01        | 0,00         |
| Wall browns           | -0,034       | 0,01            | 0,04        | 0,01         |
| White pierids         | -0,102       | 0,00            | 0,19        | 0,08         |
| Yellow pierids        | -0,044       | 0,02            | 0,04        | 0,01         |

511  
512

513 Table 4: p-values of the Pearson correlation tests between presence of host plants in gardens  
514 and species/species groups AI (2006-2009).

515

|                       | Nettles   | Pelargonium | Brassicaceae |
|-----------------------|-----------|-------------|--------------|
| <i>M. stellatarum</i> | 0.0006053 | 4.45e-07    | 1.011e-09    |
| <i>P. aegeria</i>     | 2.220e-16 | 0.0007727   | 3.724e-13    |
| <i>C. pamphilus</i>   | < 2.2e-16 | 0.9502      | 0.0001128    |
| <i>M. jurtina</i>     | < 2.2e-16 | 0.7497      | 4.871e-09    |
| <i>B. circe</i>       | 0.001659  | 0.8611      | 0.3296       |
| <i>A. paphia</i>      | 1.482e-07 | 0.4977      | 0.05759      |
| <i>I. io</i>          | < 2.2e-16 | 5.368e-08   | < 2.2e-16    |
| <i>V. atalanta</i>    | < 2.2e-16 | 0.000857    | 2.314e-13    |
| <i>V. cardui</i>      | 0.004733  | 0.1706      | 1.966e-05    |
| Orange hesperids      | 9.939e-06 | 0.7154      | 0.2245       |
| <i>I. podalirius</i>  | 8.31e-06  | 0.3925      | 0.6627       |
| <i>P. machaon</i>     | 0.9897    | 0.7239      | 0.008766     |
| White pierids         | < 2.2e-16 | 4.823e-10   | < 2.2e-16    |
| Orange tips           | < 2.2e-16 | 0.4573      | 4.11e-05     |
| Brimstones            | 0.0002878 | 0.078       | 0.2273       |
| Green lycaenids       | 0.4886    | 0.6671      | 0.9754       |
| Blue lycaenids        | 8.25e-05  | 0.02318     | 0.01079      |
| Wall browns           | 0.04266   | 0.633       | 0.2250       |
| <i>P. tithonus</i>    | < 2.2e-16 | 0.4206      | 2.593e-07    |
| Marbled nymphalids    | 4.806e-07 | 0.01751     | 0.097        |
| Admirals              | 0.1095    | 0.812       | 0.1408       |
| <i>A. urticae</i>     | 9.521e-13 | 0.07236     | 4.417e-07    |
| <i>P. c.album</i>     | < 2.2e-16 | 0.8011      | 4.813e-09    |
| Speckled hesperids    | 0.009385  | 0.6879      | 0.01669      |
| <i>A. crataegi</i>    | 0.004636  | 0.08024     | 0.3543       |
| Yellow pierids        | 0.003623  | 0.9741      | 0.1644       |
| Orange lycaenids      | 0.1997    | 0.7802      | 0.9388       |
| <i>C. marshalli</i>   | 1.295e-07 | 6.372e-12   | 0.9744       |

516

517

518

## Figures

Figure 1: Impact of urbanization on species richness, overall abundance and species/species group abundance indices for butterflies in gardens, 2006-2009. X-axis: urbanization classes. Y-axis: mean $\pm$ SE of species richness, overall abundance (all species), AI of each single species/species group.

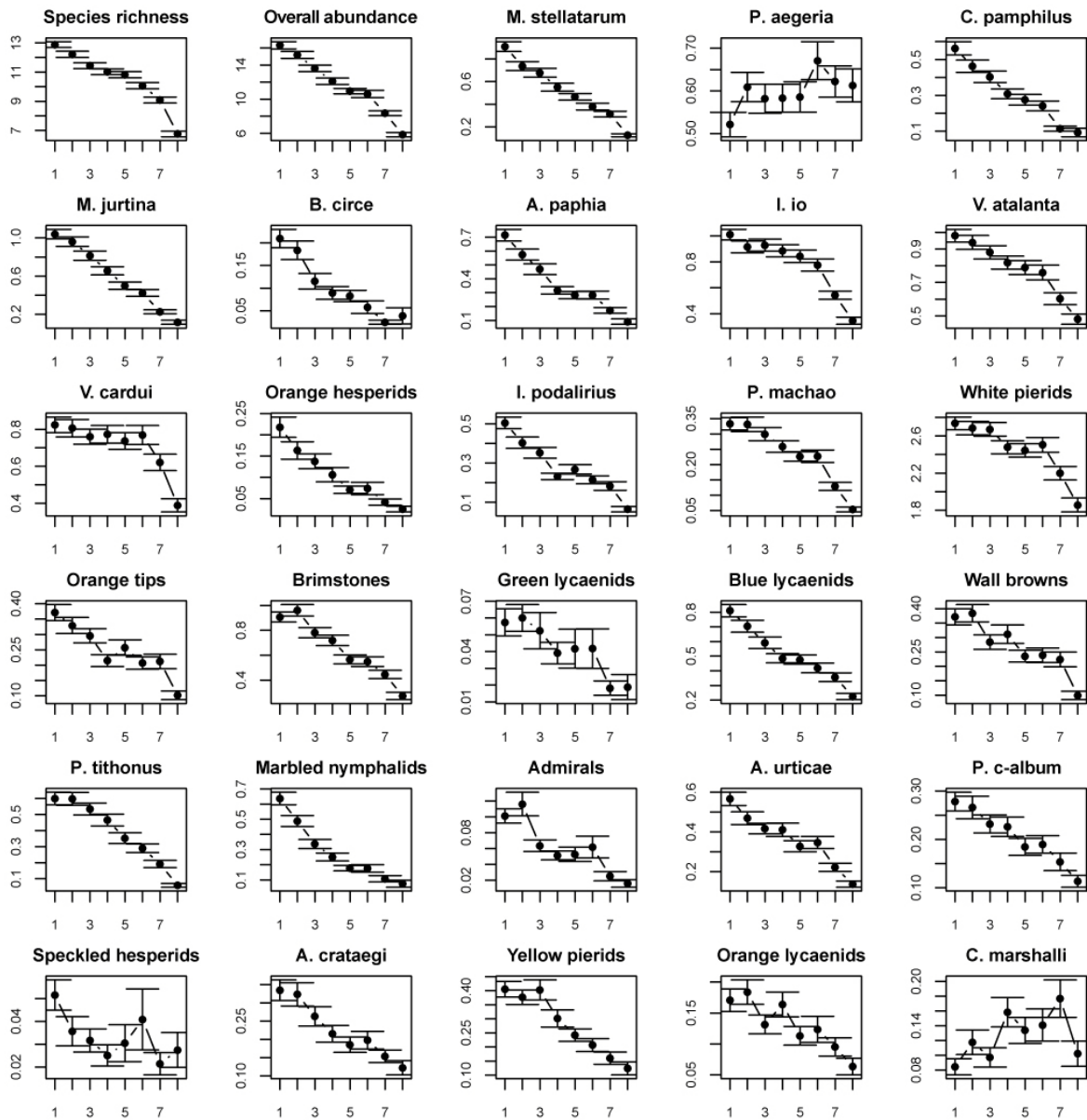


Figure 2: Impact of proportion of natural habitat in the district (urban areas excluded), nectar offer in the garden and garden naturalness on species richness and overall abundance for butterflies in gardens, 2006-2009.

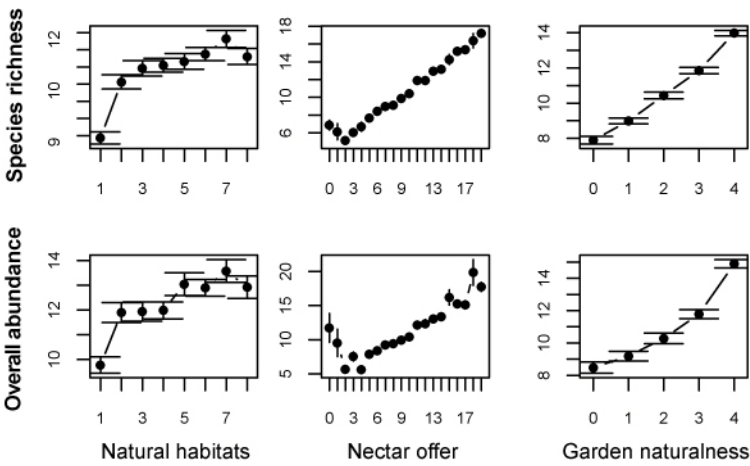
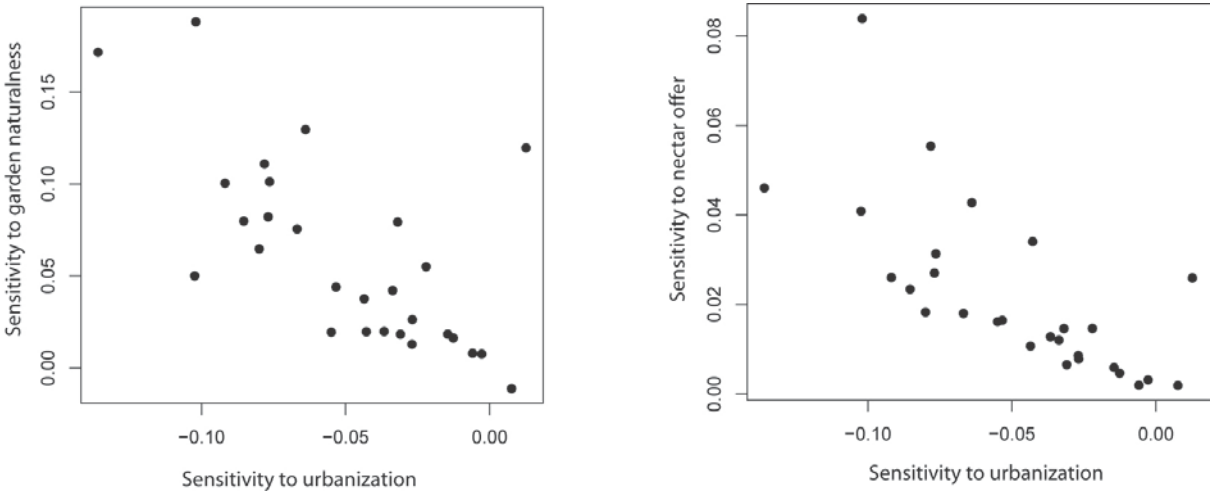


Figure 3: Relationships between slope of response to urbanization and slope of response to garden naturalness (left) and nectar offer in the garden. Both relationships are significant.



## References

- Bergerot, B., Fontaine, B., Renard, M., Cadi, A. & Julliard, R. (2010). - Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning*, doi:10.1016/j.landurbplan.2010.02.007.
- Bergman, M. & Wiklund, C. (2009). - Differences in mate location behaviours between residents and nonresidents in a territorial butterfly. *Animal Behaviour*, 78(5): 1161-1167.
- Butchart, S.H.M., Stattersfield, A.J., Baillie, J., Bennun, L.A., Stuart, S.N., Akcakaya, H.R., Hilton-Taylor, C. & Mace, G.M. (2005). - Using Red List Indices to measure progress towards the 2010 target and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society - Biological Sciences* 360(1454): 255-268.
- Cornell, K.L. & Donovan, T.M. (2010). - Effects of spatial habitat heterogeneity on habitat selection and annual fecundity for a migratory forest songbird. *Landscape Ecology*, 25(1): 109-122.
- De Heer, M., Kapos, V. & Ten Brink, B.J.E. (2005). - Biodiversity trends in Europe: development and testing of a species trend indicator for evaluating progress towards the 2010 target. *Philosophical Transactions of the Royal Society - Biological Sciences* 360(1454): 297-308.
- Di Mauro, D., Dietz, T. & Rockwood, L. (2007). - Determining the effect of urbanization on generalist butterfly species diversity in butterfly gardens. *Urban Ecosystems*, 10(4): 427-439.
- Eionet (2009). - Corine Land Cover 2006. <http://etc-lusi.eionet.europa.eu/CLC2006>. Accessed 20 June 2009

569 European Environment Agency (2009). - Progress towards the European 2010 biodiversity  
570 target. [http://www.eea.europa.eu/publications/progress-towards-the-european-2010-](http://www.eea.europa.eu/publications/progress-towards-the-european-2010-biodiversity-target)  
571 *biodiversity-target*. Accessed 20 September 2009

572 Garaffa, P.I., Filloy, J. & Bellocq, M.I. (2009). - Bird community responses along urban-rural  
573 gradients: Does the size of the urbanized area matter? *Landscape and Urban*  
574 *Planning*, 90(1-2): 33-41.

575 Gaston, K.J., Smith, R.M., Thompson, K. & Warren, P.H. (2005). - Urban domestic gardens  
576 (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodiversity and*  
577 *Conservation*, 14: 395-413.

578 Knapp, S., Kuhn, I., Mosbrugger, V. & Klotz, S. (2008). - Do protected areas in urban and  
579 rural landscapes differ in species diversity? *Biodiversity and Conservation*, 17(7):  
580 1595-1612.

581 Kuussaari, M., Heliola, J., Poyry, J. & Saarinen, K. (2007). - Contrasting trends of butterfly  
582 species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern  
583 Europe. *Journal of Insect Conservation*, 11: 351-366.

584 Levrel, H., Fontaine, B., Henry, P.H., Jiguet, F., Julliard, R., Kerbiriou, C. & Couvet, D.  
585 (2010). - Balancing state and volunteer investment in biodiversity monitoring for the  
586 implementation of CBD indicators: A French example. *Ecological Economics*,  
587 10.1016/j.ecolecon.2010.03.001.

588 Loh, J., Green, R.E., Ricketts, T., Lamoreux, J., Jenkins, M., Kapos, V. & Randers, J. (2005).  
589 - The Living Planet Index: using species population time series to track trends in  
590 biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society - Biological Sciences*  
591 360(1454): 289-295.

592 Magura, T., Lovei, G.L. & Tothmeresz, B. (2008). - Time-consistent rearrangement of  
 593 carabid beetle assemblages by an urbanisation gradient in Hungary. *Acta Oecologica -*  
 594 *International Journal of Ecology*, 34(2): 233-243.

595 Manil, L., Lerch, A., Fontaine, B. & Julliard, R. (2010). - Suivi Temporel des Rhopalocères  
 596 de France (STERF) Rapport d'avril 2010 (Bilan 2005-2009)  
 597 <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/spip.php?rubrique44>. Accessed 12 June 2010

598 Marini, L., Fontana, P., Battisti, A. & Gaston, K.J. (2009). - Agricultural management,  
 599 vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland-  
 600 forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity*, 2(3): 213-  
 601 220.

602 Mc Geoch, M.A. & Chown, S.L. (1997). - Impact of urbanization on a gall-inhabiting  
 603 Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and*  
 604 *Conservation*, 6: 979-993.

605 Muratet, A., Porcher, E., Devictor, V., Arnal, G., Moret, J., Wright, S. & Machon, N. (2008).  
 606 - Evaluation of floristic diversity in urban areas as a basis for habitat management.  
 607 *Applied Vegetation Science*, 11(4): 451-460.

608 Pellegroms, B., Van Dongen, S., Van Dyck, H. & Lens, L. (2009). - Larval food stress  
 609 differentially affects flight morphology in male and female speckled woods (*Pararge*  
 610 *aegeria*). *Ecological Entomology*, 34(3): 387-393.

611 Peters, D.P.C., Bestelmeyer, B.T. & Turner, M.G. (2007). - Cross-scale intercalations and  
 612 changing pattern-process relationships: consequences for system dynamics.  
 613 *Ecosystems*, 10: 790-796.

614 Pocewicz, A., Morgan, P. & Eigenbrode, S.D. (2009). - Local and landscape effects on  
 615 butterfly density in northern Idaho grasslands and forests. *Journal of Insect*  
 616 *Conservation*, 13(6): 593-601.

617 Quacchia, A., Ferracini, C., Bonelli, S., E., B. & A., A. (2008). - Can the Geranium Bronze,  
618 Cacyreus marshalli, become a threat for European biodiversity? *Biodiversity and*  
619 *Conservation*, 17(6): 1429-1437.

620 R Development Core Team (2009). - R: A language and environment for statistical  
621 computing. <http://www.R-project.org>. Accessed 20 August 2009

622 Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardt, T. & Thies, C. (2005). - The effects of landscape  
623 complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming.  
624 *Journal of Applied Ecology*, 42(5): 873-882.

625 Rundlöf, M. & Smith, H.G. (2006). - The effect of organic farming on butterfly diversity  
626 depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology*, 43(6): 1121-1127.

627 Ruszczyk, A. & De Araujo, A.M. (1992). - Gradients in butterfly species diversity in an urban  
628 area in Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 46(4): 255-264.

629 Savard, J.P.L., Clergeau, P. & Mennechez, G. (2000). - Biodiversity concepts and urban  
630 ecosystems. *Landscape and Urban Planning*, 48(3-4): 131-142.

631 Thomas, J.A. (2005). - Monitoring change in the abundance and distribution of insects using  
632 butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society*  
633 *- Biological Sciences*, 360(1454): 339-357.

634 Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R.,  
635 Clarke, R.T. & Lawton, J.H. (2004). - Comparative losses of British butterflies, birds,  
636 and plants and the global extinction crisis. *Science* 303 1879-1881.

637 Toms, M.P., Humphreys, L. & Kirkland, P. (2010). - Monitoring butterflies within an  
638 urbanised landscape: the role of garden butterfly populations in a wider context. The  
639 2010 target and beyond for Lepidoptera, 26-28 March 2010. Warren, M. & Dover, J.  
640 Reading, UK: 35.

641 Van Dyck, H., Van Strien, A.J., Maes, D. & Van Swaay, C.A.M. (2009). - Declines in  
642 Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use.  
643 *Conservation Biology*, 23(4): 957-965.

644 Van Swaay, C., Warren, M. & Loïs, G. (2006). - Biotope use and trends of European  
645 butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 10: 189-209.

646 Van Swaay, C.A.M., Nowicki, P., Settele, J. & Van Strien, A.J. (2008). - Butterfly monitoring  
647 in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation*,  
648 17(14): 3455-3469.

649 Van Swaay, C.A.M. & Van Strien, A. (2005). - Using butterfly monitoring data to develop a  
650 European grassland butterfly indicator, pp. 106-108. pp. 128 in: Kuehn, E., Thomas,  
651 J.A., Feldmann, R. & Settele, J. [Eds]. *Studies on the ecology and conservation of*  
652 *Butterflies in Europe. Vol 1: General concepts and case studies*. Pensoft Publishers,  
653 Sofia, Bulgaria.

654 Vergara, P.M. & Armesto, J.J. (2009). - Responses of Chilean forest birds to anthropogenic  
655 habitat fragmentation across spatial scales. *Landscape Ecology*, 24(1): 25-38.

656 Vickery, M.L. (1995). - Gardens: the neglected habitat. pp. 123-134 in: Pullin, A.S. [Ed]  
657 *Ecology and Conservation of Butterflies*. Chapman & Hall, London.

658

659

660

661

# ***Manuscrit III: Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies***

**Benjamin Bergerot <sup>a</sup> , Benoit Fontaine <sup>a</sup> , Mathilde Renard <sup>b</sup> , Antoine Cadi <sup>c</sup>   
and Romain Julliard <sup>a</sup> **

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> Noé Conservation, c/o La Ménagerie du Jardin des Plantes, CP 31, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

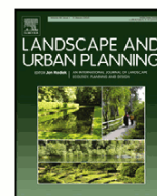
<sup>c</sup> Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, 6 rue de l'Est, 92100 Boulogne Billancourt, France

**Published in Landscape and Urban Planning**

Received: October 9, 2009;

Revised: January 28, 2010;

Accepted: February 22, 2010.



# Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies

Benjamin Bergerot<sup>a,\*</sup>, Benoit Fontaine<sup>a</sup>, Mathilde Renard<sup>b</sup>, Antoine Cadi<sup>c</sup>, Romain Julliard<sup>a</sup>

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> Noé Conservation, c/o La Ménagerie du Jardin des Plantes, CP 31, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

<sup>c</sup> Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, 6 rue de l'Est, 92100 Boulogne Billancourt, France

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 9 October 2009

Received in revised form 28 January 2010

Accepted 22 February 2010

Available online 17 March 2010

### Keywords:

Lepidoptera

Butterfly diet

Proboscis length

Butterfly Feeding Specialization

Urbanization

Participative sciences

## ABSTRACT

We study whether butterfly diet predicts butterfly distribution along an urban gradient. Data come from a large scale participatory scheme involving the general public reporting butterfly abundance in their gardens (more than 6000 gardens), completed by a special survey on the relationship between butterfly species and flower species based on amateur pictures (more than 3500 pictures). Many studies show that urbanization promotes the loss of native plant species and their replacement by non-native species, so in this context we addressed the question of butterfly diet impacts provided by exotic and native plants in urban landscapes and we quantified diet diversity to identify specialist and generalist butterflies. Diet specialists had a longer proboscis and both specialization and proboscis length were positively correlated to preferences for exotic flowers. Nevertheless, diet specialist butterflies tended to avoid urban areas more strongly than diet generalists, while preference for exotic flowers was surprisingly not correlated to preferences for urban life in butterflies. All together this suggests that diet preferences do not play a strong part in determining butterfly distribution along urban gradients but also that diet specialization must be correlated to other life history traits such as dispersal ability or flexibility in habitat selection.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Flower–insect interactions have a long history that dates from the Cretaceous (Nell, 2002). The association between floral traits and pollinator specialization generates a pollination syndrome defined by Fenster et al. (2004) as a suite of floral traits, including rewards, associated with the attraction and utilization of a specific group of animals as pollinators (Waser et al., 1996). On the one hand, plants have developed a lot of devices to attract insects (Kevan and Baker, 1983; Andersson, 2003; Omura and Honda, 2005), including rewards such as nectar (Kevan and Baker, 1983), in order to get their pollen transported from flower to flower. On the other hand many insects depend on flowers being their main resource during the adult part of their life cycle (Corbet, 2000; Fenster et al., 2004; Ramirez, 2004). Insects themselves have developed very different strategies to exploit these resources leading to a continuum between the most specialized species exploiting only one plant species to the most generalist species able to exploit the full range of available flowers (Gomez and Zamora, 1999). Co-evolution between plants and pollinators (Mayfield et al., 2001; Bloch and Erhardt, 2008; Armbruster and Muchhala, 2009) involves

a lot of signals and many traits are used as cues by the pollinators, such as the color of the flower (Weiss, 1997; Reid and Culin, 2002; Li et al., 2008), the scent induced by pollen and nectar composition (Andersson and Dobson, 2003; Mevi-Schutz and Erhardt, 2005; Omura and Honda, 2005), the flower size (Bloch and Erhardt, 2008), the plant size (Dennis, 1992) and the flower pattern (Corbet, 2000). As suggested by Boggs et al. (2003), a combination of these traits is required to elicit naturally observed feeding patterns.

All together, flower dwelling insect form a vast species assemblage interacting with a vast assemblage of plant species (Burghardt et al., 2009). Importantly, these insects provide ecological services to human beings, through the pollination of cultivated flowers which could reach 35% of the worldwide crop volume (Klein et al., 2007). As any other biodiversity components, pollinating insects, their functions and associated services are impacted by human-induced global change. Here, we focused on one aspect of global change, urbanization which is one of the most dramatic land modification representing an extreme case of habitat destruction and fragmentation (Blair and Launer, 1997; McGeoch and Chown, 1997; McFrederick and LeBuhn, 2006), and on one associated perturbation, the introduction of exotic plant species. Such a large variety of ornamental flowers species affects pollinating insects by modifying the available resources (Burghardt et al., 2009). In urban areas, urban parks play a crucial part in providing a wide range of plants allowing the maintenance of pollinator communities (Hermý and Cornelis, 2000; McFrederick and LeBuhn, 2006). Private gardens may also help to support local pollinator assemblages if they offer

\* Corresponding author. Tel.: +33 0140 798 007; fax: +33 0140 793 835.

E-mail addresses: [bergerot@mnhn.fr](mailto:bergerot@mnhn.fr) (B. Bergerot), [fontaine@mnhn.fr](mailto:fontaine@mnhn.fr) (B. Fontaine), [mrenard@noeconservation.org](mailto:mrenard@noeconservation.org) (M. Renard), [a.cadi@fnh.org](mailto:a.cadi@fnh.org) (A. Cadi), [julliard@mnhn.fr](mailto:julliard@mnhn.fr) (R. Julliard).

a rich reward to flower-visiting insects (Comba et al., 1999; Gaston et al., 2005). Although garden structure (Reid and Culin, 2002) and floral diversity (Potts et al., 2003) play an important role in pollinator attractiveness because they include a lot of flowering plants (mainly selected for ornamental criteria), both exotic and native (Burghardt et al., 2009), we do not know how they influence the presence of butterflies in urban areas.

Butterflies represent a non-negligible group of pollinators (Gregory, 1964; Pascarella et al., 2001; Kandori, 2002). The interactions between butterflies and flowers depend primarily on the reward offered by the flowers, i.e. nectar (Alonso Mejia et al., 1997; Rusterholz and Erhardt, 1997) that governs butterfly physiological processes (Baker and Baker, 1975; Moore and Singer, 1987; Hill, 1989; Mevi-Schutz and Erhardt, 2005), and on the match between flowers and butterfly eating structures (Dennis, 1992). More precisely, we studied how diet specificity predicts the distribution of butterflies along an urbanization gradient in France, where private and public gardens represent about one million ha (French Agricultural Ministry data, <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr>). We hypothesized that generalist species may be more present in urban areas than specialists and we quantified how adult butterfly diet specialization and preferences for exotic flowers favor the colonization of urban areas. Eventually we studied ecological correlates associated with these diet characteristics.

The main difficulty for studying the distribution of butterflies in an urban environment is probably the data collection due to access restrictions (particularly, in private gardens). In this context, citizen science schemes offer a valuable tool to overcome this problem. Our study is based on data provided by the French Garden Butterfly Observatory. This scheme is based on butterfly observation data gathered by voluntary observers from the general public in private or public gardens from 2006 to 2008 in approximately 3500 private or public gardens each year. In addition, a special study was proposed in 2008 inviting observers to photograph butterflies feeding on flowers, providing nearly 3500 pictures.

## 2. Methods

### 2.1. Diet butterfly data

Data collection was based on pictures of feeding butterflies taken by volunteers between March and October 2008. Pictures including a butterfly/flower pair were considered only when the butterfly was seen feeding. If two or more butterflies were seen feeding on the same flower, they were considered as many butterfly/flower pairs. The only constraint was that only one picture of a given individual butterfly on a given flower species should be sent; if this individual was seen on another flower species, another picture could be taken and sent.

A total of 3942 pictures were collected all over France. Butterfly species that occurred less than 20 times were excluded from the analysis in order to allow proper estimation of diet specialization. As a result, 33 diurnal butterfly species were selected in this study. This represents 26% of the photographed species but 81% of the pictures. According to Lafranchis (2000), most of these species are widely distributed across France. In one case, two species were lumped in the analyses, due to identification difficulties: the pale clouded yellow (*Colias hyale*) and the berger's clouded yellow (*Colias alfajariensis*). Similarly, plants were identified to the genus level when species identification proved to be impossible on pictures.

### 2.2. Butterfly characteristics

Relationships between butterflies feeding preferences and their life history traits were studied. To achieve this, the butterflies eco-

logical (host plant family and number of host plants referenced in France, Lafranchis, 2000), physical (wingspan; proboscis length, Dennis, 1992), migratory (migratory status as two levels, migratory or no, Lafranchis, 2000) and phylogenetical features (family) were examined in order to explain butterfly diet. Phylogenetical characteristics were taken from Weller et al. (1996), and more specific information was found in Braby et al. (2006) for Pierids and in Martin et al. (2000) for Satyrids. Due to fragmentary information about butterfly phylogeny, branch lengths were not available and therefore all set equal to 1 (Appendix A).

### 2.3. Flower characteristics

Ten flower characteristics which could influence butterfly attractiveness were considered in this study. These were based on morphology: color (with nine classes: blue, green, purple, orange, white, brown, red, yellow and pink), symmetry (axial or radial), flower shape (with five classes: individual, capitulum, bell, lip and other), plant size (in meters with four categories: <0.5, 0.5–1.5, 1.5–3 and  $\geq 3$  m), flower size (diameter in millimeters with four categories: <15, 15–40, 40–100 and  $\geq 100$  mm); resources: nectar quality and pollen quality (with four classes: bad, medium, good and very good, using the beekeeping value defined by Royan et al., 1998); ecology: annual, persistent, other; and phylogeny (family). Even if butterflies were mainly no pollen users, several reasons led us to integrate this plant characteristic in our analysis. Indeed, some of the listed plant families did not produce nectar but butterflies were observed with proboscis extended towards such flowers. Although there is in such case no nectar reward, we could explain this behaviour by various hypotheses such as honeydew production by Homoptera on the flower or stem, but we could also suggest that various cues attracted pollinators such as scent. Indeed, pollen plays a part in pollinator attraction, particularly in the emission of scents (Dötterl et al., 2006; Waelti et al., 2009).

A correlation matrix was calculated to look for possible correlations between flower traits and identify redundant variables (Appendix B). The analysis showed a significant positive correlation between flower shape and flower symmetry and a significant positive correlation between flower shape and plant family. Significant correlations were also found between plant family and seasonal type and plant family and flower symmetry. As a result, seven flower traits were retained to develop the Butterfly Feeding Specialization Index: flower color, flower form, plant size, flower size, seasonal type, pollen quality and nectar quality.

Plants were classified as native or exotic using the French Natural Heritage Inventory website (<http://inpn.mnhn.fr/>). Based on the seven main flower traits selected, differences between native and exotic plant species were analyzed. We compared plant size, flower size, pollen quality and nectar with Mann–Whitney tests. The flower form, flower color and seasonality were analyzed by Chi-squared test.

### 2.4. Butterfly Feeding Specialization Index (BFSI)

A generalist species is a butterfly seen on different flower types with respect to their availability. Conversely, a specialist species visits only a few flower types and neglects the others. We did not have independent data on flower availability such as distribution of flower species in garden. We thus used the full range of pictures taken by amateurs as the range of flowers available to butterflies and compared, for a given flower trait, available flower category to observed flower category effectively visited by the butterfly species.

For each of the seven main flower traits selected, a specialization value was calculated following the method proposed by Julliard et

al. (2006):

$$SV = \frac{\sqrt{\text{Var}(N_{i,c}/N_c)}}{\text{Mean}(N_{i,c}/N_c)}$$

where SV is the specialization value for one flower characteristic,  $N_{i,c}$  represents the number of pictures taken for category  $c$  for the  $i$ th butterfly species and  $N_c$  the total number of picture taken for the category  $c$ . Then, the average of these coefficients was calculated for the seven main flower traits and used as a measure of Butterfly Feeding Specialization Index (BFSI). We only used pictures of native flower species for the calculation of the BFSI, and butterfly species with at least 20 such pictures.

## 2.5. Native Preference Index (NPI)

This index was developed in order to calculate the proportion of native flower species in the diet of butterfly and it is based on plant species. Indeed, by counting the number of pictures where a butterfly is feeding on native plant species and comparing it to the total number of pictures taken for this butterfly, we could quantify the butterfly preferences for native flowers. This index was calculated as follow:

$$NPI = \frac{[NN_i/N_i]}{[NN - NN_i/N - N_i]}$$

where  $NN$  is the total number of pictures of butterflies taken feeding on native plants,  $NN_i$  represents the total number of pictures of the  $i$ th butterfly species taken feeding on native plants,  $N$  the total number of pictures of butterflies taken and  $N_i$  the total number of pictures of the  $i$ th butterfly species taken. Values of this index greater than 1 indicate that species have been more photographed on native than exotic plant species.

## 2.6. Butterfly sensitivity to urbanization

The sensitivity of butterflies to urbanization was estimated using data from the French Garden Butterfly Observatory from 2006 to 2008. Volunteers counted butterflies in their gardens (private or public and recorded environmental variables: geographical localization, garden size, floral composition of the site: with *Buddleja*, *Centaurea* sp. and *Scabiosa* sp., *Valeriana* sp. and *Centranthus* sp., *Geranium* sp. and *Pelargonium* sp., lavenders, crucifers, nettle, bramble, ivy, clovers or aromatic plants, surrounding landscape type and use of pesticides). No constraint on the frequency of observation was imposed, and at the end of each month (March to October), volunteers recorded online the maximum number of individuals of each butterfly species seen simultaneously in the garden during the month. Visit frequency was recorded. Volunteers recorded butterflies from a closed list of 28 common species. These data included species abundance data from 4727 municipalities spread all over France and concerned 21 species out of the 33 selected in the present study. The sensitivity to urbanization could not be calculated for twelve species, as the French Garden Butterfly Observatory lumped these with other similar species (all blue Lycaenids, all white Pierids for instance). These species are *Lycaena phlaeas*, *Lycaena tyrtus*, *Polyommatus icarus*, *Celastrina argiolus*, *Plebejus agestis*, *Issoria lathonia*, *Lasiommata maera*, *Limenitis reducta*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Pieris rapae* and *Ochlodes sylvanus*.

The measure of sensitivity was based on the abundance of butterflies in relation to the percentage of urban area in the municipality of observation, as given by the CORINE Land Cover classification (<http://www.ifen.fr/>). Butterfly abundance was calculated as the ratio between the total number of individuals for each species observed in a municipality between 2006 and 2008 and the number of surveyed months in this municipality. The urban-

ization gradient was strongly skewed towards low urbanization; we thus transformed percentage of urbanization into 8 classes of increasing urbanization level defined to include similar numbers of observations per categories. We calculated the parameter  $\alpha$  of the exponential regression between the mean butterfly species abundance by municipalities classified in eight urbanization classes (<1% of urbanization: 986 municipalities, 1%: 407 municipalities, 2–3%: 688 municipalities, 4–6%: 618 municipalities, 7–10%: 503 municipalities, 11–19%: 528 municipalities, 20–40%: 470 municipalities, >40%: 527 municipalities). The lower the parameter  $\alpha$ ; the higher the species sensitivity to urbanization. A positive slope means that the species reacts positively to urbanization.

Eventually, we analyzed if the sensitivity of butterflies to urbanization was correlated to adult food preferences for exotic flowers (NPI) or to diet specialization (BFSI). We could then give a ruling on the importance of adult food resource to explain the presence of butterflies in urban areas.

## 2.7. Statistical analysis

Correlation tests (Pearson method) were performed to analyze relationships between (1) proboscis length and Butterfly Feeding Specialization Index, (2) proboscis length and Native Preference Index, (3) Native Preference Index and Butterfly Feeding Specialization Index and (4) Butterfly Feeding Specialization Index and sensitivity to urbanization.

Native Preference Index was analyzed with Generalized Linear Models (GLM) using wingspan, proboscis length, number of host plant species, butterfly family, host plant family and migratory status as explanatory variables. GLMs were constructed assuming Normal distribution for the NPI and a stepwise selection procedure allowed to select the best fitted model (based on the Akaike Information Criterion, AIC, Akaike, 1981). The general starting model included the Native Preference Index as a dependent variable with all the butterfly traits cited above and their possible double interactions as explanatory variables. Analyses of variance (ANOVA) of the GLMs were made using a type 3 ANOVA and associated  $P$ -values were calculated. To test for phylogenetical effects, a Generalized Least Square Model (GLS) was used to calculate corrected  $P$ -values which were compared to  $P$ -values obtained by GLM. This method allowed to test if taxonomic links between species played a role in flower selection process (Lachenbruch, 1990). This model, taking into account phylogenetical relationships between butterfly families, used the Native Preference Index as a predictive variable; host plant families, number of host plants, proboscis length and interactions between host plant families and number of host plants as explanatory variables. We assumed a Grafen correlation structure (Grafen, 1989) for the model dependence because branch lengths were not available (and therefore all set to 1).

The same method was used to test if the BFSI influenced species distribution areas along an urban gradient. Butterfly sensitivity to urbanization was used as the dependent variable, Native Preference Index and Butterfly Feeding Specialization Index and their interactions as explanatory variables.

Statistical analyses were performed with R<sup>®</sup> version 2.7.0 (2008-04-22).

## 3. Results

### 3.1. Data collection

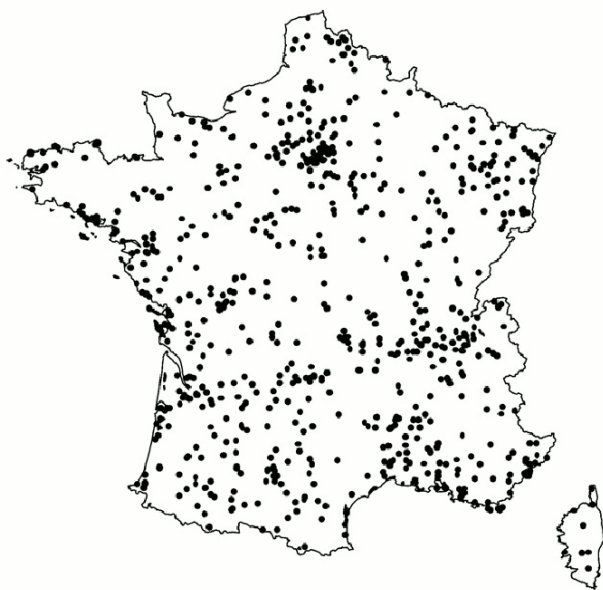
A total of 3492 pictures of butterflies/flowers pairs were selected, including 33 butterfly species belonging to 9 families (Table 1) and 272 plant taxa belonging to 66 families (for more details on the plant species, see Appendix C). 554 municipalities

**Table 1**

Butterfly species list (NPI: Native Preference Index; BFSI: Butterfly Feeding Specialization Index; nc: non-calculated).

| Family         | Scientific name                                                               | Common name                                  | Picture number | NPI  | BFSI |
|----------------|-------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------|------|------|
| Heliconiidae   | <i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)                                       | Silver-washed fritillary                     | 86             | 0.53 | 1.44 |
|                | <i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)                                      | Queen of Spain fritillary                    | 32             | 0.88 | nc   |
| Hesperiidae    | <i>Ochlodes sylvanus</i> (Esper, 1777)                                        | Large skipper                                | 34             | 1.07 | 0.93 |
| Limenitidae    | <i>Limenitis reducta</i> (Staudinger, 1901)                                   | Southern white admiral                       | 23             | 1.13 | nc   |
| Lycaenidae     | <i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)                                       | Small copper                                 | 120            | 1.29 | 0.66 |
|                | <i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)                                           | Sooty copper                                 | 22             | 1.20 | 1.1  |
| Nymphalidae    | <i>Aglaia urticae</i> (Linnaeus, 1758)                                        | Small tortoiseshell                          | 47             | 1.08 | 1.21 |
|                | <i>Araschnia levana</i> (Linnaeus, 1758)                                      | Map butterfly                                | 76             | 1.18 | 0.9  |
|                | <i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)                                            | Peacock butterfly                            | 314            | 0.55 | 1.29 |
|                | <i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)                                     | Comma butterfly                              | 95             | 0.6  | 1.18 |
|                | <i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)                                      | Red admiral                                  | 196            | 0.7  | 1.31 |
|                | <i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)                                        | Painted lady                                 | 87             | 0.64 | 1.35 |
| Papilionidae   | <i>Iphiclidus podalirius</i> (Linnaeus, 1758)                                 | Scarce swallowtail                           | 127            | 0.86 | 1.38 |
|                | <i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)                                       | Swallowtail                                  | 106            | 0.73 | 1.61 |
| Pieridae       | <i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)                                | Orange tip                                   | 40             | 1.67 | 1.47 |
|                | <i>Colias alfacariensis</i> Ribbe, 1905; <i>Colias hyale</i> (Linnaeus, 1758) | Berger's clouded yellow; pale clouded yellow | 26             | 0.7  | nc   |
|                | <i>Colias croceus</i> (Fourcroy, 1785)                                        | Clouded yellow                               | 31             | 0.99 | nc   |
|                | <i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)                                     | Brimstone                                    | 233            | 0.62 | 1.26 |
|                | <i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)                                      | Large white                                  | 139            | 0.73 | 0.91 |
|                | <i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)                                           | Green-veined white                           | 132            | 1.37 | 0.79 |
|                | <i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)                                          | Small white                                  | 206            | 1.34 | 0.83 |
| Polyommataidae | <i>Plebejus agestis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)                        | Brown argus                                  | 35             | 1.42 | 0.88 |
|                | <i>Cacyreus marshalli</i> (Butler, 1898)                                      | Geranium bronze                              | 70             | 1.29 | 0.61 |
|                | <i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)                                   | Holly blue                                   | 38             | 1.06 | 1.09 |
|                | <i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)                                  | Common blue                                  | 146            | 1.55 | 1.03 |
| Satyridae      | <i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)                                      | Great banded grayling                        | 35             | 0.15 | nc   |
|                | <i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)                                 | Small heath                                  | 48             | 1.52 | 1.23 |
|                | <i>Lasiommata maera</i> (Linnaeus, 1758)                                      | Large wall brown                             | 30             | 0.98 | nc   |
|                | <i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)                                     | Wall brown                                   | 66             | 0.87 | 1.74 |
|                | <i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)                                       | Meadow brown                                 | 392            | 1.15 | 1.69 |
|                | <i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)                                   | Marbled white                                | 119            | 1.5  | 1.23 |
|                | <i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)                                       | Speckled wood                                | 74             | 0.99 | 0.72 |
|                | <i>Pyronia tithonus</i> (Linnaeus, 1767)                                      | Gatekeeper                                   | 267            | 1.25 | 0.99 |

were represented all over France (Fig. 1) and more than 85% of the pictures were taken in gardens (public or private). Among the 554 municipalities referenced, 399 private gardens (72%) were followed by French Garden Butterfly Observatory volunteers. Among them, 341 gardens (85%) contained non-native and native nectar sources.

**Fig. 1.** Localization of the 554 French municipalities where pictures were taken.

1853 pictures represented native plant species, i.e. 53% of the total number of pictures.

### 3.2. Flower offer selection and comparisons between native and exotic flower characteristics

Exotic plants species were significantly (Mann–Whitney test,  $P < 0.001$ ) higher than native plant species and their flowers were bigger ( $2.18 \pm 0.25$  m vs.  $0.98 \pm 0.1$  m and  $27.93 \pm 2.39$  mm vs.  $19.26 \pm 0.83$  mm, respectively). The distribution of the pictures among different flower colors and flower patterns was different between exotic and native species (Chi-squared test,  $\chi^2 = 28.83$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 8$ ;  $\chi^2 = 18.93$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 4$ , respectively).

Exotic colors and flower patterns were, respectively mainly white, pink, purple and yellow (respectively 24%, 20%, 15% and 15% of flowers) and mainly individual, capitulum and bell (respectively 31%, 23% and 20% of flowers), whereas native flower colors and patterns were, respectively mainly white, pink and yellow (respectively 23%, 23% and 20% of flowers) and mainly individual, capitulum and lip (respectively 38%, 30% and 20% of flowers).

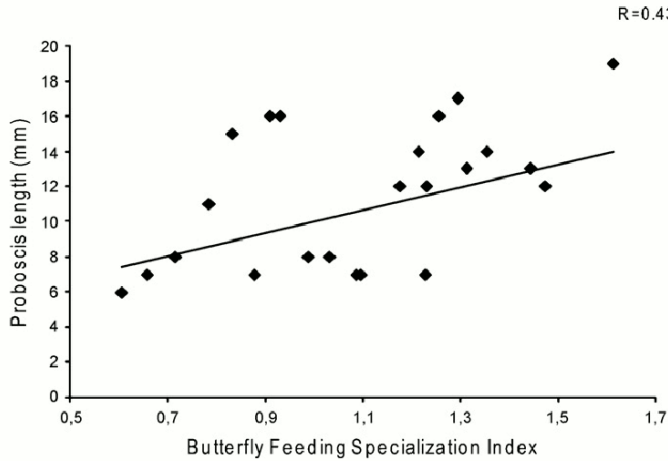
There was no significant difference (Mann–Whitney test) between exotic and native plants for mean pollen quality (respectively  $1.64 \pm 0.17$  and  $1.47 \pm 0.09$ ,  $P = 0.40$ ) and mean nectar quality (respectively  $2.36 \pm 0.17$  and  $2.28 \pm 0.08$ ,  $P = 0.63$ ). The seasonality of the pictures did not differ between native and exotic species (Chi-squared test,  $\chi^2 = 0.1$ ,  $P = 0.66$ ,  $df = 1$ ).

The Buddleja constituted undoubtedly the most attractive plant species in this study with 539 pictures. A total of 28 butterfly species (out of 33) were identified and represented 9 families. By comparison, a total of 24, 23 and 16 butterfly species (with 9 families) were

**Table 2**  
Correlations between the Butterfly Feeding Specialization Index (BFSI) and the butterfly traits.

|                         | Proboscis length | Wingspan | Number of host plant | Host plant family | Butterfly family |
|-------------------------|------------------|----------|----------------------|-------------------|------------------|
| Correlation coefficient | 0.43             | 0.32     | 0.17                 | 0.09              | 0.01             |
| P-value                 | 0.03*            | 0.11     | 0.39                 | 0.66              | 0.97             |

The asterisks show significant Pearson correlations coefficients (\*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ).  
\*  $P < 0.05$ .



**Fig. 2.** Relationship between Butterfly Feeding Specialization Index and proboscis length.

identified, respectively in lavenders, clovers and mints, the three most photographed plant species after Buddleja. The main families identified in Buddleja were Satyridae, Pieridae and Nymphalidae (with 7, 6 and 6 species, respectively). In terms of picture numbers, Nymphalidae represented the main family with 240 pictures (mainly represented by the peacock butterfly with 91 pictures) and Satyridae represented 87 pictures. Even if we listed only two Papilionidae species, the number of pictures was quite similar to Pieridae family (75 vs. 79, respectively).

3.3. Butterfly Feeding Specialization Index (BFSI)

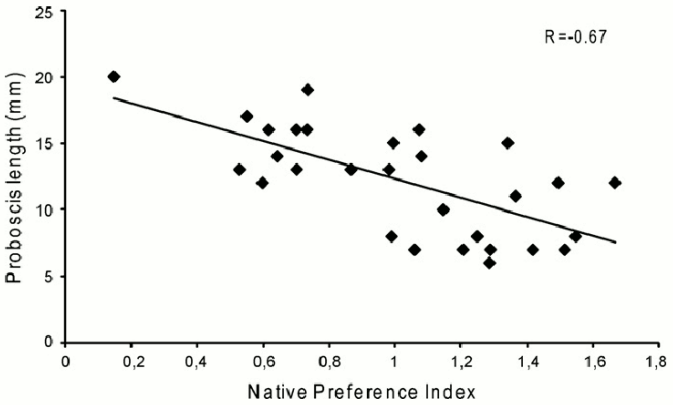
Butterfly Feeding Specialization Index (compiled in Table 1) was only positively correlated with proboscis length (Table 2, Fig. 2).

3.4. Native Preference Index

The final model showed that NPI was significantly negatively related to proboscis length ( $r = -0.67$ ,  $P < 0.001$ , Table 3, Fig. 3). Accounting for phylogenetical relatedness between species did not change this result ( $P = 0.003$ , Table 3). Thus butterflies preferences for native and exotic flowers were clearly related to the length of the proboscis (Fig. 3). Negative relationships between Native Preference Index and Butterfly Feeding Specialization Index indicated that specialist butterflies were more seen on exotic flowers than generalists ( $r = -0.38$ ,  $P = 0.04$  adjusted to proboscis length).

**Table 3**  
Relationships between the Native Preference Index and variables included in the best fitted model using GLM (LR Chisq: Likelihood-ratio Chi square and the associated P-value) and GLS (with the corrected P-value associated) procedures.

|                                   | LR Chisq | P-value   | Corrected P-value |
|-----------------------------------|----------|-----------|-------------------|
| Butterfly family                  | 3.96     | 0.14      |                   |
| Proboscis length                  | 16.41    | <0.001*** | 0.003***          |
| Number of host plants             | 1.18     | 0.28      | 0.29              |
| Host family                       | 1.19     | 0.55      | 0.59              |
| Number of host plants:host family | 8.71     | 0.12      | 0.18              |

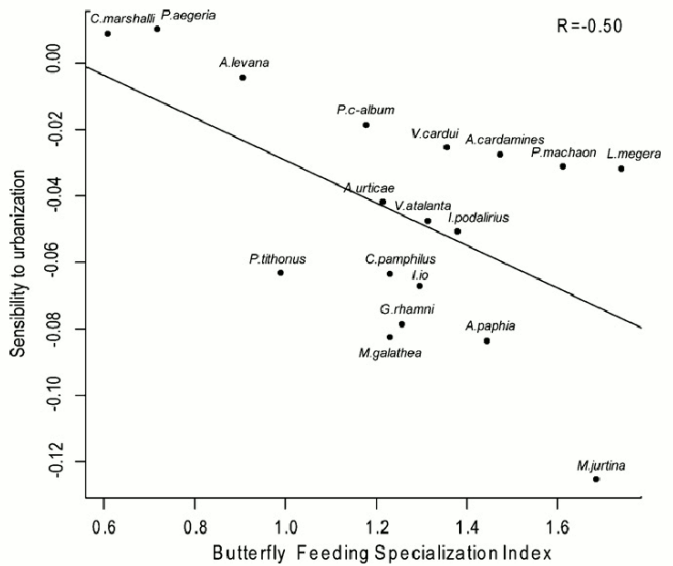


**Fig. 3.** Relationship between Native Preference Index and proboscis length.

3.5. Butterfly sensitivity to urbanization

The selected model explaining butterfly sensitivity to urbanization includes Butterfly Feeding Specialization Index and Native Preference Index as explanatory variables without interactions. The sensitivity to urbanization was significantly positively related to the Butterfly Feeding Specialization Index (LR Chisq = 4.63,  $P = 0.03$ , Fig. 4) and not significantly to the Native Preference Index (LR Chisq = 0.02,  $P = 0.90$ ). While accounting for phylogenetical relatedness, sensitivity to urbanization was still significantly correlated with BFSI ( $P = 0.02$ ) and not significantly with NPI ( $P = 0.94$ ).

Two species, the speckled wood and the Geranium bronze, reacted positively to urbanization. All the other species reacted negatively to urbanization.



**Fig. 4.** Relationship between Butterfly Feeding Specialization Index and the sensitivity to urbanization.

#### 4. Discussion and conclusion

Citizen science is characterized by volunteer involvement. Even if volunteers never detect all the butterflies in a site and species richness is often underestimated (Kery and Plattner, 2007), the bias resulting from volunteer observations is compensated by the amount of data provided by citizen science monitoring schemes. In the “flowers for butterflies” program, we compiled 3492 pictures taken in various habitat types and distributed all over France (554 municipalities). The 33 studied diurnal butterflies could be considered as representative of the common diurnal biodiversity of butterflies found in France because these species belong to nine of the major Rhopalocera butterfly families and are mostly widely distributed in France (Lafranchis, 2000).

The *Buddleja* welcomed a large number of butterflies. Its own characteristics explained this overwhelming attractiveness (Corbet, 2000). However, the composition of butterfly fauna visiting this plant concerned mainly large butterflies such as peacock butterfly, red admiral, painted lady, silver-washed fritillary, scarce swallowtail or painted lady. This fact could be explained by the foraging behaviour of large versus small butterflies (Corbet, 2000). Indeed compared to large butterflies which could forage easily on smallest trees such as *Buddleja*, smallest butterflies such as *Hesperiidae*, *Lycaenidae* and *Polyommata* species forage mainly in the herbaceous stratum.

Each species presents its own morphological features, as that give clues concerning its foraging behaviors (May, 1992; Corbet, 2000; Bloch and Erhardt, 2008). Foraging butterflies are face a wide range of flower types which differ in their structures, colors and suitability (Tiple et al., 2009). Floral geometry (symmetry and shape) also played a part in the visit of plants by pollinators. Indeed, some flowers with deep tubular corollas (such as species of *Penstemon*, *Scrophulariaceae*) are not visited by butterflies with proboscis capable of reaching nectar because there is no place to put the feet and balance to feed (Clinebell and Bernhardt, 1998; Lange et al., 2000). For example, the meadow brown was more attracted by herbaceous stratum plant species with small capitulum and lip flower shapes; white and pink flower colors. On the contrary, the scarce swallowtail was mainly attracted by shrub plants with large bell and lip flower shapes; purple and pink flower colors.

Thus we have developed the Butterfly Feeding Specialization Index which yielding a butterfly species classification along a specialist/generalist gradient with respect to their choice of flowers. Several studies on pollinators like bees reveal morphological differences between specialist and generalist (Harder, 1985) and the same findings exist for butterflies (Tudor et al., 2004; Kunte, 2007). Indeed, butterflies with long proboscis forage on deep flowers (Kunte, 2007; Tiple et al., 2009). Our results showing that specialist butterflies are mostly long proboscis species, while generalist species are mostly short proboscis species are consistent with these studies. Interestingly if a generalist butterfly species is defining as an insect visiting a lot of flowers types for dwelling nectar, the same thinking for flowers could be made. A generalist plant species could be defined if it has a broader spectrum of pollinators than their floral characters might suggest (Bloch and Erhardt, 2008).

Kunte (2007), explained these differences between specialists and generalists by competition arguing that specialist species were less competitive compared to shorter proboscis butterflies due to the higher handling time cost. Thus, for a given flower available to short and long proboscis butterflies, the latter harvest less nectar per unit of time. Indeed, the relationship between butterfly specialization and proboscis length can be interpreted as the narrowing range of flowers from which nectar can be extracted as proboscis length increases (Erhardt, 1995). Even if deeper flowers usually have higher standing nectar crops and provide higher energetic rewards (Harder, 1986), nectar access required specific adapta-

tion in butterflies for exploiting these specific and uncommon plants.

The native preference index showed that specialist butterflies (with long proboscis) were more seen on exotic flowers. Preferences for native or exotic plants were only strongly related to the proboscis length. There was no detectable influence of phylogenetical constraints. Because the length of the butterfly's proboscis is in relation to the depth of the flower corolla (Dennis, 1992; May, 1992; Kunte, 2007), we could expect that exotic flowers are deeper than native flowers. We found that exotic species were taller and had larger flower diameter than native plants. However, we did not have data referring to the corolla depth to validate the assumption that exotic flowers in the dataset were deeper than native species. Other differences between flowers were also identified. It is commonly admitted that color influences butterfly flower choice (Reid and Culin, 2002; Omura and Honda, 2005). Yet the complex mechanisms involved in color perception by insects and more particularly the role of ultra violet perception (Langanger et al., 2000; Mazza et al., 2002; Barta and Horvath, 2004) did not enable us to propose a valuable explanation to the observed differences in butterfly preferences between exotic and native flowers.

Differences in the repartition of exotic and native plant species could be noticed. Compared to more natural landscapes, in urban areas, especially in gardens, exotic flowers represent an important part of the total amount of available nectar for butterflies (Shapiro, 2002). However, even if we did not have data on the relative abundance of native and non-native nectar sources in gardens, 85% of private gardens followed by French Garden Butterfly Observatory volunteers (which represented 72% of the total sites) contained non-native and native nectar sources. These results suggest that in most cases, butterflies have choice between native and non-native nectar sources, and flower/butterfly combination should provide a good indication of the relative abundance of native and non-native nectar sources in gardens. However, in the case of an absence of more-preferred species, butterflies will visit less-preferred species by default. Without biasing our outcomes, care needs to be taken for such kind of studies.

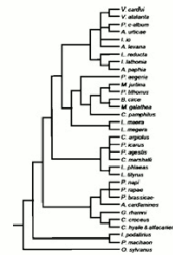
We thus tested the hypothesis concerning the usual pattern of generalist species being commoner than specialist species in urban areas (Blair and Launer, 1997; Niell et al., 2007) and if the available adult food resources in urban areas (exotic or native flowers) could explain such pattern of distribution.

We showed that feeding specialization and not preferences for exotic or native was an important factor influencing the distribution pattern of butterflies along the urbanization gradient. There was no detectable influence of phylogenetical constraints. Our results were consistent with the literature (Dennis, 1992; Tolman and Lewington, 1997; Lafranchis, 2000) and showed that more generalist species (as the *Geranium* bronze, the small copper, the speckled wood or the green-veined white) occurred more in urban habitats compared to specialist butterflies (as the swallowtail or the orange tip). Thus, even if resources for specialist species were present in urban areas, they were probably not able to get there. More precisely, two generalist species reacted positively to urbanization namely the speckled wood and the *Geranium* bronze. Due to the dependence on cultivated *Pelargonium* species as host plants (Sarto i Monteys, 1992), we expected to find a positive response to urbanization for the *Geranium* bronze. For the speckled wood, the observed pattern could result from various factors. This species has several host plant such as the common couch (*Elytrigia repens*), the Cock's foot (*Dactylis glomerata*) or bromes (*Brachypodium* spp.) which are very common in urban areas. Moreover, as explained by Schweiger et al. (2006), specific adaptations could explain its presence in urbanized areas. Indeed, they suggest that some butterfly species such as the speckled wood living in landscapes undergo-

ing massive alterations may form metapopulations in response to anthropogenic habitat fragmentation (Shreeve et al., 2004).

Butterfly feeding specialization may also be correlated to other life history traits that explain the avoidance of urban life for feeding specialists. Urbanization consequences such as habitat fragmentation could constrain butterfly distribution patterns (Smalldridge and Leopold, 1997; Weber et al., 2006; Bock et al., 2007). Landscape connectivity probably plays an important part in butterfly distribution and may interfere with butterfly population dynamics (Rathcke and Jules, 1993). Indeed, Corbet (2000), mentioned that body mass and wing loading affect the load-carrying (limiting distance between fueling stops and so related to the diet) and the cooling rate (limiting the distance between stops for basking or endothermic warming) of butterflies. These findings support that the persistence of common butterflies in urban areas requires connectivity between floral patches (Sutcliffe et al., 2003) including nectar sources (Baguette et al., 2000, 2003; Mennechez et al., 2003). Moreover the presence of host plants for larvae may also have an important influence on the viability of butterfly populations (Janz et al., 2001; Schultz, 2001; Dennis et al., 2004). Indeed, butterflies are highly selective in their choice of larval host plants (Dennis et al., 2004; Öckinger, 2008; Talsma et al., 2008), and Friberg et al. (2008), showed that habitat selection could precede the host plant choice. In many cases, the recognition of larval host plants involves locating the adequate habitat and urbanization could limit the abilities to locate such habitat patches due to numerous obstacles even if the larval host plants is present (Dennis, 1992).

In conclusion, our results allow us to suggest a mechanism to the usually observed pattern of generalist species being commoner than specialist species in urban areas (Blair and Launer, 1997; Niell et al., 2007) by showing that even if specialist butterflies feed on exotic flowers, they are not able to penetrate in urban areas. Butterfly distribution along urbanization gradients are more linked to butterfly feeding specialization than preferences for native or exotic species. Thus, compared to nectar availability provided by exotic or native flowers, butterfly feeding specialization appears as the main factor leading the distribution patterns of butterflies in urban areas. This study shows the importance of knowing the specific relationships between butterfly traits to understand large scale distribution patterns of common species in urbanized areas. However, comparisons with data obtained in wildland settings could be useful to have a complete overview of the functioning of butterfly communities.



**Fig. A.1.**

However, despite the potential negative impacts of urbanization on insect richness (Matteson et al., 2008), urban areas seem to become pollinator reservoirs (McIntyre and Hostetler, 2001; Tommasi et al., 2004), especially when current farming methods harm pollinators such as bees or butterflies in agricultural landscapes (Kearns et al., 1998; Belfrage et al., 2005). But even if some pollinator species like bees are common in urban areas (McIntyre and Hostetler, 2001), the question of urban areas becoming refuges for specialist butterflies, because of a high availability of exotic flowers, has still to be addressed as their sensitivity to urbanization restricts the access to these high quality resources.

## Acknowledgments

We are grateful to Noé Conservation which provided support for the communication about “flowers for butterflies” program. We also thank Giovanna Bergerot for helpful flower identifications and Jean Pierre Moussus for helpful corrections.

## Appendix A.

Phylogenetical tree representing taxonomical relationships between the 33 butterfly species referenced (Fig. A.1).

## Appendix B.

Correlation matrix for the nine flower traits selected. The asterisks show significant Pearson correlation coefficients (\*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ).

[illegible]\*  $P < 0.05$ .

## Appendix C.

## Plant species list and number of pictures ordered by families.

| Plant family    | Picture number | Plant species                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|-----------------|----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Adoxaceae       | 7              | <i>Sambucus nigra</i> , <i>Viburnum odoratissimum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Aizoaceae       | 14             | <i>Delosperma cooperi</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Alliaceae       | 7              | <i>Allium</i> sp., <i>Allium sphaerocephalon</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| Apiaceae        | 29             | <i>Astrantia major</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Heracleum sphondylium</i> , <i>Oenanthe</i> sp., <i>Pastinaca sativa</i> , <i>Smyrniolum perfoliatum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Apocynaceae     | 4              | <i>Nerium oleander</i> , <i>Vinca major</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Araliaceae      | 20             | <i>Hedera helix</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Asclepiadaceae  | 2              | <i>Asclepias syriaca</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Asphodelaceae   | 1              | <i>Aloe lateritia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Asteraceae      | 1185           | <i>Achillea millefolium</i> , <i>Ageratum houstonianum</i> , <i>Anthemis arvensis</i> , <i>Arctanthemum arcticum</i> , <i>Arctium minus</i> , <i>Aster dumosus</i> , <i>Aster novae</i> , <i>Aster</i> sp., <i>Bellis perennis</i> , <i>Bidens tripartita</i> , <i>Buphthalmum salicifolium</i> , <i>Calendula</i> sp., <i>Callistephus chinensis</i> , <i>Carduus</i> sp., <i>Carlina vulgaris</i> , <i>Centaurea cyanus</i> , <i>Centaurea scabiosa</i> , <i>Chrysanthemum</i> sp., <i>Cichorium intybus</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Coreopsis</i> sp., <i>Cosmos</i> sp., <i>Crepis</i> sp., <i>Dahlia</i> sp., <i>Echinacea purpurea</i> , <i>Echinops ritro</i> , <i>Erigeron annuus</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Euryops chrysanthemoides</i> , <i>Gaillardia grandiflora</i> , <i>Galactites elegans</i> , <i>Helianthus annuus</i> , <i>Helianthus tuberosus</i> , <i>Helichrysum</i> sp., <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Hypochaeris radicata</i> , <i>Inula</i> sp., <i>Jacobaea maritima</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Liatris spicata</i> , <i>Ligularia</i> sp., <i>Matricaria recutita</i> , <i>Osteospermum</i> sp., <i>Pulicaria vulgaris</i> , <i>Rudbeckia</i> sp., <i>Santolina chamaecyparissus</i> , <i>Scabiosa colombaria</i> , <i>Senecio cineraria</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Tagetes patula</i> , <i>Tagetes</i> sp., <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Thrinia hirta</i> , <i>Zinnia</i> sp. |
| Balsaminaceae   | 1              | <i>Impatiens walleriana</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Berberidaceae   | 1              | <i>Berberis vulgaris</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Bignoniaceae    | 2              | <i>Campsis radicans</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Boraginaceae    | 30             | <i>Anchusa officinalis</i> , <i>Borago officinalis</i> , <i>Echium vulgare</i> , <i>Heliotropium europaeum</i> , <i>Myosotis</i> sp., <i>Symphytum officinale</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Brassicaceae    | 83             | <i>Alliaria petiolata</i> , <i>Alyssum loiseleurii</i> , <i>Alyssum saxatile</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Armoracia rusticana</i> , <i>Aubrieta deltoidea</i> , <i>Brassica napus</i> , <i>Brassica oleracea</i> , <i>Brassica rapa</i> , <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Eruca sativa</i> , <i>Erysimum officinalis</i> , <i>Hesperis matronalis</i> , <i>Iberis sempervirens</i> , <i>Iberis umbellata</i> , <i>Lunaria annua</i> , <i>Raphanus raphanistrum</i> , <i>Raphanus sativus</i> , <i>Sinapis arvensis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| Campanulaceae   | 10             | <i>Campanula</i> sp., <i>Jasione montana</i> , <i>Lobelia inflata</i> , <i>Phyteuma spicatum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| Caprifoliaceae  | 53             | <i>Abelia</i> sp., <i>Centranthus ruber</i> , <i>Symphoricarpos albus</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Caryophyllaceae | 69             | <i>Agrostemma githago</i> , <i>Dianthus barbatus</i> , <i>Dianthus</i> sp., <i>Saponaria officinalis</i> , <i>Silene coronaria</i> , <i>Silene</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Cleomaceae      | 3              | <i>Cleome speciosa</i> , <i>Cleome viscosa</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| Clusiaceae      | 5              | <i>Hypericum perforatum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Convolvulaceae  | 8              | <i>Calystegia</i> sp., <i>Convolvulus arvensis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Cornaceae       | 2              | <i>Cornus sanguinea</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Crassulaceae    | 97             | <i>Sedum</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| Cucurbitaceae   | 2              | <i>Cucumis melo</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Dipsacaceae     | 25             | <i>Dipsacus fullonum</i> , <i>Knautia arvensis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Elaeagnaceae    | 1              | <i>Elaeagnus angustifolia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Ericaceae       | 21             | <i>Arbutus unedo</i> , <i>Erica cinerea</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Fabaceae        | 195            | <i>Albizia</i> sp., <i>Coronilla vaginalis</i> , <i>Lathyrus odoratus</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Medicago</i> sp., <i>Phaseolus coccineus</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Psoralea bituminosa</i> , <i>Sophora japonica</i> , <i>Trifolium</i> sp., <i>Vicia cracca</i> , <i>Vicia sativa</i> , <i>Wisteria floribunda</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Fumariaceae     | 1              | <i>Fumaria officinalis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Geraniaceae     | 30             | <i>Geranium molle</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Geranium sanguineum</i> , <i>Pelargonium</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |

## Appendix C (Continued)

| Plant family     | Picture number | Plant species                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|------------------|----------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Grossulariaceae  | 3              | <i>Ribes nigrum</i> , <i>Ribes rubrum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Hydrangeaceae    | 16             | <i>Hydrangea</i> sp., <i>Philadelphus coronarius</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Hydrophyllaceae  | 3              | <i>Phacelia tanacetifolia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| Lamiaceae        | 587            | <i>Agastache</i> sp., <i>Ajuga reptans</i> , <i>Calamintha nepeta</i> , <i>Galeopsis angustifolia</i> , <i>Hyssopus officinalis</i> , <i>Lamium album</i> , <i>Lamium prupureum</i> , <i>Lavandula angustifolia</i> , <i>Menta arvensis</i> , <i>Melilotus</i> sp., <i>Melissa officinalis</i> , <i>Monarda didyma</i> , <i>Nepeta cataria</i> , <i>Nepeta</i> sp., <i>Ocimum basilicum</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Perovskia atriplicifolia</i> , <i>Phlomis fruticosa</i> , <i>Physostegia virginiana</i> , <i>Prunella</i> sp., <i>Rosmarinus officinalis</i> , <i>Salvia microphylla</i> , <i>Salvia officinalis</i> , <i>Satureja hortensis</i> , <i>Scutellaria galeculata</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>Thymus serpyllum</i> , <i>Thymus vulgaris</i> , <i>Vitex</i> sp. |
| Liliaceae        | 17             | <i>Allium porrum</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> , <i>Asphodelus</i> sp., <i>Hyacinthoides non-scripta</i> , <i>Muscari neglectum</i> , <i>Narcissus pseudonarcissus</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Loganiaceae      | 539            | <i>Buddleja</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Lythraceae       | 53             | <i>Lythrum salicaria</i> , <i>Syringa vulgaris</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Malvaceae        | 14             | <i>Hibiscus syriacus</i> , <i>Lavatera arborea</i> , <i>Malva sylvestris</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Moraceae         | 1              | <i>Morus nigra</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Nyctaginaceae    | 4              | <i>Bougainvillea glabra</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Oleaceae         | 15             | <i>Jasminum</i> sp., <i>Ligustrum vulgare</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| Onagraceae       | 12             | <i>Clarkia speciosa</i> , <i>Epilobium hirsutum</i> , <i>Epilobium montanum</i> , <i>Fuchsia</i> sp., <i>Gaura</i> sp., <i>Oenothera biennis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Oxalidaceae      | 1              | <i>Oxalis corniculata</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Papaveraceae     | 1              | <i>Eschscholzia californica</i> , <i>Papaver rhoeas</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Phytolaccaceae   | 2              | <i>Phytolacca acinos</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Pittosporaceae   | 2              | <i>Pittosporum tobira</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Plantaginaceae   | 25             | <i>Plantago</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Plumbaginaceae   | 10             | <i>Ceratostigma willmotianum</i> , <i>Limonium vulgare</i> , <i>Plumbago</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Poaceae          | 2              | <i>Elytrigia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Polemoniaceae    | 20             | <i>Phlox</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Polygonaceae     | 2              | <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Polygonum</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Primulaceae      | 5              | <i>Lysimachia punctata</i> , <i>Primula auricula</i> , <i>Primula</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Ranunculaceae    | 21             | <i>Anemone japonica</i> , <i>Clematis vitalba</i> , <i>Delphinium</i> sp., <i>Nigella damascena</i> , <i>Ranunculus</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Rhamnaceae       | 8              | <i>Ceanothus pallidus</i> , <i>Ceanothus</i> sp., <i>Frangula dodonei</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Rosaceae         | 77             | <i>Chaenomeles japonica</i> , <i>Cotoneaster integrifolius</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Kerria japonica</i> , <i>Photinia</i> × <i>fraseri</i> , <i>Physocarpus opulifolius</i> , <i>Potentilla</i> sp., <i>Prunus laurocerasus</i> , <i>Prunus lusitanica</i> , <i>Prunus</i> sp., <i>Pyracantha coccinea</i> , <i>Rosa</i> sp., <i>Rubus fruticosus</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Spiraea vanhouttei</i> , <i>Spiraea japonica</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Rubiaceae        | 3              | <i>Crucianella</i> sp., <i>Galium odoratum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Rutaceae         | 4              | <i>Choisya ternata</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Saxifragaceae    | 5              | <i>Astilbe</i> sp., <i>Deutzia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Scrophulariaceae | 12             | <i>Cymbalaria muralis</i> , <i>Hebe</i> sp., <i>Linaria repens</i> , <i>Linaria vulgaris</i> , <i>Veronica longifolia</i> , <i>Veronica officinalis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Simaroubaceae    | 1              | <i>Ailanthus altissima</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Solanaceae       | 1              | <i>Petunia</i> sp.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Tamaricaceae     | 1              | <i>Tamarix ramosissima</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Tropaeolaceae    | 2              | <i>Tropaeolum majus</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Urticaceae       | 6              | <i>Urtica dioica</i> , <i>Urtica urens</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Valerianaceae    | 39             | <i>Valeriana officinalis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Verbenaceae      | 67             | <i>Caryopteris</i> sp., <i>Clerodendrum</i> sp., <i>Lantana camara</i> , <i>Lantana</i> sp., <i>Lippia canescens</i> , <i>Verbena bonariensis</i> , <i>Verbena officinalis</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Violaceae        | 3              | <i>Viola odorata</i> , <i>Viola tricolor</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |

## References

- Akaike, H., 1981. A new look at the statistical-model identification. *Engineering, Technology and Applied Sciences* 51, 22–122.

- Alonso Mejia, A., Rendon Salinas, E., Montesinos Patino, E., Brower, L.P., 1997. Use of lipid reserves by monarch butterflies overwintering in Mexico: implications for conservation. *Ecol. Appl.* 7 (3), 934–947.
- Andersson, S., 2003. Foraging responses in the butterflies *Inachis io*, *Aglais urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents. *Chemoecology* 13 (1), 1–11.
- Andersson, S., Dobson, H.E.M., 2003. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. *J. Chem. Ecol.* 29 (10), 2303–2318.
- Armbruster, W.S., Muchhala, N., 2009. Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evol. Ecol.* 23 (1), 159–179.
- Baguette, M., Mennechez, G., Petit, S., Schtickzelle, N., 2003. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclissiana eunomia*. *CR Biol.* 326, 200–209.
- Baguette, M., Petit, S., Quéva, F., 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *J. Appl. Ecol.* 37, 100–108.
- Baker, H.G., Baker, L., 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator–plant coevolution. In: Gilbert, L.E., Raven, P.H. (Eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 100–140.
- Barta, A., Horvath, G., 2004. Why is it advantageous for animals to detect celestial polarization in the ultraviolet? Skylight polarization under clouds and canopies is strongest in the UV. *J. Theor. Biol.* 226 (4), 429–437.
- Belfrage, K., Bjorklund, J., Salomonsson, L., 2005. The effects of farm size and organic farming on diversity of birds, pollinators, and plants in a Swedish landscape. *Ambio* 34 (8), 582–588.
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biol. Conserv.* 80, 113–125.
- Bloch, D., Erhardt, A., 2008. Selection toward shorter flowers by butterflies whose proboscises are shorter than floral tubes. *Ecology* 89 (9), 2453–2460.
- Bock, C.E., Bailowitz, R.A., Danforth, D.W., Jones, Z.F., Bock, J.H., 2007. Butterflies and exurban development in southeastern Arizona. *Landsc. Urban Plan.* 80, 34–44.
- Boggs, C.L., Watt, W.B., Ehrlich, P.R., 2003. *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Braby, M.F., Vila, R., Pierce, N.E., 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography (vol. 147, p. 239, 2006). *Zool. J. Linn. Soc.* 147 (3), 417.
- Burghardt, K.T., Tallamy, D.W., Shriver, W.G., 2009. Impact of native plants on bird and butterfly biodiversity in suburban landscapes. *Conserv. Biol.* 23 (1), 219–224.
- Clinebell II, R.R., Bernhardt, P., 1998. The pollination ecology of five species of *Penstemon* (Scrophulariaceae) in the tallgrass prairie. *Ann. Mol. Bot. Gard.* 85 (1), 126–136.
- Comba, L., Corbet, S.A., Hunt, L., Warren, B., 1999. Flowers, nectar and insect visits: evaluating British plant species for pollinator-friendly gardens. *Ann. Bot.* 83 (4), 369–383.
- Corbet, S.A., 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomol. Exp. Appl.* 96 (3), 289–298.
- Dennis, R.L.H., 1992. The ecology of butterflies in Britain. New York.
- Dennis, R.L.H., Hodgson, J.G., Grenyer, R., Shreeve, T.G., Roy, D.B., 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecol. Entomol.* 29, 12–26.
- Dötterl, S., Jürgens, A., Seifert, K., Laube, T., Weißbecker, B., Schütz, S., 2006. Nursery pollination by a moth in *Silene latifolia*: the role of odours in eliciting antennal and behavioural responses. *New Phytol.* 169, 707–718.
- Erhardt, A., 1995. Ecology and conservation of alpine Lepidoptera. In: Pullin, A.S. (Ed.), *Ecology and Conservation of Butterflies*. Chapman & Hall, London, pp. 84–97.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D., 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 375–403.
- Friberg, M., Olofsson, M., Berger, D., Karlsson, B., Wiklund, C., 2008. Habitat choice precedes host plant choice—niche separation in a species pair of a generalist and a specialist butterfly. *Oikos* 117 (9), 1337–1344.
- Gaston, K.J., Smith, R.M., Thompson, K., Warren, P.H., 2005. Urban domestic gardens (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 14, 395–413.
- Gomez, J.M., Zamora, R., 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80 (3), 796–805.
- Grafen, A., 1989. The phylogenetic regression. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 326 (1233), 119–157.
- Gregory, D.P., 1964. Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. *Aliso* 5, 385–419.
- Harder, L.D., 1985. Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees. *Ecology* 66 (1), 198–210.
- Harder, L.D., 1986. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia* 69 (2), 309–315.
- Hermý, M., Cornelis, J., 2000. Towards a monitoring method and a number of multifaceted and hierarchical biodiversity indicators for urban and suburban parks. *Landsc. Urban Plan.* 49, 149–162.
- Hill, C.J., 1989. The effect of adult diet on the biology of butterflies. II. The common crow butterfly, *Euploea core* corinna. *Oecologia* 81 (2), 258–266.
- Janz, N., Nyblom, K., Nylin, S., 2001. Evolutionary dynamics of host-plant specialization: a case study of the tribe Nymphalini. *Evolution* 55 (4), 783–796.
- Julliard, R., Clavel, J., Devicor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237–1244.
- Kandori, I., 2002. Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecol. Res.* 17 (3), 283–294.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29, 83–112.
- Kery, M., Plattner, M., 2007. Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes. *Ecol. Entomol.* 32 (1), 53–61.
- Kevan, P.G., Baker, H.G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28, 407–453.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, et al., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274 (1608), 303–313.
- Kunte, K., 2007. Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies. *Funct. Ecol.* 21 (5), 982–987.
- Lachenbruch, P.A., 1990. Reviewed work(s): transformation and weighting in regression. By Raymond J. Carroll; David Ruppert. *J. Am. Stat. Assoc.* 85 (410), 593–594.
- Lafranchis, T., 2000. Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles (Butterflies of France, Belgium and Luxembourg and their caterpillars). Parthénope (in French).
- Langanger, M., Jokl, S., Musso, M., 2000. UV-reflectance in flowers of *Nymphaea alba* L. and *Nuphar lutea* (L.) Sm. (Nymphaeaceae). *Aquat. Bot.* 67 (1), 13–21.
- Lange, R.R., Scobell, S.A., Scott, P.E., 2000. Hummingbird—syndrome traits, breeding system, and pollinator effectiveness in two synoptic *Penstemon* species. *Int. J. Plant Sci.* 161 (2), 253–263.
- Li, P., Luo, Y., Bernhardt, P., Kou, Y., Perner, H., 2008. Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp. (Halictidae): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture. *Plant Biol.* 10 (2), 220–230.
- Martin, J.F., Gilles, A., Descimon, H., 2000. Molecular phylogeny and evolutionary patterns of the *European satyrids* (Lepidoptera: Satyridae) as revealed by mitochondrial gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 15 (1), 70–82.
- Matteson, K.C., Ascher, J.S., Langellotto, G.A., 2008. Bee richness and abundance in New York city urban gardens. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101 (1), 140–150.
- May, P.G., 1992. Flower selection and the dynamics of lipid reserves in two nectarivorous butterflies. *Ecology* 73 (6), 2181–2191.
- Mayfield, M.M., Waser, N.M., Price, M.V., 2001. Exploring the 'most effective pollinator principle' with complex flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Ann. Bot.* 88 (4), 591–596.
- Mazza, C.A., Izaguirre, M.M., Zavala, J., Scopel, A.L., Ballare, C.L., 2002. Insect perception of ambient ultraviolet-B radiation. *Ecol. Lett.* 5 (6), 722–726.
- McFrederick, Q.S., LeBuhn, G., 2006. Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biol. Conserv.* 129 (3), 372–382.
- McGeoch, M.A., Chown, S.L., 1997. Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodivers. Conserv.* 6, 979–993.
- McIntyre, N.E., Hostetler, M.E., 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic Appl. Ecol.* 2 (3), 209–218.
- Mennechez, G., Schtickzelle, N., Baguette, M., 2003. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landsc. Ecol.* 18, 279–291.
- Mevi-Schutz, J., Erhardt, A., 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link. *Am. Nat.* 165 (4), 411–419.
- Moore, R.A., Singer, M.C., 1987. Effects of maternal age and adult diet on egg weight in the butterfly *Euphydryas editha*. *Ecol. Entomol.* 12 (4), 401–408.
- Nell, A., 2002. The insects: a success of evolution. *Pour la Science* 293, 32–39.
- Niell, R.S., Brussard, P.F., Murphy, D.D., 2007. Butterfly community composition and oak woodland vegetation response to rural residential development. *Landsc. Urban Plan.* 81, 235–245.
- Öckinger, E., 2008. Distribution of burnet moths (*Zygaena* spp.) in relation to larval and adult resources on two spatial scales. *Insect. Conserv. Divers.* 1 (1), 48–54.
- Omura, H., Honda, K., 2005. Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia* 142 (4), 588–596.
- Pascarella, J.B., Waddington, K.D., Neal, P.R., 2001. Non-apoid flower-visiting fauna of everglades National Park, Florida. *Biodivers. Conserv.* 10 (4), 551–566.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84 (10), 2628–2642.
- Ramirez, N., 2004. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant Ecol.* 173 (2), 171–189.
- Rathcke, B.J., Jules, E.S., 1993. Habitat fragmentation and plant pollinator interactions. *Curr. Sci.* 65 (3), 273–277.
- Reid, L.S., Culin, J.D., 2002. Effects of color pattern arrangement and size of color mass on butterfly visitation in *Zinnia elegans*. *J. Entomol. Sci.* 37 (4), 317–328.
- Royan, C., Roth, C., Roth, L., 1998. Des plantes utiles aux abeilles. *Useful Plants for Bees*, Association de Développement de l'Apiculture d'Ile-de-France, 33 pp. (in French).
- Rusterholz, H.P., Erhardt, A., 1997. Preferences for nectar sugars in the peacock butterfly. *Inachis io*. *Ecol. Entomol.* 22 (2), 220–224.
- Sarto i Montys, V., 1992. Spread of Southern African Lycaenid butterfly, *Cacyreus marshalli* Butler, 1898 (Lep: Lycaenidae) in the Balearic Archipelago (Spain) and considerations on its likely introduction to continental Europe. *J. Res. Lepidoptera* 31 (1–2), 24–34.
- Schultz, C.B., 2001. Restoring resources for an endangered butterfly. *J. Appl. Ecol.* 38, 1007–1019.

- Schweiger, O., Dormann, C.F., Bailey, D., Frenzel, M., 2006. Occurrence pattern of *Pararge aegeria* (Lepidoptera: Nymphalidae) with respect to local habitat suitability, climate and landscape structure. *Landsc. Ecol.* 21 (7), 989–1001.
- Shapiro, A.M., 2002. The Californian urban butterfly fauna is dependent on alien plants. *Divers. Distrib.* 8, 31–40.
- Shreeve, T.G., Dennis, R.L.H., Van Dyck, H., 2004. Resources, habitats and metapopulations—whither reality? *Oikos* 106 (2), 404–408.
- Smallidge, P.J., Leopold, D.J., 1997. Vegetation management for the maintenance and conservation of butterfly habitats in temperate human-dominated landscapes. *Landsc. Urban Plan.* 38, 259–280.
- Sutcliffe, O.L., Bakkestuen, V., Fry, G., Stabdetorp, O.E., 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landsc. Urban Plan.* 63, 15–31.
- Talsma, J.H.R., Torri, K., van Nouhuys, S., 2008. Host plant use by the Heath fritillary butterfly, *Melitaea athalia*: plant habitat, species and chemistry. *Arthropod–Plant Interact.* 2 (2), 63–75.
- Tiple, A.D., Khurad, A.M., Dennis, R.L.H., 2009. Adult butterfly feeding-nectar flower associations: constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology. *J. Nat. Hist.* 43, 13–14.
- Tolman, T., Lewington, R., 1997. *Butterflies of Britain and Europe*. Harper Collins Ltd., London.
- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H.A., Winston, M.L., 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. *Can. Entomol.* 136 (6), 851–869.
- Tudor, O., Dennis, R.L.H., Greatorex-Davies, J.N., Sparks, T.H., 2004. Flower preferences of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. *Biol. Conserv.* 119, 397–403.
- Waelti, M.O., Page, P.A., Widmer, A., Schiestl, F.P., 2009. How to be an attractive male: floral dimorphism and attractiveness to pollinators in a dioecious plant. *BMC Evol. Biol.* 9, 190–197.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J., 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77 (4), 1043–1060.
- Weber, T., Sloan, A., Wolf, J., 2006. Maryland's green infrastructure assessment: development of a comprehensive approach to land conservation. *Landsc. Urban Plan.* 77, 94–110.
- Weiss, M.R., 1997. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. *Anim. Behav.* 53, 1043–1052.
- Weller, S.J., Pashley, D.P., Martin, J.A., 1996. Reassessment of butterfly family relationships using independent genes and morphology. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89 (2), 184–192.

***Manuscrit IV: Metacommunity dynamics: Decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient.***

**Benjamin Bergerot <sup>a</sup>✉, Romain Julliard <sup>a</sup>✉ and Michel Baguette <sup>b, c</sup>✉**

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179, Mécanismes Adaptatifs: des Organismes aux Communautés, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France

<sup>c</sup> CNRS, USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, 09200 Moulis, France.

**Accepted in PLoS ONE**

Received: March 22, 2010;

Revised: May 28, 2010;

Accepted: June 07, 2010.

# Metacommunity Dynamics: Decline of Functional Relationship along a Habitat Fragmentation Gradient

Benjamin Bergerot<sup>1\*</sup>, Romain Julliard<sup>1</sup>, Michel Baguette<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204 CERSP, Paris, France, <sup>2</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179 MAOAC, Brunoy, France, <sup>3</sup> CNRS, USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, Moulis, France

## Abstract

**Background:** The metacommunity framework is crucial to the study of functional relations along environmental gradients. Changes in resource grain associated with increasing habitat fragmentation should generate uncoupled responses of interacting species with contrasted dispersal abilities.

**Methodology/Principal Findings:** Here we tested whether the intensity of parasitism was modified by increasing habitat fragmentation in the well known predator-prey system linking the parasitoid *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae) to its main host *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). We collected information on herbivorous abundance and parasitism rate along an urbanization gradient from the periphery to the centre of Paris. We showed that butterfly densities were not influenced by habitat fragmentation, whereas parasitism rate sharply decreased along this gradient.

**Conclusions/Significance:** Our results provide novel insights into the mechanisms underlying the persistence of species in highly fragmented areas. They suggest that differential dispersal abilities could alter functional relationships between prey and predator, notably by a lack of natural predators.

**Citation:** Bergerot B, Julliard R, Baguette M (2010) Metacommunity Dynamics: Decline of Functional Relationship along a Habitat Fragmentation Gradient. PLoS ONE 5(6): e11294. doi:10.1371/journal.pone.0011294

**Editor:** Andrew Wilby, University of Lancaster, United Kingdom

**Received:** March 22, 2010; **Accepted:** June 7, 2010; **Published:** June 30, 2010

**Copyright:** © 2010 Bergerot et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** The different field work projects of the authors were supported by the French National Museum of Natural History, the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), a grant from the ANR (ANR blanc DIAME Dispersal and Metapopulation, 2008-2011) and the SCALE project (Securing the Conservation of biodiversity across Administrative Levels and spatial, temporal and Ecological Scales).

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

\* E-mail: bergerot@mnhn.fr

## Introduction

Populations of a species interact through two kinds of networks, firstly in food webs of co-occurring species within local communities (e.g. [1]), secondly as spatially structured local populations linked by dispersal of conspecific individuals within metapopulations (e.g. [2]). The metacommunity framework has cross-fertilized these two networks, a metacommunity being defined as a set of local communities that are linked by the dispersal of multiple interacting species [3]. Indeed, at a local scale, food webs are necessarily assembled by colonization and depleted by extinction [4]. Both colonization and extinction are influenced by spatial processes, as well as by the web of interactions defined by the local food web. In such a context, the federative nature of the metacommunity framework has the potential to illuminate research questions in the field of either communities and food webs or metapopulations from an innovative viewpoint. Here we use the metacommunity framework to get new insights in a crucial conservation topic, the persistence of functional relationships in prey/parasitoid systems across fragmented landscapes [5].

Fragmentation of natural habitats by human activities is usually considered as one of the major threats to biodiversity, by increasing the extinction rates of local populations (e.g. [6–8]). Landscape spatial structure, i.e. the spatial relationships among habitat patches and the matrix in which they are embedded, is of

central importance in understanding the effects of fragmentation on population dynamics (e.g. [9]). Habitat fragmentation directly impacts landscape spatial structure by decreasing the total area of suitable habitats, which in turn alters habitat connectivity by increasing the distance between always smaller and more isolated patches [6,10].

However, many studies report confounding patterns in the response to habitat fragmentation that corresponds to deviations from the expected positive species-area relationship predicting higher extinction probabilities with decreasing fragment area to various responses which deviate from this expected relationship [11]. This particular pattern has been explained by either the irruption of matrix-dwelling species in small fragments and/or the supplementation of fragment-dwelling species by matrix located resources [11]. An alternative explanation would be the alteration of functional relationships between interacting species due to their differential sensitivity to the fragmentation process. Indeed, some species are systematically disadvantaged in small or isolated habitats, so both the community structure and the species interactions with their environment will change [12].

Parasitoids are organized in clear communities where the potential number of interactions is temporally and spatially limited [13]. Such simple food webs are thus excellent models to understand how trophic relationships drive metacommunity structure and dynamics. In this study, we expect that two interacting species with contrasted dispersal abilities will show

uncoupled spatial dynamics along a habitat fragmentation gradient, which in turn will affect their functional relationships [14].

To test this hypothesis, we designed an experiment using a simple tri-trophic system involving a plant (potted cabbages) –an herbivore (the butterfly *Pieris brassicae*)–and a predator (the parasitoid wasp *Cotesia glomerata*). We selected a couple herbivorous/parasitoid pair with contrasted dispersal abilities: maximal dispersal distance of several kilometers for the butterfly [15] vs. several hundred of meters for the wasp [16]. Traps containing caterpillars and their host plant were disposed at even intervals from the periphery to the center of the city of Paris, i.e. along a growing gradient of fragmentation of butterfly habitats (based on the presence of larval food plants). Parasitoids were free to penetrate into the traps, whereas caterpillars were unable to leave them. We investigated how the parasitism rates inside the traps were related to their position along the fragmentation gradient. As urbanization increases landscape fragmentation [10], here we used the urbanization gradient as a proxy of fragmentation. We also investigated the density of free flying adult *P. brassicae* along the same gradient.

## Materials and Methods

### Ethics Statement

All animal work had been conducted according to relevant national and international guidelines. Butterflies were reared at the National Museum of Natural History in Brunoy (France) under controlled conditions. We developed a harmless and specifically experimental protocol to trap parasitoids. All individuals were released after experiment. Observational and field studies were made in private properties.

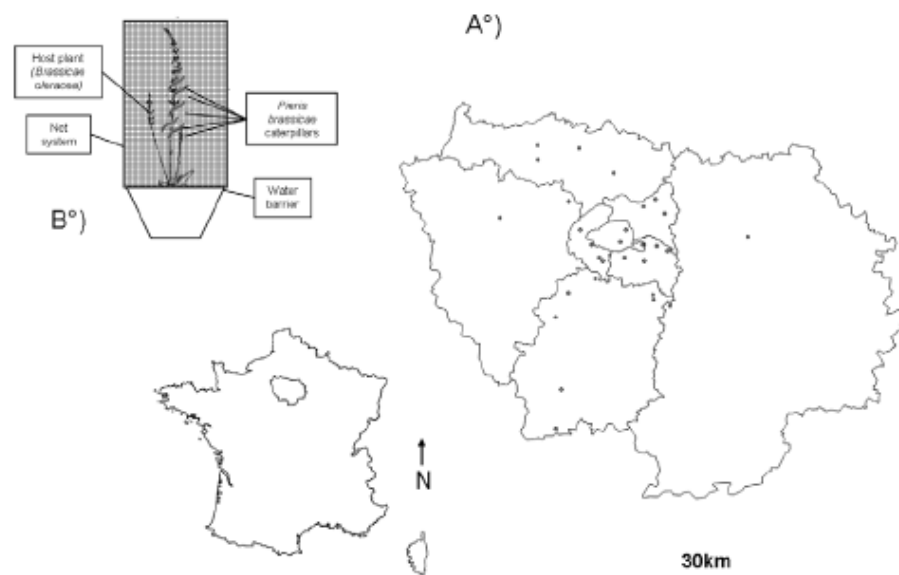
### Parasitism rates

*Cotesia glomerata* is a gregarious larval endoparasitoid of *Pieris brassicae* [17,18]. Parasitoid data were obtained by trapping *Cotesia glomerata* using an original experimental protocol. Traps were

placed at 30 sites arranged along a fragmentation gradient in the Île-de-France region that encompasses the city of Paris (Fig. 1A). They were placed in gardens with a surface at least equal to 10 m<sup>2</sup> and where at least 20 crucifers were initially present (among them, we found species such as *Alliaria petiolata*, *Brassica oleracea*, *Brassica rapa*, *Sinapis arvensis*, *Sinapis alba*, *Brassica nigra*, *Erysimum cheiri*, *Cardamine* spp., *Arabis hirsuta*). These host plants were very common and widely represented in the Île-de-France region [19]. Indeed, the presence of potential host plants is crucial in parasitoid habitat selection as wasps use host plant odours to locate caterpillars [20]. The patch must be wide enough and contain butterfly host plants in order to attract parasitoids. Indeed, scents are emitted during plant attacks by caterpillars and these particular scents play an important part in host location by adult parasitoids wasps [21]. The access to private gardens was possible with the help of the French Butterfly Garden Observatory volunteers. They allowed us to choose 30 sites among hundred and selected the most appropriated.

Each trap contained a potted host plant (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*, Zenker), 5–7 first instar *Pieris brassicae* caterpillars, a water barrier preventing caterpillar's escape. The trap was surrounded by a net allowing parasitism but not predation for example by birds (Fig. 1B). At least two traps were placed in each site each year but traps were placed only in 5 sites in 2008 due to coordination issues and in 30 sites in 2009. Thus, data from two years was lumped in the analyses. Traps were placed in sites at the beginning of august 2008 (from 8<sup>th</sup> August to the end of experiment) and 2009 (from 1<sup>st</sup> August to the end of experiment). This period was chosen because it matches the summer *Cotesia glomerata* emergence peak (Bergerot B., unpublished results).

*Pieris brassicae* caterpillars were reared in a laboratory and were arranged at their first stage in the trap. Larvae of *Pieris brassicae* were obtained in the laboratory by placing adult butterflies coming from the Île-de-France region in an oviposition cage (80×80×80 cm) with cabbage leaves (*Brassica oleracea* L.) under incandescent light to maintain a 14L: 10D photoregime. A sugar water solution (1:10 flower honey, 9: 10 water) in Eppendorf tube



**Figure 1. Map and location of the experimental trap.** 1.A. Map of the Île-de-France region and locations of the study plots and B. Experimental trap used in the study.

doi:10.1371/journal.pone.0011294.g001

was provided as a carbohydrate and water source. To produce synchronized batches of young larvae, oviposition plants were changed every 2 days. Eggs on plants were held in a growth chamber at 23°C and 50% r.h. until larval hatch and fed for 1 day. Larvae were then used in the experiment.

Parasitism data were collected by daily observations from the installation of the trap to the end of the experiment (approximately 20 days). The end of the experiment was defined: (1) if parasitoid cocoons appeared, (2) if caterpillars died and (3) if caterpillars pupated. The parasitism rate was calculated as the number of parasitized caterpillars divided by the number of caterpillars that survived until cocoons may appeared, and the parasitoid virulence on pre-imaginal stage was the number of emerging parasitoid cocoons of *Cotesia glomerata*, both counted at the end of the experiment.

### Density of free flying butterflies

The instantaneous density of adult *Pieris brassicae* was estimated along the fragmentation gradient by counting the number of butterflies in each study plot during 10 minutes, once a week, simultaneously, during periods with a wind speed less than 5 on the Beaufort scale, air temperature  $\geq 17^{\circ}\text{C}$  and sunshine  $\geq 75\%$ . Only 25 (over 30) sites were taken into account to estimate butterfly density (number of individuals/m<sup>2</sup>) due to the possibility of butterfly overestimation in small gardens. *Pieris brassicae* is known to reproduce throughout the study area although it was not possible to assess reproduction in all study plot.

### Landscape fragmentation

Data were collected throughout the highly urbanized Île-de-France region (Fig. 1A), which shows strong structuring contrast at the landscape level. We extracted three main classes of ground covers from a GIS of the Soil Occupation Model classification database [22]: artificial urban cover (including 54 habitat classes such as buildings, parking or roads), open urban cover (including 14 habitat classes such as gardens) and rural cover (including 15 habitat classes like forest and crop fields). Only the two last categories provide suitable resources for the reproduction of the butterfly. To estimate the level of fragmentation, we defined a 1 km radius around each site, in which we calculated the proportion of each of three ground cover classes. This 1 km range was chosen because *Pieris* butterflies can escape from their predator, *Cotesia glomerata*, by colonising new habitats at distances of at least 1 km [23]. We then looked for possible correlations between the ground cover categories. We found a significant (negative) correlation between artificial urban and rural areas  $R = -0.67$ ,  $df = 28$ ,  $p < 0.001$ . Accordingly, we used only open urban areas and artificial urban areas in subsequent analyses (both variables were statistically not correlated). These two variables were considered as representative for the habitat fragmentation gradient. We also calculated the proportion of urban areas in concentric rings (0–250 m, 250–500 m, 500–1000 m, 1000–2000 m, 2000–3500 m and 3500–5000 m) in order to examine the impact of the level of urbanization at more than one spatial scale. We then looked urbanization thresholds by looking for correlations between each urbanization level at each radius.

### Statistical analyses

Generalized Linear Models (GLMs) were used to test if parasitism was related to ground cover and to adult butterfly density. We modeled the proportion of parasitized caterpillars using GLM (pooling traps for a site) with the surface of open urban areas, the surface of artificial urban areas, the density of free flying butterflies and their interactions as explanatory variables and

assuming a binomial error. We used a stepwise selection procedure to select the best fitted model based on the Akaike Information Criterion, AIC [24]. The selection process was based on both backward/forward stepwise regression search, which involves starting with all candidate variables and testing for statistical significance one by one. Analyses of variance (ANOVA) of the GLMs were made using a type 3 ANOVA and associated P-values were calculated. The contribution for each independent variable in the best model fitted was calculated by applying the hierarchical partitioning algorithm [25]. Parasitoid virulence was analysed by a one-way analysis of variance (ANOVA) with site as a covariate. Habitat effects on butterfly densities were investigated using GLMs assuming a Poisson distribution for the counts an using the two ground cover variables and their interactions as explanatory variables. All statistical analyses were performed with R2.7.0©.

### Results

The best model explaining the parasitism rate included artificial urban areas and *Pieris brassicae* density without any interaction (Table 1). The parasitism rate was significantly negatively related both to the artificial urban area ( $LR \text{ Chisq} = 123.34$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 2) and to *P. brassicae* density ( $LR \text{ Chisq} = 6.88$ ,  $p = 0.01$ ). Artificial urban area explained 96.19% of the total variance in the model while *Pieris brassicae* density explained the remaining 3.81%. The parasitoid virulence (mean number of parasitoid cocoons per caterpillar =  $21.36 \pm 2.20$ ) did neither significantly differ among sites ( $F_{23, 149} = 0.71$ ,  $p = 0.83$ ) nor according to artificial urban area ( $F_{1, 22} = 0.63$ ,  $p = 0.44$ ). The stepwise selection procedure showed that none of the two ground cover variables was significantly related to *P. brassicae* densities ( $df = 1$ , open urban areas,  $LR \text{ Chisq} = 0.20$ ,  $p = 0.65$ ; artificial urban areas,  $LR \text{ Chisq} = 0.36$ ,  $p = 0.55$ , Fig. 2).

All proportions of artificial urban areas calculated at different spatial scales were strongly correlated (Table 2). Accordingly, we did not detect any threshold in the urbanization gradient.

### Discussion

We analyzed the parasitism rate of *Cotesia glomerata* on *Pieris brassicae* caterpillars and the density of adult butterflies along a gradient of increasing habitat fragmentation from the periphery to the centre of Paris. The parasitism rate linearly decreased with increased artificial urban areas around the study plots, the proportion of parasitized caterpillars falling from 90% to 0% when the proportion of urban areas increased from 10% to 90%. By contrast, the parasitoid virulence (the number of parasitoid cocoons per parasitized caterpillar) remained constant all along the fragmentation gradient, which suggests no alteration in the parasitoid efficiency. The density of adult butterflies was not affected by the fragmentation gradient, although the parasitism rate decreased with increasing butterfly densities.

A real measure of parasitoid virulence would be the number of cocoons per caterpillar per parasitoid. However, *Cotesia glomerata* deposit 15–35 eggs by caterpillar [26]. With a mean number of around 21 parasitoid cocoons per caterpillar, our results suggested that only one female layed per caterpillar. A higher density per host caterpillar would have various costs such as small body size and high mortality [27], suggesting that *Cotesia glomerata* females avoid laying in previously parasited host. Accordingly, we are confident that female virulence was unaffected by the fragmentation gradient.

As mentioned in the literature (e.g. [28]) and not surprisingly, *Cotesia glomerata*, which occurs at the third trophic-level of the community, was more sensible to habitat fragmentation than *Pieris*

**Table 1.** Models tested using the GLM procedure and the associated Akaike Information Criterion (AIC) obtained by backward stepwise selection procedure.

| Model tested in GLM procedure                                                                                                        | AIC    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Parasitism ~ Artificial urban cover * Open urban cover + Pieris density * Artificial urban cover + Pieris density * Open urban cover | 115,8  |
| Parasitism ~ Artificial urban cover * Open urban cover + Pieris density * Open urban cover                                           | 113,8  |
| Parasitism ~ Artificial urban cover * Open urban cover + Pieris density                                                              | 111,9  |
| Parasitism ~ Artificial urban cover + Open urban cover + Pieris density                                                              | 110,09 |
| Parasitism ~ Artificial urban cover + Pieris density                                                                                 | 108,4  |

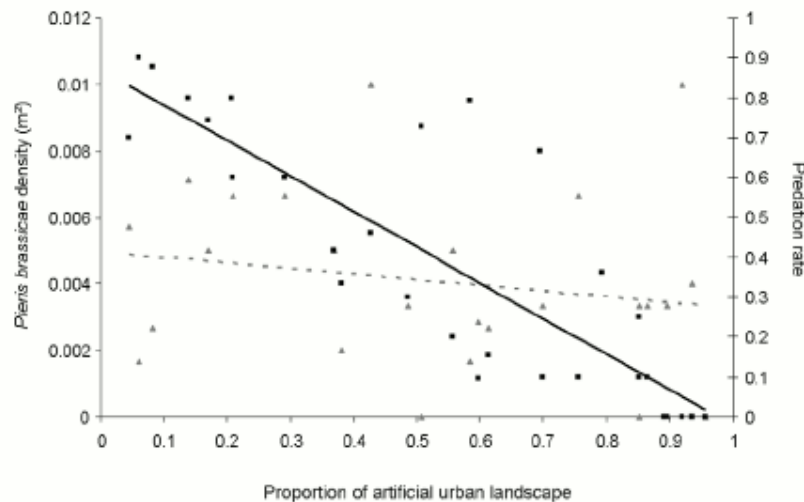
doi:10.1371/journal.pone.0011294.t001

*brassicæ*. Indeed, abundance and diversity of parasitoids were often more strongly affected by habitat fragmentation than the abundance and diversity of herbivorous hosts, even at the scale of few hundred meters [29]. More generally, parasitoids were more sensitive to urbanization than their hosts [12,30,31] and the absence of higher trophic levels can affect the population dynamics of lower levels and even the stability of the trophic system as a whole [32].

Recent plant-insect community studies showed that interactions between species were influenced either by factors in the local patch or by factors from the surroundings [33]. Parasitoids were notably affected by the average isolation of their habitats and the diversity of these habitats in the surroundings [34]. In our study, as the proportions of urban areas were strongly correlated at different spatial scales, the surrounding context of population dynamics did not differ. However, such analysis is crucial because it allows identifying the spatial scale that has the largest influence on population dynamics [35]. Indeed, for some interacting species, the surrounding contexts of population dynamics were found to differ because the dynamics of some species depend on processes acting on small scales of their surroundings, whereas others species react processes acting at larger parts. Accordingly, landscape fragmentation does not affect all species in a similar way with notable consequences on food web interactions [12].

Concerning butterfly sensitivity to fragmentation, previous studies had similarly reported that the incidence and the density of some butterfly species (including *Pieris brassicæ*) were not affected by a habitat fragmentation in urbanized areas [36]. Three main hypotheses could explain this pattern. Firstly, the putative increase of butterfly larval food plants in highly urbanized areas is worth considering [12,36], but not supported by specific field data in this study. In our case, in suburban landscapes, *Pieris brassicæ* was regularly observed on cabbage species (such as *Brassica oleracea* L.) and many cultivar and cruciferous weeds were well represented each study site includes at least 20 cruciferous plants (spontaneous in 90% of the cases). Secondly, source-sink functioning should also be considered. Populations in urbanized and fragmented landscapes could be permanently reinforced by individuals coming from the periphery. However, adults of *P. brassicæ* reared from eggs laid in urbanized areas have significantly higher mobility performances than those coming from rural landscapes and these differences seem to have a genetic basis (S. Ducatez, unpubl. results).

Interacting species may also differ substantially in their dispersal rates and ranges. Thus, they all experience a different spatial structure of the habitat in the same landscape [37]. As the distribution of a given plant species can be viewed as a single large



**Figure 2. Uncoupled responses of butterfly density and parasitism rate to urbanization.** Relationship between the proportion of artificial urban landscape and A. *Pieris brassicæ* density (number of individuals/m<sup>2</sup>) and B. the parasitism rate. Black squares figure the relation between parasitism rate and proportion of artificial urban landscape and full black and bold line represents linear regression these two variables ( $R = -0.85$ ). Pale grey triangles figure the relation between the proportion of artificial urban landscape and *Pieris brassicæ* density and dotted grey line represents linear regression these two variables ( $R = -0.18$ ).

doi:10.1371/journal.pone.0011294.g002

**Table 2.** Correlations between the percentages of artificial urban areas calculated in concentric rings at various landscape scales (in meters).

|             | 0–250 m | 250–500 m | 500–1000 m | 1000–2000 m | 2000–3500 m | 35000–5000 m |
|-------------|---------|-----------|------------|-------------|-------------|--------------|
| 0–250 m     | 1       | 0.57**    | 0.63***    | 0.47**      | 0.42*       | 0.43*        |
| 250–500 m   |         | 1         | 0.9***     | 0.81***     | 0.7***      | 0.72***      |
| 500–1000 m  |         |           | 1          | 0.85***     | 0.8***      | 0.79***      |
| 1000–2000 m |         |           |            | 1           | 0.9***      | 0.9***       |
| 2000–3500 m |         |           |            |             | 1           | 0.97***      |
| 3500–5000 m |         |           |            |             |             | 1            |

The asterisks show significant Pearson correlations coefficients (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ ).

doi:10.1371/journal.pone.0011294.t002

patchily distributed population if dispersal is frequent [14]. This plant may feed a herbivore that forms a classic metapopulation made up of local populations with relatively independent dynamics; and this herbivore may in turn have several functionally important predators and parasites, each with their own relationship to the spatial structure of the host populations with which they interact. While the spatial distribution of habitats will play some role in any species interaction, it is especially significant in those situations where both the relative dispersal rates and distances of interacting species differ greatly.

Our results show that the third-trophic level species represented by *Cotesia glomerata* has indeed a smaller distribution range than the lower trophic level species [29], represented by *Pieris brassicae* and their host plants. Several studies have suggested also that fragmentation could differentially affect insects in different guilds and trophic levels, potentially disrupting metacommunity functioning [38,39]. In general, higher levels of habitat fragmentation lead to increased herbivore incidence, partly because parasitoids can only colonize patches already occupied by their hosts [28] and also probably because they do not disperse as well as their host. Modest degrees of isolation of suitable patches within a metapopulation can contribute to the stability of the system because this offers to herbivores the opportunity to escape temporally from parasitoids by continuously colonizing new habitat patches. However, large scale fragmentation and the resulting isolation of the patches, can lead to the destabilization of multi-trophic systems, and hence of metacommunity functioning because parasitoids will be absent in many isolated patches [32]. Yet, few studies have mentioned so far that the relaxation of the parasitism rate with increasing habitat fragmentation that we document here.

This process could contribute to the persistence of prey species in highly fragmented landscapes. The most parsimonious explanation of this difference is the contrasted dispersal abilities of the parasitoid and the prey (several kilometers for the butterfly [15] vs. several hundred of meters for the parasitoid [16]). Given this huge difference, we expect that the grain size of the landscape, i.e. the spatial scale at which the parasitoid and the prey will be able to react to spatial heterogeneity [40] will differ from at least two orders of magnitude. In other words, functional distances between local populations of a *Cotesia* metapopulation will be at least hundred times lower than those of a *Pieris* metapopulation, which will induce a completely uncoupled response of the parasitoid and the prey to the fragmentation gradient. Given that in agricultural landscapes, populations are frequently able to persist under parasitism rates of 60–80% [15,17], we investigated how the parasitism rate was relaxed according to habitat fragmentation. When habitat patches are surrounded by at least

30% of urban structures within a 1 km radius (Fig. 2), the parasitism rate fell under 60%.

In this study, lower trophic levels represented by host plants and butterflies were present in all sites. Thus, we could easily suggest parasitoids were less present in urban areas due to their low dispersal abilities. However, we cannot rule out other synergistic effects that could have reinforced the uncoupled spatial dynamics of the parasitoid and its host caused by unequal dispersal abilities. Herbivory induces the emission of plant volatiles that have an important part in host location by adult parasitoid wasps (e.g. [21]). Yet, volatile emissions by plants vary with fluctuating abiotic parameters such as barometric pressure, humidity and light conditions [41]. Thus we could suppose that landscape structure and pollution (air pollution [42], or light for example [43] might affect plant volatile detection by parasitoids seeking for their hosts.

There is one methodological caveat to our study design. Samples were mainly restricted only to one year (2009). Only five sites were sampled in 2008 and were lumped with 2009 data. Thus, the question of reproducibility across years remains open. In 2008 and 2009, local and landscape structures was not modified in our study sites. Thus, at a smaller scale, we expected (and checked) that parasitism rate did not show significant difference between the five sites in 2008 and 2009 (Chi-square test,  $\chi^2 = 3.05$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.55$ ). However, if no trend modification was apparent in this study, we could expect differences and hence significant variation of interactions between species across year if perturbation occurred across year at local scale (site) and more globally at the landscape scale [44].

To conclude, we expect that such alteration of functional relationships by differences in dispersal ability between species will have strong consequences on the functioning of metacommunities. Many metacommunity studies focus on the spatial variation of incidence and density of species belonging to the same taxonomic group but neglect trophic interactions. Our results suggest that these trophic interactions might be among the key factors in such spatial pattern variability.

## Acknowledgments

We particularly thank volunteers of the French Garden Butterfly Observatory for their participation to the study, Audrey Coulon for the caterpillars rearing and Jean-Pierre Moussus for kind improvements of the English language. Finally, Virginie M. Stevens and Simon Ducatez provided helpful comments and shared unpublished results.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: BB MB. Performed the experiments: BB. Analyzed the data: BB. Contributed reagents/materials/analysis tools: BB RJ MB. Wrote the paper: BB.

## References

- Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) Community food webs: Data and theory. *Biomathematics* (Berlin) 20: 1–308.
- Hanski I (1999) *Metapopulation dynamics*. Oxford University Press, UK. 328 p.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*. The University of Chicago Press, Chicago. 513 p.
- Lockwood JL, Powell RD, Nott MP, Pimm SL (1997) Assembling ecological communities in time and space. *Oikos* 80: 549–553.
- Holt RD (2002) Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecol Res* 17: 261–273.
- Fahrig L (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J Wildl Manage* 61: 603–610.
- Wilcove DS, Rothstein D, Duheoue J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607–615.
- Hill JK, Hughes CL, Dytham C, Searle JB (2006) Genetic diversity in butterflies: interactive effects of habitat fragmentation and climate-driven range expansion. *Biol Lett* 2: 152–154.
- Fahrig L, Merriam G (1994) Conservation of fragmented populations. *Conserv Biol* 8: 50–59.
- Marzluff JM, Ewing K (2001) Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: A general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restor Ecol* 9: 280–292.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81: 117–142.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol Res* 17: 229–239.
- Askew RR, Shaw MR (1986) Parasitoid communities: their size, structure and development. *Insect Parasitoids*, Academic Press, London: 225–264.
- Van Nouhuys S, Hanski I (2002) Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *J Anim Ecol* 71: 639–650.
- Feltwell J (1982) Large white butterfly: the biology, biochemistry, and physiology of *Pieris brassicae*. RW junk publishers. 564 p.
- Wanner H, Gu H, Dorn S (2006) Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiol Entomol* 31: 127–133.
- Geervliet JBF, Verdel MSW, Snellen H, Schaub J, Dicke M, et al. (2000) Coexistence and niche segregation by field populations of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *Cotesia rubecula* in the Netherlands: predicting field performance from laboratory data. *Oecologia* 124: 55–63.
- Moss JE (1933) The natural control of the cabbage caterpillars, *Pieris* spp. *J Anim Ecol* 2: 210–231.
- Muratet A, Machon N, Jiguet F, Moret J, Porcher E (2007) The role of urban structures in the distribution of wasteland flora in the greater Paris area, France. *Ecosystems* 10: 661–671.
- Vos M, Hemerik L, Vet LEM (1998) Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *J Anim Ecol* 67: 774–783.
- Poelman EH, Oduor AMO, Broekgaarden C, Hordijk CA, Jansen JJ, et al. (2009) Field parasitism rates of caterpillars on *Brassica oleracea* plants are reliably predicted by differential attraction of *Cotesia* parasitoids. *Funct Ecol* 23: 951–962.
- ECOMOS (2003) Ecological Soil Occupation Mode. Available: <http://www.iau-idf.fr/file-de-france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html> via the Internet. Accessed 23 Jan 2010.
- Ohsaki N, Sato Y (1990) Avoidance mechanisms of three *Pieris* butterfly species against the parasitoid wasp *Apanteles glomeratus*. *Ecol Entomol* 15: 169–176.
- Akaike H (1981) A new look at the statistical-model identification. *Current Contents/Engineering Technology & Applied Sciences*. pp 22–22.
- Chevan A, Sutherland M (1991) Hierarchical partitioning. *Am Stat* 45: 90–96.
- Brodeur J, Vet LEM (1994) Usurpation of host behaviour by a parasitic wasp. *Anim Behav* 48: 187–192.
- Tanaka S, Ohsaki N (2006) Behavioral manipulation of host caterpillars by the primary parasitoid wasp *Cotesia glomerata* (L.) to construct defensive webs against hyperparasitism. *Ecol Res* 21: 570–577.
- Van Nouhuys S (2005) Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoologici Fennici* 42: 433–447.
- Elzinga JA, Van Nouhuys S, van Leeuwen DJ, Biere A (2007) Distribution and colonisation ability of three parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape. *Basic Appl Ecol* 8: 75–88.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol Appl* 12: 354–363.
- Rand TA, Tscharntke T (2007) Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos* 116: 1353–1362.
- Esch S, Klinkhamer PGL, van der Meijden E (2005) Do distances among host patches and host density affect the distribution of a specialist parasitoid? *Oecologia* 146: 218–226.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol Lett* 8: 857–874.
- Kruess A (2003) Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* 23: 283–290.
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18–25.
- Hardy PB, Dennis RLIH (1999) The impact of urban development on butterflies within a city region. *Biodivers Conserv* 8: 1261–1279.
- Roland J, Taylor PD (1997) Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* 386: 710–713.
- Zabel J, Tscharntke T (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116.
- Kruess A, Tscharntke T (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581–1584.
- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecol* 22: 1117–1129.
- Takahayashi J, Dicke M, Posthumus MA (1994) Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *J Chem Ecol* 20: 1329–1354.
- Kozlov MV, Lvovsky AL, Mikkola K (1996) Abundance of day-flying Lepidoptera along an air pollution gradient in the northern boreal forest zone. *Entomol Fenn* 7: 137–144.
- Kolligs D (2000) Ecological effects of artificial light sources on nocturnally active insects, in particular on butterflies (Lepidoptera). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Supplement* 28: 1–136.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol Lett* 8: 857–874.

**Manuscrit V: *When fragmentation limits dispersal propensity: a case study on the speckled wood *Pararge aegeria****

**Benjamin Bergerot <sup>a</sup> , Virginie M. Stevens <sup>b</sup> , Romain Julliard <sup>a</sup> , Thomas Merckx <sup>c</sup> , Hans Van Dyck <sup>d</sup>  and Michel Baguette <sup>b, e</sup> **

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179, Mécanismes Adaptatifs: des Organismes aux Communautés, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France

<sup>c</sup> University of Oxford, The Recanati-Kaplan Centre, Abingdon Road, Tubney, Abingdon, OX13 5QL, United Kingdom.

<sup>d</sup> Biodiversity Research Centre, Université catholique de Louvain (UCL), Croix du Sud 4, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgium.

<sup>e</sup> CNRS, USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, 09200 Moulis, France.

**Manuscript *In Prep.***

**When fragmentation limits dispersal propensity: a case study on the  
speckled wood *Pararge aegeria*.**

**Benjamin Bergerot <sup>1</sup>, Virginie M. Stevens <sup>2</sup>, Romain Julliard <sup>1</sup>, Thomas Merckx <sup>3</sup>, Hans  
Van Dyck <sup>4</sup>, Michel Baguette <sup>2,5</sup>**

<sup>1</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204 CERSP, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France.

<sup>2</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179 MAOAC, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

<sup>3</sup> University of Oxford, The Recanati-Kaplan Centre, Abingdon Road, Tubney, Abingdon,  
OX13 5QL, United Kingdom.

<sup>4</sup> Biodiversity Research Centre, Université catholique de Louvain (UCL), Croix du Sud 4, B-  
1348 Louvain-la-Neuve, Belgium.

<sup>5</sup> CNRS, USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, 09200 Moulis, France.

E-mails:

bergerot@mnhn.fr, stevens@mnhn.fr, julliard@mnhn.fr, thomas.merckx@zoo.ox.ac.uk,  
hans.vandyck@uclouvain.be, baguette@mnhn.fr

**Correspondance to:** Benjamin Bergerot, Tel + 33 1 40 79 80 07, Fax + 33 1 40 79 38 35,  
bergerot@mnhn.fr

## Abstract

Fragmentation induced by global changes and more particularly human land use threaten fauna and flora. Empirical studies on fragmentation impacts show that individuals tend to have higher dispersal abilities in fragmented landscapes than those in continuous landscapes. Indeed, dispersal is a key process to maintain metapopulation functioning in fragmented landscapes. According to this theoretical framework, we expect that dispersal range of individual increases with fragmentation.

We tested this hypothesis by studying the movements of *Pararge aegeria*, a sedentary butterfly, in a highly fragmented landscape induced by urbanization. By calculating the dispersal kernel fitted to a negative exponential function, comparing this dispersal kernel with other landscape types and analysing butterflies dispersal distances, we show that alternatively to the expected results and, dispersal distances for both sexes were very low even if, unsurprisingly, differences between males and females exist. Based on landscape impact theories, we discuss this unexpected result assuming that dispersal behaviour was modified by extreme habitat fragmentation and notably by the patch permeability and the costs associated with crossing these boundaries. Even if such a reduction in dispersal propensity (and not ability) seemed to allow the persistence of sedentary species in highly fragmented landscapes, it could alter the metapopulation functioning by increasing extinction processes.

Keywords: dispersal, fragmentation, urbanization, Lepidoptera, edge effect

## Introduction

Dispersal is one of the most important features in ecology, population biology and evolution (Clobert *et al.* 2001). It determines the probability that an individual will move and as a consequence be exposed to different opportunities and risks. Indeed, different locations in a landscape are associated with different costs and benefits and the movement of an individual determines (and is determined) by the combination of costs and benefits it encounters (Driezen *et al.* 2007). However, landscapes change over time as a consequence of natural processes, such as succession, disturbance or human land use. Thus, dispersal probability is a consequence of the intersection between the dispersal distances made by individuals in a population and the distribution of such distances among suitable habitat patches in the landscape.

In this context, habitat fragmentation has received particular attention due to its potential effects on the probability that dispersal is able to link isolated components of a metapopulation (Ricketts 2001; Mennechez *et al.* 2003; Schtickzelle *et al.* 2006). In such way, dispersal has mainly two consequences on population dynamics at the population and metapopulation level: population regulation via density dependent emigration and large scale persistence of metapopulations because of the establishment of new populations by emigrants (Hanski 1999). These consequences are particularly strong in small and isolated populations because emigration may substantially increase the risk of local extinction when immigration may reduce it.

In fragmented habitats, to counterbalance the risk of local extinction, individuals are generally more mobile than in sites where resources are collocated (Schtickzelle *et al.* 2006; Merckx and Van Dyck 2007; Bonte *et al.* 2010). For butterflies, the impact of fragmentation varies according to their dispersal abilities, good dispersers being less affected (Sneep *et al.* 2006). For sedentary species, fragmentation could represent a high threat for the

metapopulation functioning. But some sedentary species such as the speckled wood *Pararge aegeria*, which is expanding across Europe (Hill *et al.* 2001; Hill *et al.* 2002), occupies natural and semi natural habitats experiencing massive alteration as a result of changes in anthropogenic land use (Bergerot *et al.* 2010) and so is well represented in fragmented habitats (Shreeve 1984; Chardon *et al.* 2003; Schweiger *et al.* 2006). The presence of such sedentary species in fragmented landscapes was notably explained by showing that in such habitats butterflies were better able to orient towards habitat at a greater distance than those living in continuous woodland landscapes. This was notably due to butterfly abilities which were able to orientate towards forested habitat from twice as far as butterflies from a continuous landscape (Merckx and Van Dyck 2007).

Based on speckled wood data sampled in a high fragmented landscape, we tested the hypothesis of higher dispersal abilities in fragmented landscapes. Firstly we studied the dispersal kernel for males and females in fragmented urbanized landscapes. We compared this pattern with three other landscape situations using data coming from Merckx *et al.* 2003 and Merckx and Van Dyck 2007. Then we analyzed both landscape and species specific variables to explain our observed pattern. Finally, we discuss the impacts induced by highly fragmented landscapes on metapopulation functioning in sedentary species.

## **Material and Methods**

### *Study area and environmental variables*

We collected data in an urban park, the Parc du Sausset, France (48°57'41.68"N, 2°30'35.28"E). This 250 ha park was included in a dense urban matrix, surrounded by motorways. The study area consists in a set of eight woodland fragments (from 496 to 9625 square meters) surrounded by landscapes including lawns and meadows (from 0.28 to 1.94

hectares) in the northern part of the park (Figure 1). Woodland patches comprised a mixture of oak, pine and beech species (*Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* and *Carpinus betulus*). According to CORINE 2002 land cover classification habitats were mapped into the standardized CLC nomenclature in 44 classes.

#Figure 1#

We compared our data with speckled wood data obtained by Mark-Release-Recapture experiments in 2000 in two other landscape types situated within Flanders (Belgium). These three landscapes represented two kinds of situations: one represented landscapes dominated by deciduous oak woodland (Meerdaalwoud) and two were localized in fragmented agricultural landscapes (Rillaar and Boshhoek). For further details, see Merckx *et al.* 2003 and Merckx and Van Dyck 2007.

#### *Mark-Release-Recapture data and explanatory variables*

We collected Mark-Release-Recapture data during 67 surveys (from 13 May to 2 October 2009) in 8 woodland patches. Surveys were conducted only under specific weather conditions (wind speed less than 5 on the Beaufort scale, air temperature at least 17°C and at least 75% sunshine). As Merckx and Van Dyck 2005, during each survey, we checked the whole area in each sampling sites for males and females, and regularly changes the trajectory. We captured butterflies using a hand net and marked them individually at the first capture with unique numbers on the ventral side of the left hindwing with fine, non-toxic, permanent markers (Staedler Lumocolor 313, Staedler, Nürnberg, Germany). On first capture, butterflies were released at the site of capture. For each capture and recapture events, we recorded time, exact position (GPS point), sex, mark number and butterfly age (with four classes, age 1: butterfly newly emerged, age 2: slightly damaged butterfly, damages represent less than five percents of the total wing areas, age 3: damaged butterfly, damages represent less than fifty percents of

the total wing area, age 4: largely damaged butterfly, damages represent more than fifty percent of the total wing area).

In each landscape situation (fragmented urban landscape: Parc du sausset, fragmented landscapes: Rillaar/Boshoek and deciduous oak woodland landscape: Meerdaalwoud), we described the dispersal kernel as the inverse cumulative proportion of individuals moving certain distances for males and females. This dispersal kernel can be fitted to a negative exponential function (SAS®, proc NLIN,  $p < 0.001$ ):  $P(D) = e^{-\alpha D}$  where the probability to move to a given distance  $P(D)$  is dependent on the distance ( $D$ ) and the constant  $\alpha$  (Stevens *et al.* 2010). Metapopulation dynamics of butterflies are highly sensitive to the value of  $\alpha$  in negative exponential dispersal kernels (Stevens *et al.* 2010). Large values of  $\alpha$  correspond to a low probability of moving long distances.

As local abundance in patches might lead to density dependent dispersal kernels (Kuussaari *et al.* 1996; Merckx and Van Dyck 2005; Baguette and Schtickzelle 2006), a value of abundance ( $A_i$ ) was also taken into account and calculated in urban fragmented landscapes for each woodland patch and each successive session as follows:

$$A_i = \frac{(Mt_1 + 1) \times (Ct_2 + 1)}{(Mt_2 + 1)}$$

where  $Mt_1$  represents the number of marked individual at the session 1,  $Ct_2$  represents the number of recaptured individuals at the session 2 (which were captured and marked at the session 1) and  $Mt_2$  the number of new marked individual at session 2.

#### *Statistical analysis*

To test if our sampling design in urban fragmented landscape (with 67 sessions) allowed us to detect all the butterflies, we estimated the probability of detecting speckled wood individuals according to the model presented by MacKenzie *et al.* 2002 using PRESENCE v2.2 developed by Jim Hines of the U.S. Geological Survey (<http://www.mbr->

pwr.usgs.gov/software/presence.html). These models allow the calculation of detection probabilities lower than 1. Indeed, the non detection of an individual does not mean that this species was absent of the sampled site if its detection probability was lower than 1. In nature, few species are detectable enough to be seen at each sample session if present.

We also tested if dispersal patterns observed in urban fragmented landscapes were influenced by habitat availability. To do this, we calculated the proportion of available woodland habitat in concentric rings at different distances for each capture event (Figure 2). We thus compared the proportions of available woodland habitat up to a radius of 50m and the proportion of butterflies recaptured according to their dispersal distances weighted by ring area and transformed to vary between 0 and 1. We chose 50 meters as a radius limit because it corresponds to the speckled wood detection range of woodland habitats (Merckx and Van Dyck 2007).

#### #Figure 2#

Daily distances were analyzed with General Linear Models (GLMs) using sex, butterfly age, distance of the nearest forest, area of the nearest forest, area of the departure site and abundance of individuals in the departure patch as explanatory variables. GLMs were constructed assuming normal distributions for the daily distances and a backward selection procedure allowed to select the best fitting model (based on the Akaike Information Criterion, Akaike 1981). The general starting model included the daily distances as a dependent variable with all the explanatory variables mentioned above and their possible double interactions. Analyses of variance (ANOVA) of the GLMs were made using a type 3 ANOVA and associated *P*-values were calculated.

## Results

A total of 852 individuals were captured and marked, among them 241 females and 611 males were recorded. 350 males and 69 females were recaptured. Recapture events represented a total of 974 distances between two (re)capture-recapture points, more precisely 838 for males and 136 for females. Recapture events varied from 0 to 1453 meters and 0 to 1618 meters for males and females respectively.

Estimation of detection probabilities in woodland patches (Figure 3) showed that our sampling design with 67 sessions was quite sufficient to detect individuals in our eight woodland habitat patches with a detection probability close to 1. To have a detection probability for males higher than 95%, three sessions were sufficient whereas females need at least 6 sessions.

### #Figure 3#

The exponential negative distributions of distances in urban fragmented landscapes (Parc du Sausset) for males and females showed contrasted and significant values of  $\alpha$  ( $46.18 \pm 2.50$  and  $26.26 \pm 2.51$  respectively, all  $p < 0.001$ ). Thus males had a lower probability than females of moving long distances. The average distance moved by individuals was 21.65m for males and 38.10m for females. The butterfly recapture proportion at a specific distance showed that distances covered by individuals were not influenced by the average amount of habitat availability (Figure 4). In the case of mark released experiments made in landscapes dominated by deciduous oak woodland (Meerdaalwoud), the exponential negative distributions of distances for males was  $14.61 \pm 0.77$ , whereas in fragmented, agricultural landscape (Rillaar) and small fragmented landscape (Boshoek),  $\alpha$  for males were respectively  $17.90 \pm 1.26$  and  $16.63 \pm 1.31$ .

### #Figure 4#

In urban fragmented landscape (Parc du Sausset), mean daily distances flown by males and females were respectively 30.61m (with a 95% interval confidence of 7.26m) and 47.04m (with a 95% interval confidence of 23.20m). The final GLM selected showed that these daily distances were significantly negatively related to distance to the nearest forest (LR Chisq= 4.76,  $p=0.03$ ). Daily distances were also significantly related to sex (LR Chisq= 8.41,  $p=0.003$ ). In addition, daily distances were significantly negatively related to the area of the departure site but only for males (LR Chisq = 4.98,  $p=0.02$ ).

## Discussion

The speckled wood *Pararge aegeria* L. is a flying heliotherm butterfly that uses flight for almost all activities like mate location, foraging, host plant searching or oviposition (Berwaerts and Van Dyck 2004). Here we found that speckled woods showed an amazing dispersal pattern in fragmented urban landscapes compared to our hypothesis and to the results obtained in fragmented agricultural and more continuous woodland landscapes. We showed that dispersal range of speckled woods in fragmented urban areas presented a very low  $\alpha$  value whereas we expected the opposite due to the high fragmentation level of the landscape. We found that daily distances made by butterflies were related to distances to the nearest woodland patch and differed also between sexes. In addition, daily distances flown by males were related to the area of woodland capture site whereas no effect was noticed for females. We also checked that habitat availability and our sampling design did not bias these results, on the one hand by constraining dispersal movements and on the second hand by leading to under sampling males or females on the study sites.

Our results showed that distances to the nearest woodland habitat patch were negatively related to speckled wood movements. This expected result was related to the fact that speckled woods were able to orient toward forested habitats within a range of distances

lying between 25 and 200 meters (Merckx and Van Dyck 2007). If movements were at least partly visually cued (Merckx and Van Dyck 2005; Bergman and Wiklund 2009), several other traits may add to visual detection capacity such as olfactory cues (Merckx and Van Dyck 2007). However, in urban areas, olfactory detection abilities may be reduced due to perturbations such as air pollution (Kozlov *et al.* 1996) affecting woodland patch detection and thus movements between patches.

In the speckled wood butterfly, movements differed between sexes (Merckx and Van Dyck 2006). More precisely, we showed that males were more able to stay in large woodland patches than in smaller. Indeed, male speckled woods are woodland butterflies known to adopt territories in large sunspots on the forest floor (Wickman and Wiklund 1983). Two strategies are used for mating, males actively search for females with a patrolling behaviour or wait for them at a particular places with a perching behaviour (Van Dyck and Matthysen 1998; Merckx and Van Dyck 2005; Bergman and Wiklund 2009). These two territorial strategies could generate high local abundances in woodland patches which might lead to density dependent dispersal demonstrated for other butterfly species (Kuussaari *et al.* 1996; Mennechez *et al.* 2004). However, in our study, no evidence for a relationship between local patch abundance and movements appeared. Our results only suggest that in large woodland areas, males show lower dispersal movements. Two reasons may explain such a pattern: (1) it might be a consequence of decreasing patch boundaries with increasing patch area or (2) males adopt perching behaviours more successfully in large woodland patches. We could not neglect that these results may also be linked to the carrying capacity of woodland patches (Kuussaari *et al.* 1996) and be influenced by higher woodland patch quality (Schweiger *et al.* 2006).

Compared to males, as in other butterfly species (Kuussaari *et al.* 1996), females had a higher probability of moving long distances, probably looking for mates or to distribute their

eggs over a large area (Shreeve 1986; Leimar *et al.* 2003). Moreover, many observations of single individuals crossing open fields in Britain revealed that only females were crossing boundaries between habitat patches (Baker 1984). In this study, no variables related to the departure site, nor functional landscape features were found to influence female movements. The higher probability to move compared with males may be due to their behaviour. Indeed, female movements were mainly driven by mating and mediated by costs of searching males including energy expenditure, time lost and enhanced predation risk (Gotthard *et al.* 1999).

However, even if females were more able to move than males, the high  $\alpha$  value showed that average distances moved by individuals (for both males and females) were small. Indeed, compared to 31 others species referenced in Stevens *et al.* 2010 and values obtained in fragmented agricultural landscapes (Rillaar/Boshoek) or deciduous oak woodland landscape (Meerdaalwoud), the parameter scaling the exponential negative distribution of dispersal distances showed highest values. Compared to the maximum value of 24.3 (*Hesperia comma*, Hill *et al.* 1996), females speckled woods butterflies had  $\alpha$  value quite similar ( $26.26 \pm 2.51$ ) whereas males had  $\alpha$  values of  $46.18 \pm 2.50$ . Only *Plebejus argus* in the UK showed a higher  $\alpha$  value (126.6, Thomas and Hanski 1997) due to specificities relating to populations located on islands of British landscapes with extreme pressure.

Thus our general dispersal pattern showed that both males and females presented lower dispersal abilities in urban fragmented landscapes contrary to our expectations and results found in fragmented agricultural landscapes. Indeed, our results were not in accordance with theoretical basis which suggest that fragmentation could lead selection for higher dispersal probably induced by phenotypic plasticity in butterflies flight morphology and so local adaptation associated to landscape (Kemp *et al.* 2006; Merckx and Van Dyck 2006). Merckx and Van Dyck 2006 showed that females with emerged in fragmented agricultural landscape allocated more mass to flight muscles than females developed in

continuous woodland landscapes suggesting the role of fragmentation in selection in favour of dispersers. Our amazing dispersal pattern could be explained by Merckx *et al.* 2003 results which demonstrated that speckled woods support the prediction of the "behaviour at boundaries" hypothesis rather than the prediction of the "resource distribution" hypothesis, particularly for females from different landscape origin. Authors judiciously mentioned that behaviour at boundaries was related to dispersal propensity and not necessarily to dispersal abilities. Such hypothesis considers that behavioural responses at habitat boundaries depend on landscape type. In highly fragmented landscape, behaviour at boundaries occurred frequently and butterflies could have lower levels of mobility as they experienced hard habitat boundaries more frequently with a higher crossing cost (Thomas 2000; Merckx *et al.* 2003). Such hypothesis was supported by predictions of the effect of patch area on emigration rate according to fragmentation (Schtickzelle and Baguette 2003). Indeed, butterflies were more likely to leave small patches than large ones in fragmented landscapes. Such a pattern where the majority of individuals remained within the larger patches is a characteristic of local population within a metapopulation system (Hill *et al.* 1996). These results are in accordance with our pattern showing that in urban fragmented landscapes males tend to make shorter dispersal movements, particularly in large favourable habitat patches. Thus we can hypothesize that in our study, butterfly behaviour is modified by habitat fragmentation determined by the level of boundary permeability (Stamps *et al.* 1987) and the costs associated with boundary crossing (Gotthard *et al.* 1999; Schtickzelle and Baguette 2003).

To conclude, species such as the speckled wood which live in landscapes subject to massive alteration may form metapopulations in response to anthropogenic habitat fragmentation (Shreeve *et al.* 2004). Metapopulations are regarded as spatially structured populations consisting of distinct subpopulations that are separated by inhabitable space and connected by dispersal. In theory, their persistence at larger scales depends on a compensation

of local extinction by recolonization, but in a certain landscape conditions, dispersal is a function of the landscape context (Hanski and Gilpin 1997). Even if the importance of high quality landscape conditions at local scales can allow (at least partly) the persistence of a common species like the speckled wood (Schweiger *et al.* 2006), our results also suggest that other factors such as strong boundary effects can limit dispersal between patches (Thomas 2000; Merckx *et al.* 2003). Consequences induced by lower dispersal ability could be a lower ability of a metapopulation to increase its range when more habitats become available. It is particularly true in highly fragmented landscapes such as urban areas. Indeed, tolerant species such as the speckled wood could survive in few but high habitat quality patches (Shreeve 1992). However, studies on butterfly range expansion showed that insufficient mobility relative to the degree of habitat fragmentation increased the frequency of extinction processes (Hill *et al.* 2002). An interesting perspective would be to identify if this reduction of dispersal in butterflies is really a local behavioural adaptation (butterflies have the choice to disperse) or only a strict consequence of landscape restriction (butterflies cannot disperse).

## **Acknowledgements**

We particularly thank Vincent Gibaud and Domonique De Maisonnave for their kind authorization to realize Mark Release Recapture experiments in Parc du Sausset. Finally, we thank Jean-Pierre Moussus for kind improvements of the English language.

**Figures**

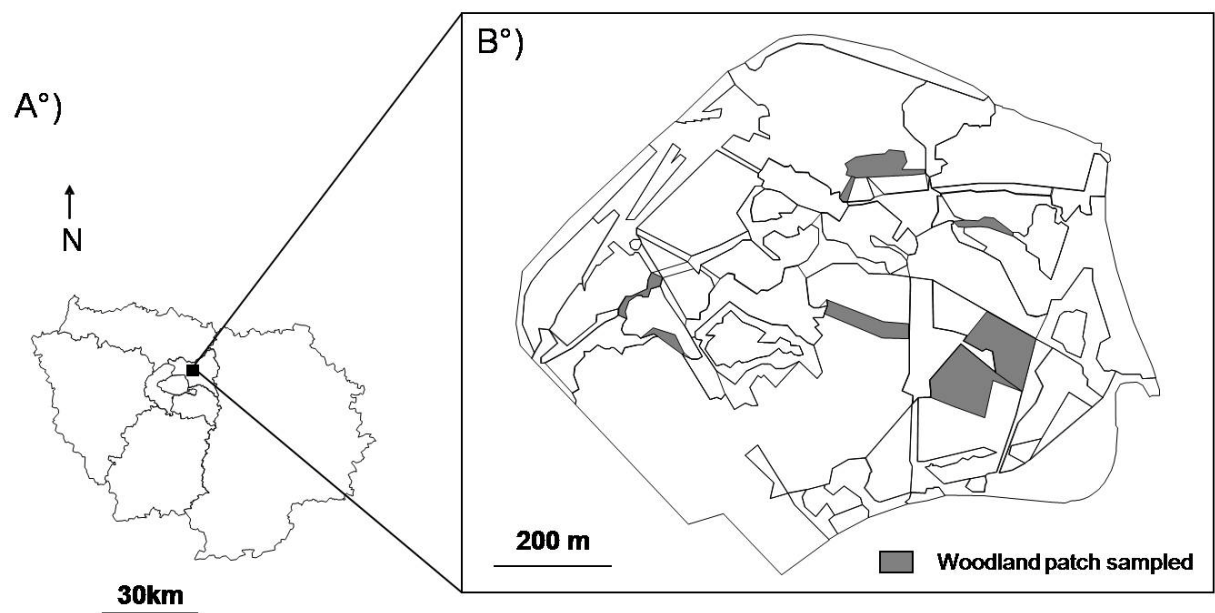
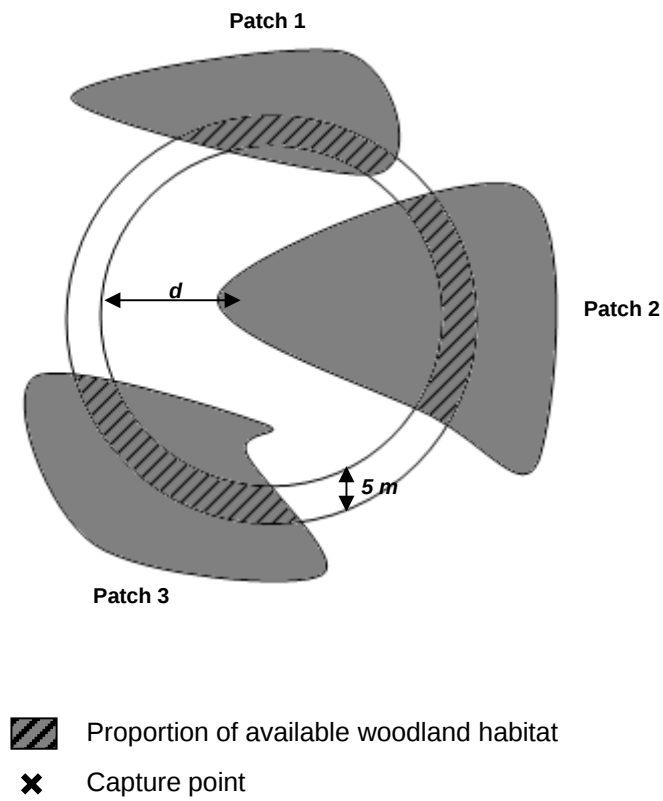


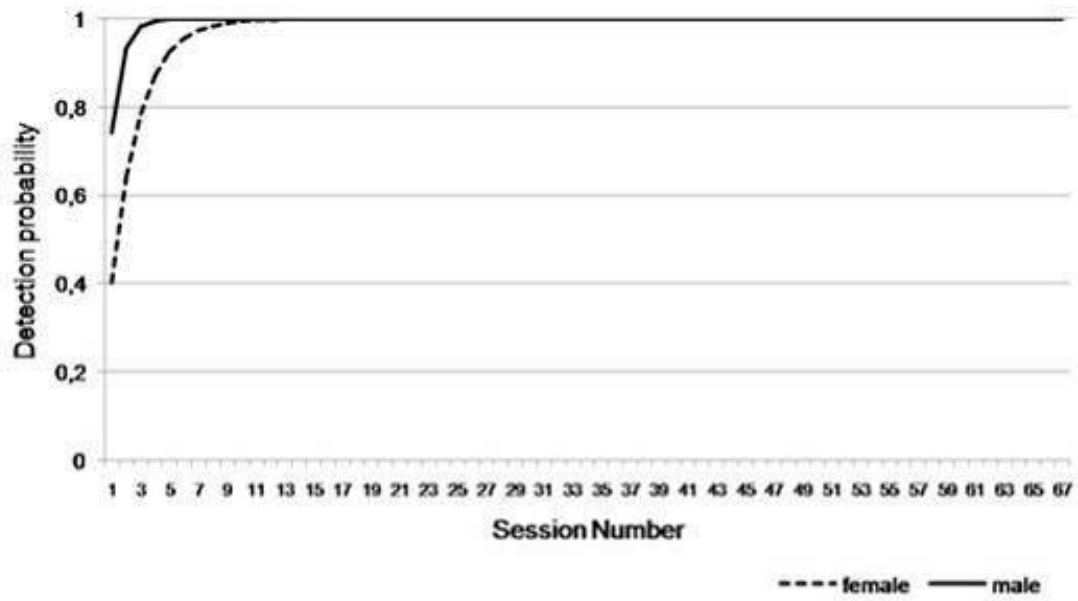
Figure 1. A°) Map of the Île-de-France region and B°) locations of the 8 woodland patches sampled in the Northern part of the Parc du Sausset.



326

327 Figure 2: Proportion of the available woodland patch for a butterfly at distance  $d$  of the  
 328 capture point ( $d$  varied from 0 to 50 meters).

329



330

331 Figure 3: Relationship between detection probability rates of males (bold line) and females

332 (dotted line) and the number of recapture sessions.

333

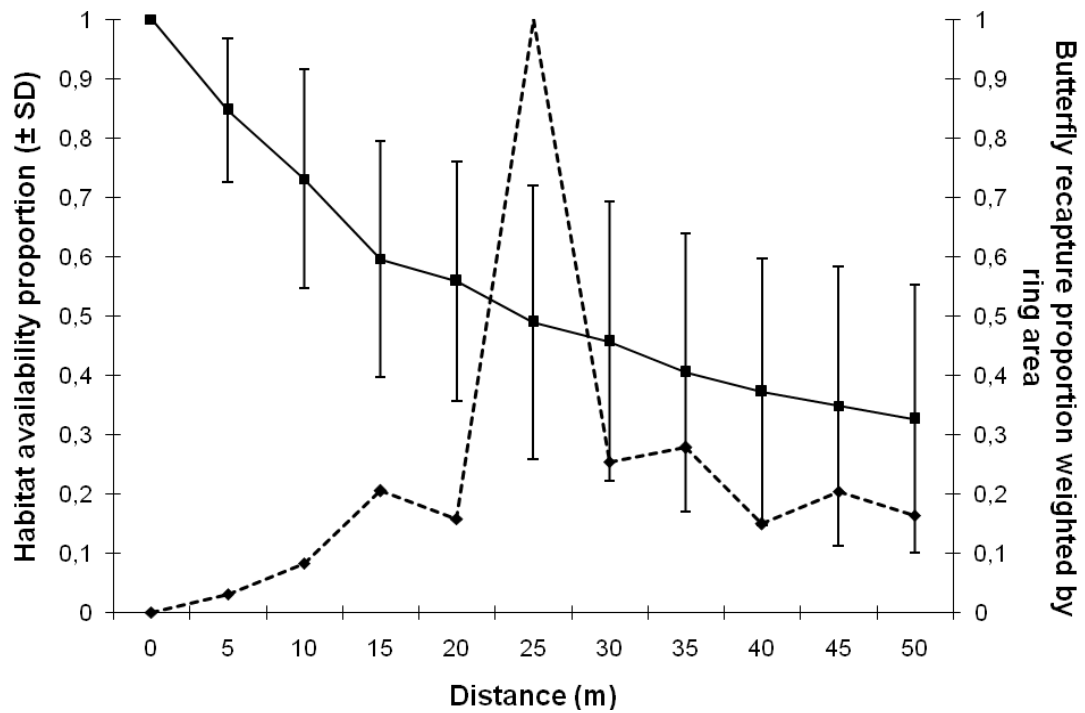


Figure 4: Mean habitat availability proportion  $\pm$  SD (black bold line) and butterfly recapture proportion (dotted black line) according to distance (meters).

## References

- Akaike H (1981) A new look at the statistical-model identification. *Current Contents/Engineering Technology & Applied Sciences* (51): 22-22.
- Baguette M, Schtickzelle N (2006) Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology* 87(3): 648-654.
- Baker RR (1984) The dilemma: when and how to go or to stay. In: Vane-Wright, R.I. and Ackery, P.R. (eds). *The biology of butterflies*. Academic Press, pp.279-296.
- Bergerot B, Fontaine B, Renard M et al. (2010) Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning* 96: 98-107.
- Bergman M, Wiklund C (2009) Differences in mate location behaviours between residents and nonresidents in a territorial butterfly. *Animal Behaviour* 78(5): 1161-1167.
- Bergman M, Wiklund C (2009) Visual mate detection and mate flight pursuit in relation to sunspot size in a woodland territorial butterfly. *Animal Behaviour Anim. Behav.* 78(1): 17-23.
- Berwaerts K, Van Dyck H (2004) Take-off performance under optimal and suboptimal thermal conditions in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oecologia* 141(3): 536-545.
- Bonte D, Hovestadt T, Poethke HJ (2010) Evolution of dispersal polymorphism and local adaptation of dispersal distance in spatially structured landscapes. *Oikos* 119: 560-566.
- Chardon JP, Adriaensen F, Matthysen E (2003) Incorporating landscape element into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18: 561-573.
- Clobert J, Danchin E, Dhont AA et al. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, UK: 452p.
- CORINE (2002). Corine Land Cover. See: <http://www.eea.europa.eu/themes/landuse/clc-download>.

367 Driezen K, Adriaensen F, Rondinini C et al. (2007) Evaluating least-cost model predictions  
 368 with empirical dispersal data: A case-study using radiotracking data of hedgehogs  
 369 (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling* 209: 314-322.

370 Gotthard K, Nylin S, Wiklund C (1999) Mating system evolution in response to search costs  
 371 in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*  
 372 *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45(6): 424-429.

373 Hanski I (1999) *Metapopulation dynamics*. Oxford University Press, UK: 328.

374 Hanski I, Gilpin ME (1997) *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. San  
 375 Diego, Academic Press pp 512.

376 Hill JK, Collingham YC, Thomas CD et al. (2001) Impacts of landscape structure on butterfly  
 377 range expansion. *Ecology Letters Ecol. Lett.* 4(4): 313-321.

378 Hill JK, Thomas CD, Fox R et al. (2002) Responses of butterflies to twentieth century climate  
 379 warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society* 269: 2163-  
 380 2171.

381 Hill JK, Thomas CD, Lewis OT (1996) Effects of habitat patch size and isolation on dispersal  
 382 by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure. *Journal of*  
 383 *Animal Ecology J. Anim. Ecol.* 65(6): 725-735.

384 Kemp DJ, Wiklund C, van Dyck H (2006) Contest behaviour in the speckled wood butterfly  
 385 (*Pararge aegeria*): seasonal phenotypic plasticity and the functional significance of flight  
 386 performance. *Behavioral Ecology and Sociobiology Behav. Ecol. Sociobiol.* 59(3): 403-  
 387 411.

388 Kozlov MV, Lvovsky AL, Mikkola K (1996) Abundance of day-flying Lepidoptera along an  
 389 air pollution gradient in the northern boreal forest zone. *Entomologica Fennica Entomol.*  
 390 *Fenn.* 7(3): 137-144.

391 Kuussaari M, Nieminen M, Hanski I (1996) An experimental study of migration in the  
 392 Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology* J. Anim. Ecol.  
 393 65(6): 791-801.

394 Leimar O, Norberg U, Wiklund C (2003) Habitat preference and habitat exploration in two  
 395 species of satyrine butterflies. *Ecography* 26(4): 474-480.

396 MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB et al. (2002) Estimating site occupancy rates when  
 397 detection probabilities are less than one. *Ecology* Ecology 83(8): 2248-2255.

398 Mennechez G, Petit S, Schtickzelle N et al. (2004) Modelling mortality and dispersal:  
 399 consequences of parameter generalisation on metapopulation dynamics. *Oikos* 106: 243-  
 400 252.

401 Mennechez G, Schtickzelle N, Baguette M (2003) Metapopulation dynamics of the bog  
 402 fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a  
 403 continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* 18: 279-291.

404 Merckx T, Van Dyck H (2005) Mate location behaviour of the butterfly *Pararge aegeria* in  
 405 woodland and fragmented landscapes. *Animal Behaviour* Anim. Behav. 70: 411-416.

406 Merckx T, Van Dyck H (2006) Landscape structure and phenotypic plasticity in flight  
 407 morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* Oikos 113(2): 226-232.

408 Merckx T, Van Dyck H (2007) Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the  
 409 speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour* 74: 1029-1037.

410 Merckx T, Van Dyck H, Karlsson B et al. (2003) The evolution of movements and behaviour  
 411 at boundaries in different landscapes. *Proceedings of the Royal Society* 270: 1815-1821

412 Ricketts TH (2001) The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes.  
 413 *American Naturalist* 158(1): 87-99.

414 Schtickzelle N, Baguette M (2003) Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict  
 415 dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes.  
 416 Journal of Animal Ecology 72: 533-545.

417 Schtickzelle N, Mennechez G, Baguette M (2006) Dispersal depression with habitat  
 418 fragmentation in the bog fritillary butterfly. Ecology Ecology 87(4): 1057-1065.

419 Schweiger O, Dormann CF, Bailey D et al. (2006) Occurrence pattern of *Pararge aegeria*  
 420 (Lepidoptera : Nymphalidae) with respect to local habitat suitability, climate and  
 421 landscape structure. Landscape Ecology 21(7): 989-1001.

422 Shreeve TG (1984) Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the  
 423 activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. Oikos Oikos 42(3): 371-377.

424 Shreeve TG (1986) Egg-laying by the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the role of  
 425 female behavior, host plant abundance and temperature. Ecological Entomology Ecol.  
 426 Entomol. 11(2): 229-236.

427 Shreeve TG (1992) The Ecology of butterfly in Britain. Oxford, Oxford University Press pp  
 428 368.

429 Shreeve TG, Dennis RLH, Van Dyck H (2004) Resources, habitats and metapopulations -  
 430 whither reality? Oikos Oikos 106(2): 404-408.

431 Snep RPH, Opdam PFM, Baveco JM et al. (2006) How peri-urban areas can strengthen  
 432 animal populations within cities: A modeling approach. Biological Conservation Biol.  
 433 Conserv. 127(3): 345-355.

434 Stamps JA, Buechner M, Krishnan VV (1987) The effects of edge permeability and habitat  
 435 geometry on emigration from patches of habitat. American Naturalist Am. Nat. 129(4):  
 436 533-552.

437 Stevens VM, Turlure C, Baguette M (2010) A meta-analysis of dispersal in butterflies.  
 438 Biological Reviews In Press.

439 Thomas CD (2000) Dispersal and extinction in fragmented landscapes. Proceedings of the  
 440 Royal Society 267: 139-145.  
 441 Thomas CD, Hanski I (1997) Butterfly metapopulations. In: Metapopulation biology (eds I.  
 442 Hanski and M. Gilpin) pp. 359-386. Academic Press, San Diego.  
 443 Van Dyck H, Matthysen E (1998) Thermoregulatory differences between phenotypes in the  
 444 speckled wood butterfly: hot perchers and cold patrollers? *Oecologia* 114(3):  
 445 326-334.  
 446 Wickman PO, Wiklund C (1983) Territorial defense and Its seasonal decline in the speckled  
 447 wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* Anim. Behav. 31(NOV): 1206-  
 448 1216.  
 449  
 450

**Manuscrit VI: *From butterfly dispersal choices to landscape connectivity, a case study in a highly French fragmented landscape***

**Benjamin Bergerot <sup>a</sup> , Jean Pierre Moussus <sup>a</sup> , Romain Julliard <sup>a</sup> , Michel Baguette <sup>b, c</sup>  and Jean-Christophe Foltete <sup>d</sup> **

<sup>a</sup> MNHN-CNRS-UPMC, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> MNHN-CNRS, UMR 7179, Mécanismes Adaptatifs: des Organismes aux Communautés, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France

<sup>c</sup> CNRS, USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, 09200 Moulis, France.

<sup>d</sup> UMR ThéMA 6049 CNRS / université de Franche-Comté, 32 rue Mégevand, 25030 Besançon cedex, France.

**Manuscript *In Prep***

•

**From butterfly dispersal choices to landscape connectivity measure, a case study in a highly French fragmented landscape.**

**Bergerot B.<sup>1</sup>, Moussus J.P.<sup>1</sup>, Julliard R.<sup>1</sup>, Baguette M.<sup>2,3</sup>, Foltête J.-C.<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> CNRS-MNHN-PARIS VI 'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations', CRBPO, 55 Rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.

<sup>2</sup> CNRS – MNHN. UMR-7179 'Mécanismes adaptatifs: des organismes aux communautés', 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

<sup>3</sup> CNRS USR 2936 'Station d'écologie expérimentale du CNRS à Moulis', 09200, Moulis, France

<sup>4</sup> CNRS- UMR ThéMA 6049, université de Franche-Comté, 32 rue Mégevand, 25030 Besançon cedex, France.

**Corresponding author:**

Benjamin Bergerot  
CNRS-MNHN-PARIS VI 'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations',  
CRBPO, 55 Rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.  
E-mail : [bergerot@mnhn.fr](mailto:bergerot@mnhn.fr)  
Phone : 00 33 (0) 140 795 727 / Fax : 00 33 (0) 140 793 835

## Abstract

Dispersal is a key process in metapopulation functioning and maintaining in fragmented landscapes. Butterflies are particularly sensitive to landscape modification and are currently used to study dispersal processes and landscape connectivity between habitat patches in fragmented landscapes. In this study, we use the permeability of patches in a highly fragmented landscape induced by urbanization to measure the connectivity of the landscape between habitat patches. This study, located in the Île-de-France region (France), was based on a well represented species, *Pieris brassicae*. Firstly we measured movement preferences of the butterflies between various kinds of patches with the help by means of individual release experiments. Secondly, we estimated transition probabilities between all patches at the regional scale by Individual Based Modelling and obtained a permeability map of the landscape. This map was then used to study connectivity. Finally, we analyzed our model with independent Mass Release-Recapture butterfly experiments and tested landscape impact on butterfly dispersal processes. By identifying nine components (define as group of connected habitat patches) with eight in high fragmented landscape and only one large in more rural areas, such a study shows the efficiency of Individual Based Modelling in predicting ecological processes such as dispersal along a fragmented landscape and how we could integrate Individual Based Modelling results in the understanding of landscape connectivity at large scale.

Keywords: Individual Based Modelling, Lepidoptera, Urbanization, *Pieris brassicae*, Graph theory

## Introduction

Urban development has a negative impact on butterfly populations (Blair 1999; Niell *et al.* 2007; Bergerot *et al.* 2010a). Urbanization is characterized on the one hand by an increase of artificial areas and on the other hand by landscape fragmentation (Scozzafava & De Sanctis 2006). The quality of residual habitats is also expected to be adversely affected by various forms of pollution induced by human activities such as light or atmospheric pollutions. Habitat fragmentation was defined as the emergence of discontinuities (fragmentation process) in a favourable environment (habitat) used by species (Wilcove *et al.* 1986). This fragmentation results in favourable habitat patches for the settlement of species separated by an inhospitable matrix. Thus, in fragmented landscapes, species dispersal ability is a key parameter regarding the functioning metapopulations (Mennechez *et al.* 2003; Baguette & Schtickzelle 2006) including gene flow between local populations, rescue effects or recolonization after local extinction, Fahrig & Merriam 1994) in the long term persistence of spatially structured populations (Hanski 1999).

Butterflies display two different types of movements (Van Dyck & Baguette 2005). The first one consists in routine movements associated with resource exploitation in patches (like foraging or mate-searching) and a high return frequency in habitat patches. The second type consists in fast and directed movements between habitat patches. More generally, movements between habitat patches and breeding sites are categorized as dispersal movements and are considered to be different from routine movements within patches or foraging areas (Hawkes 2009). Dispersal can be considered as a three-stage process. The first stage includes departure (crossing habitat boundaries), the second corresponds to transience through a landscape (like movements in non habitat, or resource-poor matrix) and the third to settlement (immigration or colonisation) (Stevens *et al.* 2010). In continuous landscapes with homogeneously spread resources, routine movements are predicted to contribute more to

dispersal than in highly fragmented landscapes. In such landscapes, it is expected that movements in the matrix may be faster and more direct than in the patch (Van Dyck & Baguette 2005; Dennis & Hardy 2007).

Within global change context, particular attention is currently paid to urbanization mediated landscape fragmentation (Stefanescu *et al.* 2004; Ockinger *et al.* 2009). In such kind of landscapes, featuring species most important dispersal ways (i.e, ecological corridors, defined as spaces allowing species movements between two hospitable patches, (Clobert *et al.* 2001) will help favouring the persistence of metapopulations by increasing compensations between local extinction by immigration in different patches (Hanski 1999).

Some species such as *Pararge aegeria* (Blair & Launer 1997; Bergerot *et al.* 2010a) or *Pieris brassicae* (Bergerot *et al.* 2010b) are well represented in urban areas and provide valuable tools for the understanding of dispersal processes. In this study, due to the presence their presence in urban areas, we focus on *Pieris Brassicae*. The present study firstly investigates the habitat choice preferences in *Pieris brassicae* over different habitats using individual release experiments. We then generated a permeability map (based on transition probabilities between patches) at a regional scale according to individual habitat preferences obtained by Individual Based Modelling (IBM). Finally, we quantify the impact of landscape connectivity in dispersal processes in an urban landscape using the graph theory and we compared our model results with the output of an independent Mass Release-Recapture experiment.

## **Material and methods:**

### *Choice of Pieris brassicae as a model and rearing conditions*

*Pieris brassicae* was chosen because this species is common and widespread across Europe (Bink 1992). This species is also present in urbanized areas like the Île-de-France region

(Bergerot *et al.* 2010b) for many reasons such as an increase of the abundance of host plants in urban areas (Hardy & Dennis 1999; Dennis & Hardy 2006) and large dispersal abilities (Bergerot *et al.* 2010b). Thus, this species is a valuable model to understand butterfly habitat choices in fragmented urban areas and so dispersal through urban landscapes.

In our study, larvae of *Pieris brassicae* were obtained in the laboratory by placing adult butterflies captured in the Île-de-France region in an oviposition cage (80×80×80 cm) with cabbage leaves (*Brassica oleracea* L.) under incandescent light to maintain a 14L: 10D photoregime. A sugar water solution (1:10 flower honey, 9: 10 water) in Eppendorf tube was provided as a carbohydrate and water source. To produce synchronized batches of young larvae, oviposition plants were changed every 2 days. Eggs on plants were held in a growth chamber at 23°C and 50% r.h. until larvae hatched and reached the adult stage. We then used adult butterflies in the experiment.

#### *Individual butterfly release protocol to determine habitat preferences*

Butterflies were subjected to a 12 hours period of fast before their release. Four hours before the release, food (a sugar water solution: 1/10 flower honey, 9/10 water) and water were provided to the butterflies. Thus, butterflies were stuffed before the release so that butterfly choices during the experiment were not influenced by foraging movements. Then, butterflies were placed in individual boxes at 5-6°C during transportation (15-30 minutes according to sites) between laboratory and release sites to avoid stress and energy consumption.

Three release sites near Paris (France) were used to collect individual data of butterfly choices in urbanized landscape (Figure 1.A). Each site was a 30 meters diameter roundabout covered with gravel without any tree (so without any shadow area) or flowers (which could be attractive for the butterflies). Each roundabout opened onto different habitat types (with quite similar width) hence offered specific habitat choices for the butterflies. As butterflies left in

121 the roundabout, they realized direct movements to make their choice. Site 1 (IRS 1:  
122 48°49'37.63"N - 2°25'50.59"E) was a roundabout included in a forest matrix with 6 habitat  
123 choices for butterflies (lawn, shadow lawn, tar road, shadow tar road, forest track and  
124 wasteland way composed by shrubs, Figure 1.B). Site 2 (IRS 2: 48°50'5.11"N -  
125 2°26'16.18"E) was included in a forest matrix and offered 4 habitat choices (lawn, shadow  
126 lawn, tar road and shadow tar road). Finally, site 3 (IRS 3: 48°43'48.03"N - 2°31'14.32"E)  
127 was a roundabout which was also included in a forest matrix but with 4 habitat choices (2  
128 lawn exits and 2 shadow lawn exits).

129 Butterfly releases were made under specific weather conditions (wind speed less than  
130 10km/h, air temperature at least 17°C and 100% sunshine) because such conditions were  
131 highly conducive for butterfly flight activity. These very low levels of wind prevent wind  
132 speed and wind direction to act as possible confounding factors with regards to the  
133 interpretation of the results. At each release site, three steps were scrupulously respected.  
134 Each butterfly was (1) placed on a flight platform made from a plate at the center of the  
135 release point. Then, (2) the butterfly warmed up during a few minutes in the sun. Finally, (3)  
136 the experiment began when the butterfly leaved the flight platform and stopped when habitat  
137 choice was made. Each individual was randomly placed on the flight platform according to  
138 the sun direction. When a butterfly leaved the platform, we measured the time elapsed until it  
139 crossed the release site limit. The choice was considered as effective even if the butterfly did  
140 not return in the release site 10 seconds after crossing the roundabout limit. Two observers  
141 tracked the butterfly: one only observed butterfly behavior and gave the signal for the  
142 beginning and the end of the experiment. The other recorded time, using a stopwatch, and the  
143 observed behaviors of the released butterfly. The observers remained at a distance up to 10 m  
144 from the butterfly to avoid interference with the butterfly's behavior (Merckx & Van Dyck  
145 2007).

We realized three individual release sessions in 2009 at each site, at the end of May, mid-June and mid-July. Each session was made over 2 days in order to realize individual releases between 11.30 am and 14.30 pm in specific weather conditions mentioned above. Order of site was randomly chosen to avoid hour effect.

#### *Mass Release-Recapture protocol*

To analyze the results obtained by graph theory modelling (theory explained in the statistical analyse paragraph) and more particularly the impact of permeability in the dispersal process, we performed Mass Released-Recapture experiments of *Pieris brassicae* in 2009. Released butterflies were obtained from laboratory in the same rearing conditions than butterfly used in individual release experiments. Adult butterflies were then placed in transportable cage (1.20×1.20×1.20 m) containing a sugary water solution (1/10 flower honey, 9/10 water) and water two hours before the release session (travelling time varied between 20-35 minutes according to the location of the release sites).

Three release sessions were performed in three sites in June 2009 for site 1 and July 2009 for sites 2 and 3 under specific weather conditions (wind speed less than 10km/h, air temperature at least 17°C and 100% sunshine). Each release session was made at 12.30 pm because weather conditions were highly conducive for butterfly flight activity. All sites were localized in different public urban parks (Figure 1.A). Site 1 (MRS 1: 48°51'8.34"N - 2°19'5.68"E) was a 0.2 ha urban park, site 2 (MRS 2: 48°50'38.68"N - 2°21'26.15"E) was a 23.5 ha urban park and site 3 (MRS 3: 48°51'39.93"N - 2°25'33.10"E) was a 26 ha urban park.

Each butterfly was marked on the ventral side of the left and right hindwing with fine, non-toxic, permanent makers (Staedler Lumocolor 313, Staedler, Nürnberg, Germany). Butterflies were marked with a specific symbol associated with a specific colour for each

Mass Release Site. We did not use individual marks for two reasons: we wished (1) to identify a diffusion gradient in the matrix and not have specific individual information and (2) avoid identification mistakes made by volunteers. Indeed, the main issue concerning butterfly recapture data in an urban environment is probably the data collection due to access restrictions (particularly, in private gardens). Thus, to maximize butterfly observations in a dense urban matrix, we made each release session the focus of media attention. As we asked volunteers to watch in their gardens, a specific mail address was created.

## **Statistical analyses**

### *Butterfly habitat preferences*

In order to establish transition preferences between habitat patches, we used the results of the experimental individual releases. We first compared the choices between the three sites (Table 1) using odd ratio comparisons. Odd ratio comparisons allowed us to describe the strength of the association of an event (e.g. habitat choice) occurring in two different groups (e.g. sites). Three methods were used to compare butterfly choices using odds ratio and the associated *P-values*: (1) median-unbiased estimation (*med-p*), (2) conditional maximum likelihood estimation (*Fisher-p*), and (3) small sample adjustment (*Chi-square-p*). Then we calculated the permeability of each patch according to butterfly choices by Individual Based Modelling.

### *Individual Based Model used to estimate patch permeability*

We used Individual Based Modelling (approach based on the derivation of the properties of ecological systems from the properties of the individuals constituting these systems) and not random walk simulations to estimate patch permeability and predict dispersal movements in five departments of the Île-de-France region (where butterflies were recaptured during the

Mass Release-Recapture experiment). Indeed, if random walk simulations within habitat patches provide a valuable tool for modelling routine movements (Schtickzelle & Baguette 2003), between patches, specific considerations such as deterministic elements are required. Thus, as the contribution of routine movements to dispersal is expected to decline with the degree of habitat fragmentation (Van Dyck & Baguette 2005), we used IBMs modelling to predict butterfly dispersal movements between habitat patches in an urbanized landscape.

Permeability was defined here as the patch propensity to facilitate butterfly transition between patches. Data concerning patches (habitat type) throughout the highly urbanized Île-de-France region were extracted from a GIS of the Soil Occupation Model classification (ECOMOS 2003). We then calculated the patch permeability according to butterfly habitat preferences. To do this, we simulated for each patch 200 butterfly releases and analyzed the propensity of butterflies to go in the adjacent patch based on transition probabilities obtained by individual release experiments. Thus, for each patch, we could calculate the permeability as the proportion of the total number of butterflies released in the patches surrounding the patch that moved to this patch (Figure 2). For the calculation, we weighted the probability transition by the contact length between patches. Indeed, we assumed that the transition probability would increase with the boundary length between two patches.

#### *Measuring landscape connectivity*

In this study, we defined habitat patch as an area potentially containing host plants (Baker 1968). We used host plants and not nectar sources because in urban landscape, adult feeding resources do not represent a main factor explaining butterflies distribution patterns (Bergerot *et al.* 2010a). *Pieris brassicae* mainly concentrates egg laying on patches where plants belonging to the *Brassica* and *Tropaeolum* genus are present (Dennis & Hardy 2007). Thus,

based on the ECOMOS 2003 classification, we selected all habitat patches which could contain these host plants in their herb layers.

We modelled connectivity between habitat patches by graph modelling (Bunn *et al.* 2000; O'Brien *et al.* 2006; Fall *et al.* 2007). Graph modelling allows the representation of displacement structure of a species according to a specific habitat. This kind of analysis is particularly efficient to measure connectivity in a landscape and allows the measurement of each patches contributions to the overall connectivity (Urban & Keitt 2001; Saura & Pascual-Hortal 2007). It is based on habitat patches (defined as nodes) and possible relationships between patches (defined as links). Links could be represented by explicit corridors (as hedgerows) but are generally defined as minimal cost displacement ways according to landscapes. In this study, dispersal cost was associated to permeability. We taken into account dispersal cost because it was more realism than, for example, Euclidian distances to consider individual dispersal between habitat patches due to landscape composition (Coulon *et al.* 2004).

Different graphs were calculated for each possible cost distances (associated to butterfly dispersal distances, from 3 to 5 km by day, Feltwell 1981). Each graph contained a specific number of links and a specific number of components in the landscape (a component was a group of interconnected habitat patches and each component was functionally isolated from any other). Based on ecological hypothesis, we selected the most realistic graph as the one who recaptures of butterflies issued from Mass Release-Recapture experiments were mainly made in the same components as the release sites and associated to the lowest dispersal cost distance.

*Analysis of graph modelling with Mass Release-Recapture protocol*

Based on the selected graph, we could calculate the rate of recaptures made in the same component (defined as a group of connected habitat patches, Urban & Keitt 2001). To test if these real recaptures were influenced by the landscape features, we also simulated 100 recaptures for each release site at random Euclidian distances comprised between 3 to 5 Km (dispersal distance of *Pieris brassicae*, Feltwell 1981). As for real recaptures, we calculated the rate of simulated recaptures made in the same component. We then compared the rate of recapture made in the same component between real and simulated data to test if there was a landscape effect by Chi-square test.

Spatial analyses and statistical analyses were performed with ESRI ArcGis 9.3<sup>©</sup> and R2.7.0<sup>©</sup> respectively.

## Results

### *Butterfly habitat choices*

Results showed that only to significant differences occurred between sites 1-2 and sites 1-3. Indeed, in sites 2 and 3, shadow lawn ways were significantly more chosen than in site 1 (*med-p*<0.001, *Fisher-p*<0.001, *Chi-square-p*<0.001). In site 1, forest was significantly more chosen than other sites (Chi-squared test,  $\chi^2=36.5$ , *df* = 5, *p*<0.001). No significant differences between butterfly choices were noticed for lawn (between sites 1, 2 and 3), tar road (between sites 1 and 2) and shadow tar road (between sites 1 and 2). Thus, when forest track habitat was available (site 1), butterflies preferentially chose this exit way, otherwise, when forest was absent, they mainly chose shadow lawns as an exit way (Chi-squared test site 2,  $\chi^2=60.96$ , *df* = 3, *p*<0.001 and Chi-squared test site 3,  $\chi^2= 6.48$ , *df* = 1, *p*=0.011).

Based on these results, we used two kinds of transition preferences between patches: when forest patch habitat was available, we used site 1 preferences as transition probabilities.

Otherwise, we used sites 1, 2 and/or 3 mean preferences as transition probabilities excepted for shadow lawn (only sites 2 and 3 were taken into account).

#### *Patch permeability*

More than 90% of patches presented permeability lower than 40%. Only 5% of patches allowed permeability up to 50% (Figure 3).

Based on the ECOMOS classification thus on the putative presence of host plants, 34.60% patches were considered as habitat patches among 109 558. The mean permeability (%) of habitat patches was significantly (t-test,  $t=138$ ,  $p<0.001$ ) higher ( $24.73 \pm 20.23$ ) than non habitat patches ( $9.59 \pm 9.52$ ).

#### *Graph modelling and Mass Release-Recapture associated results*

The selected graph corresponds to a dispersal distance cost of 325. This cost was related to a metric dispersal distance which varied from  $3.1 \pm 2.12$  km. We identified 9 components in the landscape: 8 were located in the North whereas 1 occupied all the South of the landscape. For *Pieris brassicae*, the North of the landscape appeared more fragmented than the South (Figure 4).

A total of 197 butterflies were released in three Mass Released Sites (26 in MRS 1, 84 in MRS 2 and 87 in MRS 3). 16 recapture events were recorded (3 coming from MRS 1, 8 coming from MRS 2 and 5 coming from MRS 3, Figure 4). Euclidian distances between release and recapture sites varied from 120 meters to 36.45 kilometres and the latest individual recapture was made 18 days after the release.

The number of recaptures made in the same graph components for MRS 1 and MRS 2 represented 5 individuals (45.45%). MRS 3 was not taken into account because it was not located in a component of the selected graph. For simulated data, the rate of recapture in the

same component reached 14% (28 individuals). By comparing the number of recaptures made by graph components between real and simulated data, we showed that recaptured butterflies were significantly more found in the same component than simulated individuals (Chi-square test,  $\chi = 5.62$ ,  $df=1$ ,  $p = 0.018$ ).

## Discussion

### *Habitat choices*

Results show that *Pieris brassicae* mainly chose woodland ways as exits when this choice was available. If woodland choice was not possible, shadow lawn was mainly used. It is not surprising to identify heterogeneity in the choices among vegetation classes and landscape types for *Pieris brassicae* (Dennis & Hardy 2007). Woodland choices can be explained by butterfly behaviour. Indeed, even if woodlands have never been regarded as a main habitat for this species, trees are used by butterflies in urban areas for resting, thermoregulating or roosting and woodland canopy is also used to mate (Dennis & Hardy 2007). The second choice made was shadow lawns when forest was not available. The importance of these shadow (wooded) landscapes compared to lawns could be related to Nelson & Nelson 2001 results showing that riparian sites was evidenced by the presence of sensitive butterfly species (e.g. Blair & Launer 1997) and their absence at lawned riparian sites. Marzluff & Ewing 2001 suggested that open lawns in urban habitats should be avoided, if urbanization effects on wildlife were to be reduced. In that way, wooded riparian sites have higher a biotic value than riparian lawns (Nelson & Nelson 2001) and will be more attractive than riparian lawns. By extension, we can hypothesize that shadow (wooded) lawn have a higher biotic value than lawns and so were more chosen.

As mentioned above, lawns were less frequently chosen than forests and to a lesser extent than shadow lawns. Indeed, butterflies may perceive lawned areas as high disturbance sites, because of the constant removal of vegetation by lawn mowing, with scarce resources such as larval host and adult nectar plants at these sites. More generally, the high degree of disturbance and negligible resources are probably responsible for only highly vagile butterfly species seen inside these kinds of habitats (Nelson & Nelson 2001).

#### *Landscape permeability*

Directed movements may occur when the position of habitat patches is predictable and organisms have the ability to orientate or navigate as it is the case for *Pieris brassicae* (Dennis & Hardy 2007). Moreover, in urban areas, other factors such as strong boundary effects could limit dispersal between patches (Thomas 2000; Merckx *et al.* 2003). Thus we used Individual Based Modelling to provide a permeability value for each patch in the landscape based on butterfly choices to enable dispersal predictions to be made.

In this study we modelled direct flight according to habitat preferences in order to obtain a permeability value for each patch. We used direct movements processes in the models because for butterflies, in city centres (Dennis & Hardy 2007) and more generally in fragmented landscapes (Van Dyck & Baguette 2005), direct movements are dominant. Indeed, Dennis & Hardy 2007 showed an excess of direct flights over grass and bare ground/man structures in *Pieris brassicae*. This behaviour was probably induced by the lack of resources and direct flight may arise from relatively long distance detection of a required resource or hospitable patch (Kaiser *et al.* 1994). Direct flight is also engaged in dispersal for the location of resources out of detection range (Dennis 1993). Thus, in urban areas, *Pieris brassicae* made more direct flights compared to other Pierid species (Dennis & Hardy 2007). So, based on direct flights, results showed that patch permeability varied widely in urban

landscapes with 90% of patches with permeability lower than 40%. This result clearly shows that in a densely urbanized region such as Île-de-France, *Pieris brassicae* could cross highly urbanized areas. It may explain why *Pieris brassicae* abundance was not influenced by urbanization in the Île-de-France region (Bergerot *et al.* 2010b). However, a caveat could bias our result. As mentioned by Dennis 1992, a distinction needs to be made between the presence of host plants and of host plant habitats in suitable conditions. Here, no attempt was made to determine strict equivalence of quality of host plants or host plant patches for *Pieris brassicae*. Unfortunately our data do not distinguish among patches for the occurrence of host plants. Thus, host plants of some species could occur more frequently in gardens (e.g. cabbage for *Pieris brassicae*) than in other habitat patches.

#### *Landscape connectivity in urban landscapes*

By applying graph theory modelling in the Île-de-France region we identified 9 components which influenced connectivity in *Pieris brassicae* dispersal. The comparison between the rate of real and simulated recaptures in the same component in various graphs shows that landscape affected dispersal of butterflies.

This study shows how we could evaluate the connectivity between habitat patches and how these habitat patches are laid out in space. Indeed, we show that 9 components represented specific connected structures in our landscape. The number of components shows that urbanization could be considered as a source of fragmentation for *Pieris brassicae* to average metric distances of  $3.1 \pm 2.12$  km. This distance was in accordance with the literature (Feltwell 1981). Thus, for a number of species with lower dispersal abilities (e.g. *Pararge aegeria*, Merckx & Van Dyck 2007), we could consider that the Île-de-France region is more fragmented.

We show that the North of the landscape (the most urbanized) is the most fragmented whereas one large component encompasses the south part of the study area. The fact that components in more urbanized areas were large enough (with many habitat patches) and that there were geographically not far away (enabled dispersal processes) could explain why *Pieris brassicae* is a well represented species in urbanized region such as the Île-de-France (Bergerot *et al.* 2010b). The large component identified in the South could be explained by the nature of the matrix. Indeed, urbanized areas are mainly replaced by rural areas which facilitate species movements. Thus, based on *Pieris brassicae* viewpoint, landscape appears as connected.

Particular attention has to be paid to the number of real recapture events obtained by Mass Release-Recapture protocol. One compelling feature of a graph-theoretic framework is that with very little data, we can construct a graph of habitat patches and then explore the structure of the graph by considering a range of cost distances (Urban & Keitt 2001). The main limitation of our study is the number of recaptures made by Mass Release-Recapture experiments (only 16 recaptures in our study). Indeed, statistical power to compare the rate of recapture in the same component between recapture data and simulated data is thus weak if we consider sites independently. Only a global comparison is possible in our case. But, even if small sample sizes can limit the analysis (particularly on statistical viewpoints), one of the first aims of this study was to point out a new perspective of integrating landscape connectivity measures and Individual Based Modelling to understand how fragmented landscapes might influence ecological processes such as dispersal. Such analysis could be the basis to identify those patches where field studies should be concentrated (by focusing interest on patches which contribute the most to the overall connectivity). Moreover, if new data are collected, these can be incorporated to provide more information into the graph and consequently more accuracy and confidence to the analyses.

So, based on *Pieris brassicae*, we show that urbanized landscapes can be relatively well connected. Questions were still opened for species with lower dispersal abilities. Indeed, the next step to have a better understanding of connectivity and to choose the best scale to enhance connectivity at landscape scale is to apply such study to various taxa.

## **Conclusion**

The study performed here allows us to merge population processes (dispersal) with landscape pattern (e.g. patch location) to arrive at process-based measures of connectivity, both for whole landscapes and for individual components (Hanski 1999). In dispersal processes, the primary role of a landscape is to promote movement between two habitat patches; however, the implication from this study is that, for dispersing individuals, connectivity between two habitats (e.g. by explicit corridors such as hedgerows) may require specific conditions such as the limitation of dispersal cost (which integrate both dispersal abilities of species and permeability of the matrix). By integrating the limitation of dispersal cost of species to improve ecological corridors (particularly in highly fragmented landscape), we could have two main effects on biodiversity. The first one would be the increase of the apparent diversity and abundance of species in the landscape (apparent because these species may be there already, but transiently). The second effect is likely to be increased exploitation of other resources in the permanent vegetation of the corridor, including host plants (Feber *et al.* 1994).

## **Acknowledgements**

We particularly thank volunteers for their observation and participation to the study, Audrey Coulon for the caterpillars rearing and all the MAOAC team based in Brunoy for their support and useful help during all the duration of this study.

418 Table 1: Butterfly preferences (%) according to habitat choices in each sample site (N:  
 419 number of individuals released in each site).

420

|                 | Site 1 (N=48) | Site 2 (N=50) | Site 3 (N=50) |
|-----------------|---------------|---------------|---------------|
| Lawn            | 20.83         | 26            | 32            |
| Shadow lawn     | 4.17          | 56            | 68            |
| Tar road        | 2.08          | 4             |               |
| Shadow tar road | 22.92         | 14            |               |
| Wasteland track | 6.25          |               |               |
| Forest track    | 43.75         |               |               |

421

422

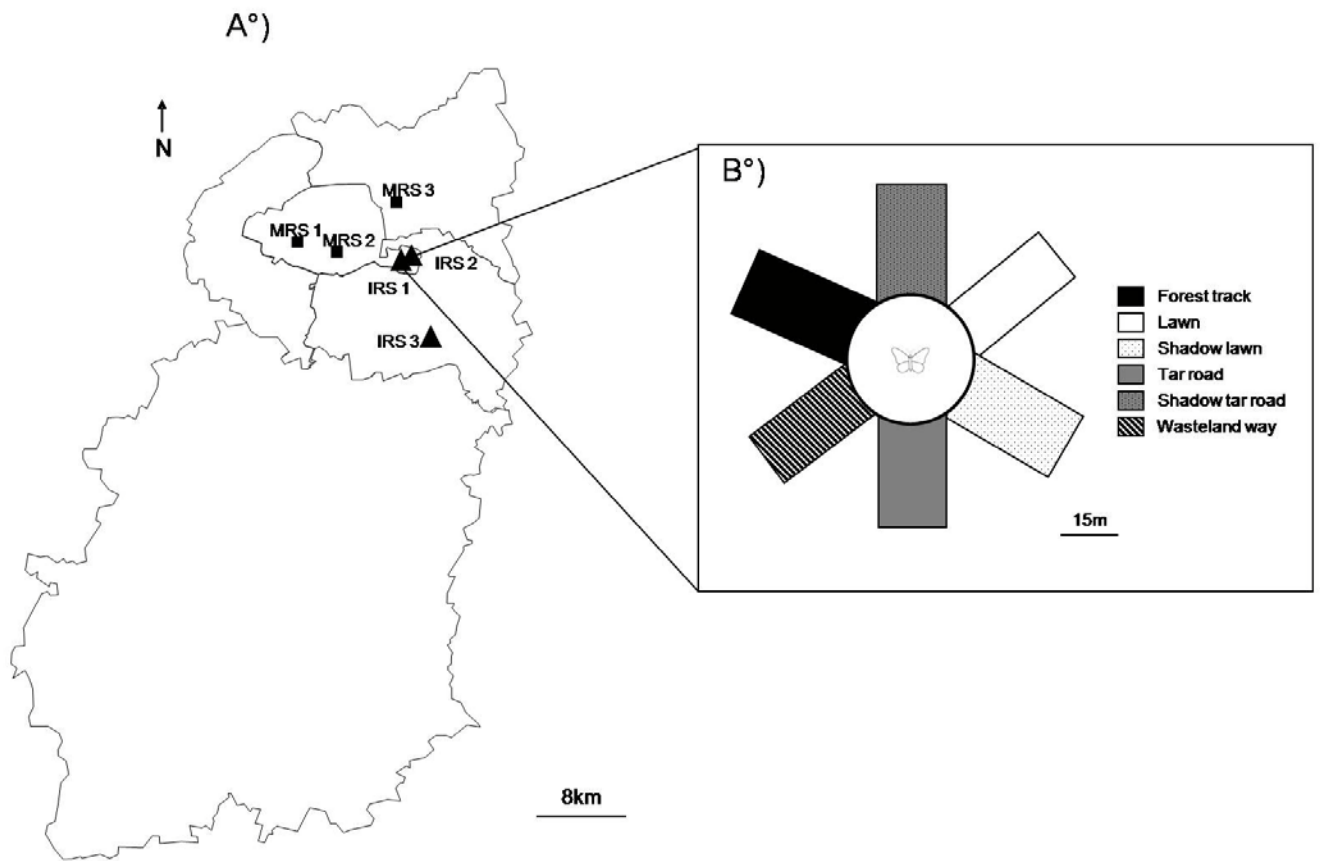
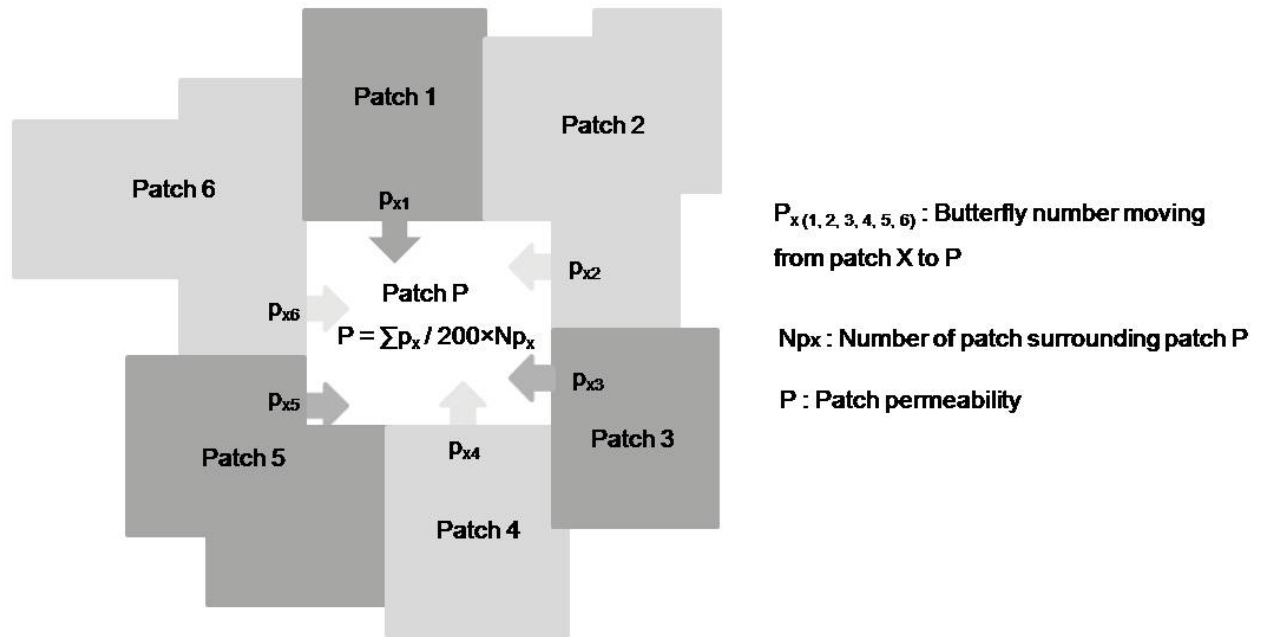


Figure 1: A°) Location of the three Individual Release Sites (IRS) and the three Mass Release Sites (MRS) used in Paris and nearest departments. B°) Individual Release Site 1 roundabout with their 6 surrounding habitat types.



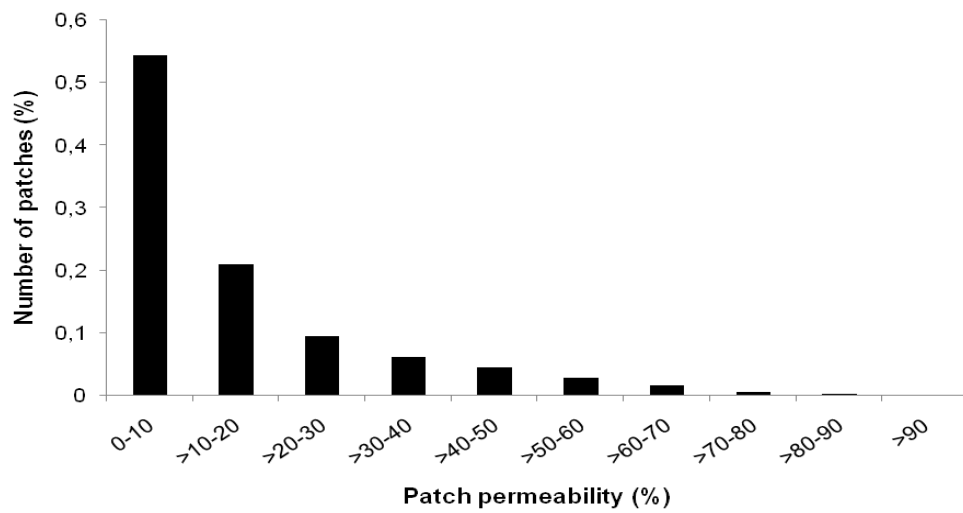
429

430

431 Figure 2: permeability (P) Calculation for a patch with 200 simulated releases in each

432 adjacent patch.

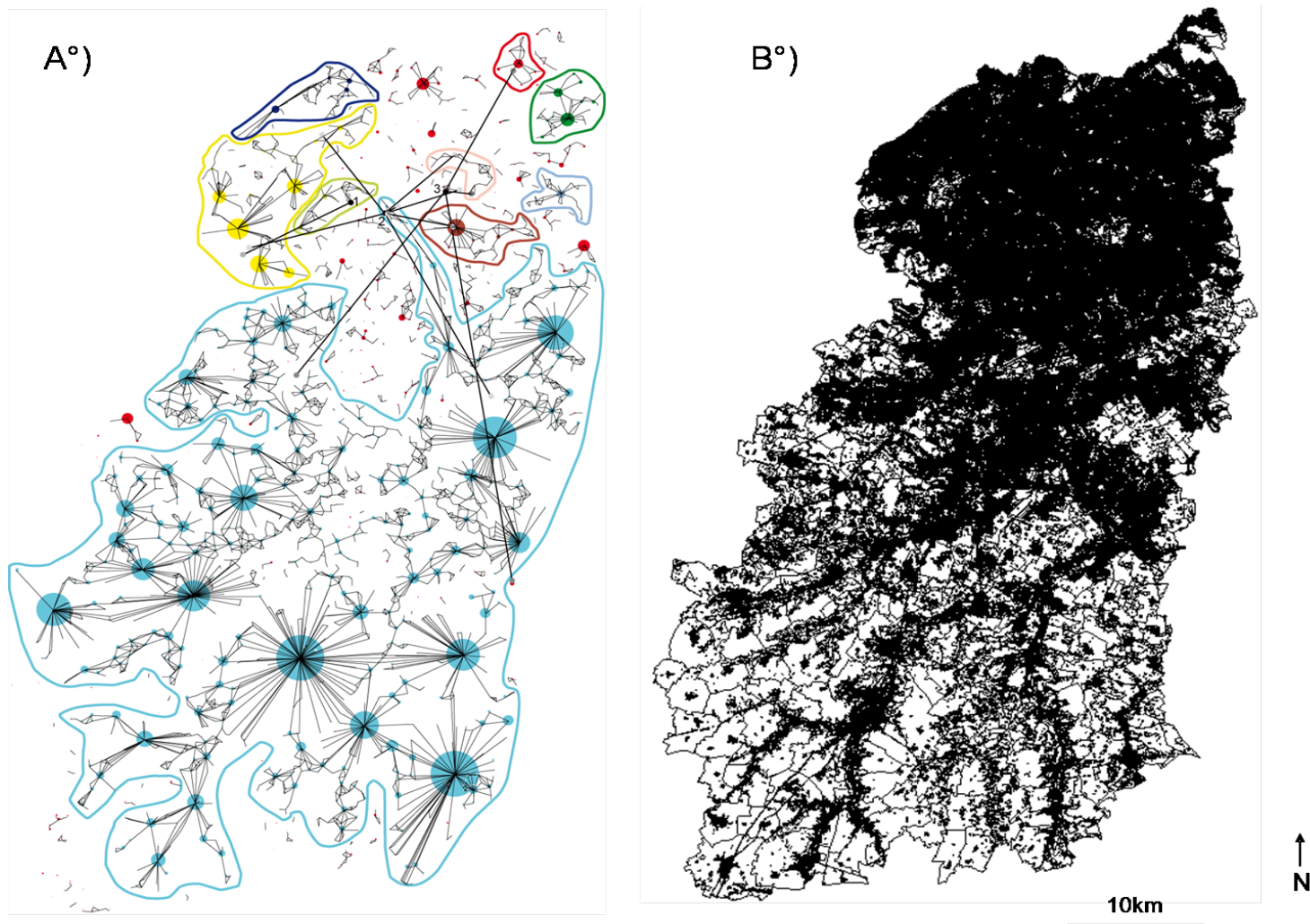
433



434

435

436 Figure 3: Frequency of patches (%) according to their permeability (%) obtained by  
 437 individual based modeling.



438

439 Figure 4.A°) Representation of the graph with their 9 components (surrounded by various colour lines) and possible links (black lines) between  
 440 habitats (represented by colour circles with various diameters according to their contribution to landscape connectivity). Recapture points were  
 441 related to their Mass Release Site (1, 2 and 3 for MRS 1, MRS 2 and MRS 3 respectively) by black bold lines. B°) Urbanized patches (in black)  
 442 identified by the ECOMOS 2003 classification in the landscape (areas such as rural patches and open urban areas are represented in white).

## References

- Baguette M. & Schtickzelle N. (2006) Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology*, 87, 648-654
- Baker R.R. (1968) A Possible Method of Evolution of Migratory Habit in Butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 253, 309-&
- Bergerot B., Fontaine B., Renard M., Cadi A. & Julliard R. (2010a) Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning*, 96, 98-107
- Bergerot B., Julliard R. & baguette M. (2010b) Metacommunity dynamics: Decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient. *PLos ONE*, In Press
- Bink B.A. (1992) *Ecologische atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa (Ecological Atlas of the Butterflies of NW Europe)*. Schuyt & Co, Haarlem.
- Blair R.B. (1999) Birds and butterflies along an urban gradient: Surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications*, 9, 164-170
- Blair R.B. & Launer A.E. (1997) Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80, 113-125
- Bunn A.G., Urban D.L. & Keitt T.H. (2000) Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59, 265-278
- Clobert J., Danchin E., Dhont A.A. & Nichols J.D. (2001) Dispersal. *Oxford University Press*, UK, 452p
- Coulon A., Cosson J.F., Angibault J.M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit E., Aulagnier S. & Hewison A.J.M. (2004) Landscape connectivity influences gene flow

467 in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based  
 468 approach. *Molecular Ecology*, 13, 2841-2850

469 Dennis R.L.H. (1992) *The ecology of butterflies in Britain* Oxford University Press edn, New  
 470 York.

471 Dennis R.L.H. (1993) *Butterflies and climate change*. Manchester University Press,  
 472 Manchester.

473 Dennis R.L.H. & Hardy P.B. (2006) What host-plants does *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758)  
 474 (Lepidoptera : Pieridae) use most frequently away from urban environments and  
 475 crucifer crops? *Entomologist's Gazette*, 57, 205-206

476 Dennis R.L.H. & Hardy P.B. (2007) Support for mending the matrix: resource seeking by  
 477 butterflies in apparent non-resource zones. *Journal of Insect Conservation*, 11, 157-  
 478 168

479 ECOMOS (2003) Ecological Soil Occupation Mode. See: [http://www.iau-idf.fr/lile-de-](http://www.iau-idf.fr/lile-de-france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html)  
 480 [france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html](http://www.iau-idf.fr/lile-de-france/un-portrait-par-les-chiffres/occupation-du-sol.html)

481 Fahrig L. & Merriam G. (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation*  
 482 *Biology*, 8, 50-59

483 Fall A., Fortin M.J., Manseau M. & O'Brien D. (2007) Spatial graphs: Principles and  
 484 applications for habitat connectivity. *Ecosystems*, 10, 448-461

485 Feber R.E., Smith H. & Macdonald D.W. (1994) The effects of field margin restoration on the  
 486 meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). In: N.D. Boatman (Editor). *Field*  
 487 *Margins: Integrating Agriculture and Conservation*. BCPC, Farnham, 295-300

488 Feltwell J. (1981) *Large white butterfly: the biology, biochemistry, and physiology of Pieris*  
 489 *Brassicae*. D.R.W junk publishers.

490 Hanski I. (1999) Metapopulation dynamics. *Oxford University Press*, UK, 328

491 Hardy P.B. & Dennis R.L.H. (1999) The impact of urban development on butterflies within a  
 492 city region. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1261-1279

493 Hawkes C. (2009) Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is  
 494 individual variation a key? *Journal of Animal Ecology*, 78, 894-906

495 Kaiser L., Willis M.A. & Carde R.T. (1994) Flight Maneuvers Used by a Parasitic Wasp to  
 496 Locate Host-Infested Plant. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 70, 285-294

497 Marzluff J.M. & Ewing K. (2001) Restoration of fragmented landscapes for the conservation  
 498 of birds: A general framework and specific recommendations for urbanizing  
 499 landscapes. *Restoration Ecology*, 9, 280-292

500 Mennechez G., Schtickzelle N. & Baguette M. (2003) Metapopulation dynamics of the bog  
 501 fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a  
 502 continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology*, 18, 279-291

503 Merckx T. & Van Dyck H. (2007) Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the  
 504 speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour*, 74, 1029-1037

505 Merckx T., Van Dyck H., Karlsson B. & Leimar O. (2003) The evolution of movements and  
 506 behaviour at boundaries in different landscapes. *Proceedings of the Royal Society*,  
 507 270, 1815-1821

508 Nelson G.S. & Nelson S.M. (2001) Bird and butterfly communities associated with two types  
 509 of urban riparian areas. *Urban Ecosystems*, 5, 95-108

510 Niell R.S., Brussard P.F. & Murphy D.D. (2007) Butterfly community composition and oak  
 511 woodland vegetation response to rural residential development. *Landscape and Urban*  
 512 *Planning*, 81, 235-245

513 O'Brien D., Manseau M., Fall A. & Fortin M.J. (2006) Testing the importance of spatial  
 514 configuration of winter habitat for woodland caribou: An application of graph theory.  
 515 *Biological Conservation*, 130, 70-83

- 516 Ockinger E., Dannestam A. & Smith H.G. (2009) The importance of fragmentation and  
517 habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban*  
518 *Planning*, 93, 31-37
- 519 Saura S. & Pascual-Hortal L. (2007) A new habitat availability index to integrate connectivity  
520 in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application  
521 to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83, 91-103
- 522 Schtickzelle N. & Baguette M. (2003) Behavioural responses to habitat patch boundaries  
523 restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented  
524 landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72, 533-545
- 525 Scozzafava S. & De Sanctis A.D. (2006) Exploring the effects of land abandonment on  
526 habitat structures and on habitat suitability for three passerine species in a highland  
527 area of central Italy. *Landscape and Urban Planning*, 75, 23-33
- 528 Stefanescu C., Herrando S. & Paramo F. (2004) Butterfly species richness in the north-west  
529 Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *Journal of*  
530 *Biogeography*, 31, 905-915
- 531 Stevens V.M., Turlure C. & Baguette M. (2010) A meta-analysis of dispersal in butterflies.  
532 *Biological Reviews*, In Press
- 533 Thomas C.D. (2000) Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the*  
534 *Royal Society*, 267, 139-145
- 535 Urban D. & Keitt T. (2001) Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*,  
536 82, 1205-1218
- 537 Van Dyck H. & Baguette M. (2005) Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine  
538 or special movements? *Basic and Applied Ecology*, 6, 535-545

539 Wilcove D.S., McLellan C.H. & Dobson A.P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate  
540 zone. *In: Soulé M.E. ed. Conservation Biology: The science of scarcity and diversity.*  
541 *Sinauer Assoc., Sunderland, MA., 237-256*

542

# ***Annexes***

---

## **Annexe 1: Citizen participation and scientific project – toward a common science**

*2<sup>nd</sup> European Congress of Conservation Biology, Prague, September 01 – 05, 2009.*

Bergerot B.<sup>1</sup>, Fontaine B.<sup>1</sup> & Julliard R.<sup>1</sup>

*1: Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7204 CERSP, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France.*

### **Abstract**

Recently, National Monitoring Schemes have become popular due to an increase in conservation awareness, which led to new requirements for tools improving our understanding and monitoring of biodiversity changes. They allow the conciliation between public awareness and scientific projects.

A wide scale participative experiment named “flowers for butterflies” was developed in 2008 in collaboration with the French Butterfly Monitoring Schemes. This program is based on pictures of feeding butterflies taken by amateur volunteers in each year and validated by butterfly specialists. It permits to (1) assess adult butterfly food preferences and, in particular, evaluate whether butterfly species are specialist or generalist with respect to their host plants; (2) understand which functional and ecological traits of the plants are predominant on butterfly attractiveness; (3) evaluate volunteer identification quality.

Based on 4,288 plant/butterfly pairs, generalist and specialist butterfly species were categorized using a Species Specialization Index based on their plant preferences. The analysis showed that plant attractiveness was mainly explained by nectar quality. Data quality was also evaluated by using the comparison between pictures and specialist observations. Results indicated that 95% of species identifications were correct, which supports the use and reliability of the French Butterfly Monitoring Scheme to investigate species trends.

**Correspondance to:** Benjamin Bergerot, Tel +33 1 40 79 80 07, Fax + 33 1 40 79 38 35,

[bergerot@mnhn.fr](mailto:bergerot@mnhn.fr)

## **Annexe 2 : protocole PROPAGE**

Voici les quatre documents de base développés dans le cadre de la mise en place du protocole de suivi des papillons à destination des gestionnaires et nécessaire pour la mise en place du protocole. Ces quatre documents sont :

- Le protocole explicatif
- la feuille de terrain
- la fiche habitat
- les planches de détermination des espèces



# PROPAGE

Protocole Papillons Gestionnaires



Noé  
Conservation

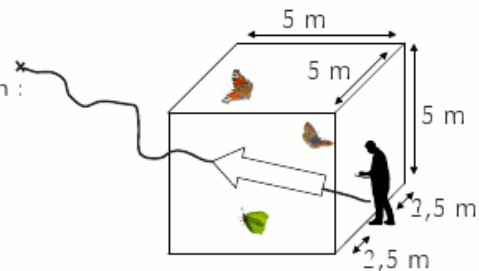
Volontairement simple, le protocole consiste à **dénombrer et identifier les papillons** les plus communs, en **se déplaçant le long d'une parcelle et en son milieu (transect)**. Seuls **les papillons observés dans une boîte imaginaire de 5 mètres de côté** autour de l'observateur sont comptés. Le temps de parcours du transect doit être de **10 minutes** (1 mètre en 2 secondes), ce qui correspond à une distance de **100 à 300 mètres**, en fonction de la richesse du milieu.

L'activité (et donc la détectabilité) des papillons étant fortement affectée par les conditions météorologiques, les relevés doivent être effectués **lors de journées ensoleillées** (présence d'une couverture nuageuse d'au maximum 75 %), **sans vent fort** (vent inférieur à 30 km/h soit 5 sur l'échelle de Beaufort), **sans pluie**, et **entre 11h et 17h**. La température doit être **d'au moins 13°C si le temps est ensoleillé**, et **d'au moins 17°C si il est nuageux** (10 à 50% de couverture).

Trois passages seront effectués aux dates suivantes (plus ou moins dix jours, en fonction des conditions météorologiques) : **1er juin, 5 juillet, 10 août**.

Doivent être notée pour chaque transect sur la fiche de terrain :

- Nom du transect
- Observateur
- Distance parcourue (mètres)
- Habitat : suivant la classification fournie (fiche habitats).
- Date
- Heure de début/fin de relevé
- Température (°C)
- Ensoleillement et couverture nuageuse : se référer aux pictogrammes de la feuille de terrain
- Force du vent (nul, léger, modéré, fort)



Trente et une espèces ou groupes d'espèces de papillons les plus communs en milieux prairiaux urbains sont pris en compte pour ce suivi. Les regroupements concernent des espèces proches et dont l'identification précise est affaire de spécialistes (Lycènes bleus, Hespéries orangées, Piérides blanches par exemple). **Pour chacune des espèces ou groupes d'espèces, le nombre total d'individus observés en parcourant le transect est noté.** Si des papillons n'appartenant pas à la liste pré-établie sont recensés, ils peuvent être notés sur la feuille de terrain dans la partie « Autres papillons ». Les espèces ou groupes d'espèces suivis sont présentés taille réelle sur un planche fournie en annexe et une description succincte est effectuée dans le mini-guide associé. Pour davantage de précisions sur les critères d'identification, voir le site Noé Conservation (<http://www.noéconservation.org>), rubrique « Observatoire » et « Carte d'identité des papillons ».



[propage@noéconservation.org](mailto:propage@noéconservation.org)



**PROPAGE**  
Protocole Papillons Gestionnaires

FICHE DE TERRAIN

**Noé**  
Conservation

Identifiant Transect : ..... Observateur : .....

Longueur (mètres) : ..... Habitat (se référer à la fiche habitats) : n° .....

Parcourez le transect choisi aux heures les plus chaudes de la journée (entre 11h et 17h). Notez le nombre total d'individus pour chaque espèce le long du transect.

|                         | Période                        | 1er juin | 5 juillet | 10 août |
|-------------------------|--------------------------------|----------|-----------|---------|
|                         | Date réelle                    |          |           |         |
|                         | Heure de début / fin           |          |           |         |
|                         | Température (°C)               |          |           |         |
|                         | Ensoleillement *               |          |           |         |
|                         | Vent **                        |          |           |         |
| Machaon                 | <i>Papilio machaon</i>         |          |           |         |
| Flambé                  | <i>Iphiclides podalirius</i>   |          |           |         |
| Silène                  | <i>Erintesia circe</i>         |          |           |         |
| Demi-Deuil              | <i>Melanargia galathea</i>     |          |           |         |
| Myril                   | <i>Maniola jurtina</i>         |          |           |         |
| Tristan                 | <i>Aphantopus hyperanthus</i>  |          |           |         |
| Mégère ou Némusien      | <i>Lasio mmata</i> spp.        |          |           |         |
| Tircis                  | <i>Pararge aegeria</i>         |          |           |         |
| Procris                 | <i>Coenonympha pamphilus</i>   |          |           |         |
| Fadets                  | <i>Coenonympha</i> spp.        |          |           |         |
| Moirés                  | <i>Erebia</i> spp.             |          |           |         |
| Amaryllis               | <i>Pyronia tithonus</i>        |          |           |         |
| Cuivrés                 | <i>Lycaena</i> spp.            |          |           |         |
| Argus vert              | <i>Callophrys rubi</i>         |          |           |         |
| Azuré des nerpruns      | <i>Celastrinia argiolus</i>    |          |           |         |
| Brun des Pélagoniums    | <i>Cacyreus marshalli</i>      |          |           |         |
| Azuré porte-Queue       | <i>Lampides boeticus</i>       |          |           |         |
| Lycènes bleus           | <i>Polyommatus</i> spp.        |          |           |         |
| Petit Mars changeant    | <i>Apatura</i> spp.            |          |           |         |
| Hésperides orangées     | <i>Thymelicus</i> spp.         |          |           |         |
| Hésperides tachetées    | <i>Pyrgus</i> spp.             |          |           |         |
| Sylvain azuré           | <i>Limenitis reducta</i>       |          |           |         |
| Gazé                    | <i>Aporia crataegi</i>         |          |           |         |
| Citron                  | <i>Gonepteryx rhamni</i>       |          |           |         |
| Marbrés                 | <i>Pontia</i> spp.             |          |           |         |
| Souci                   | <i>Colias crocea</i>           |          |           |         |
| Piérides blanches       | <i>Pieris</i> spp.             |          |           |         |
| Fluorés - Colias jaunes | <i>Colias</i> spp.             |          |           |         |
| Belle-Dame              | <i>Cynthia cardui</i>          |          |           |         |
| Robert le Diable        | <i>Polygonia c-album</i>       |          |           |         |
| Vulcain                 | <i>Vanessa atalanta</i>        |          |           |         |
| Paon du jour            | <i>Inachis io</i>              |          |           |         |
| Grande Tortue           | <i>Nymphalis polychloros</i>   |          |           |         |
| Petite Tortue           | <i>Aglais urticae</i>          |          |           |         |
| Tabac d'Espagne         | <i>Argynnis paphia</i>         |          |           |         |
| Carte géographique      | <i>Araschnia levana</i>        |          |           |         |
| Petits Nacrés           | <i>Issoria, Clossiana</i> spp. |          |           |         |
| Mélitées                | <i>Melitae et Melicta</i> spp. |          |           |         |
| Autres papillons        |                                |          |           |         |

\* Ensoleillement soleil voilé peu nuageux Nuageux Couvert

\*\*Vent : Nul, Léger (<20 km/h), Modéré (20-30 km/h), Fort (>30 km/h)



# PROPAGE

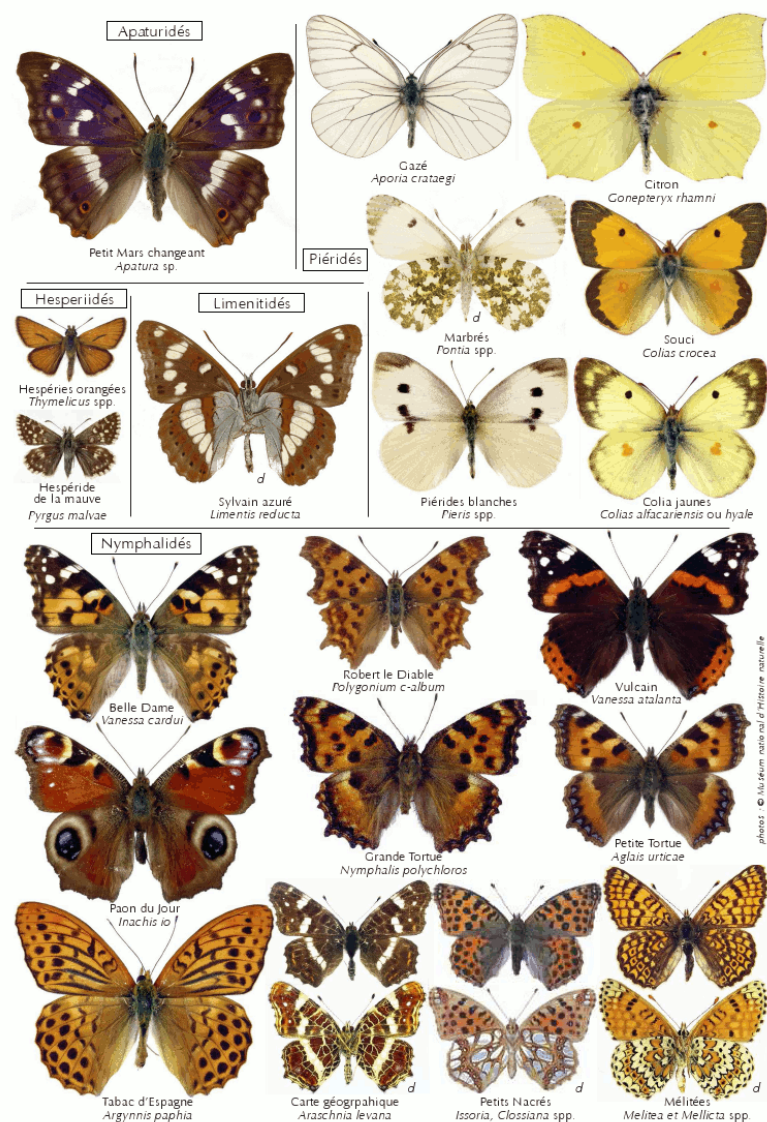
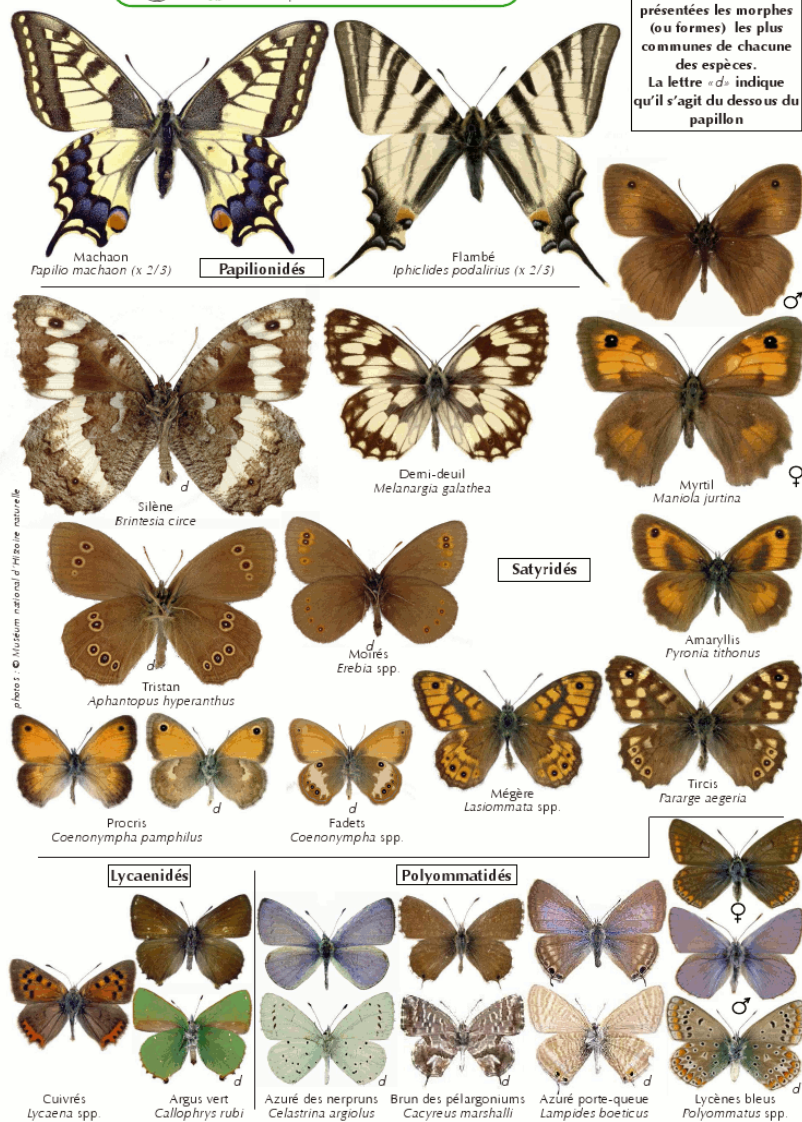
Protocole Papillons Gestionnaires

## FICHE HABITATS



**Exemple :** Si l'habitat incluant le transect est une friche non pâturée, avec une fauche précoce. Le numéro de cet habitat est **223**. Si l'habitat est une pelouse non tondue, sans arbre et sans parterre de fleur, le numéro de l'habitat est **4111**.

Sur cette planche sont  
 présentées les morphes  
 (ou formes) les plus  
 communes de chacune  
 des espèces.  
 La lettre « d » indique  
 qu'il s'agit du dessous du  
 papillon



### **Annexe 3 : Revue de Presse de l'opération Papitrame au 21/08/2009 <sup>19</sup>**

- TELE CABLE SAT HEBDO (03 AOÛT 09) La chasse aux papillons est ouverte
- [www.newspress.fr](http://www.newspress.fr) (5 août 2009) Jardin des Plantes/Observez les papillons blancs de votre jardin : Participez à l'Opération Papitrame !
- LE PARISIEN (31 JUIL 09) Sur la piste des papillons tatoués
- MON QUOTIDIEN (23 JUILLET 09) Des papillons tatoués lâchés dans Paris
- [www.paris.fr](http://www.paris.fr) (22 juillet 2009) Aidez nous à protéger la biodiversité en observant les papillons
- France 3 (21/07/2009) Soir 3
- France bleu Ile de France (22/07/2009) JOURNAL DE 7H00
- France 3 (22/07/2009) 12/13 Paris Ile de France
- France 2 (22/07/2009) Journal de 13h00
- LE PARISIEN (21 JUIL 09) « Les Parisiens peuvent nous aider »
- LE PARISIEN (21 JUIL 09) Suivez les papillons tatoués
- RTL (21/07/2009) JOURNAL DE 07H30
- France bleu Ile de France (21/07/2009) REVUE DE PRESSE
- Europe 1 (21/07/2009) Journal en direct
- France 3 (21/07/2009) LE 19/20 ÉDITION PARIS - ÎLE DE FRANCE
- France info (21/07/2009) REPORTAGE
- France info (21/07/2009) REPORTAGE
- TF1 (21/07/2009) JOURNAL DE 20H00
- [www.30millionsdamis.fr](http://www.30millionsdamis.fr) (18 juillet 2009) Insolite - Dates du lâcher de Papillons !
- [www.30millionsdamis.fr](http://www.30millionsdamis.fr) (11 juillet 2009) Insolite - Lâcher de Papillon sur Paris
- L'ECLAIR (01 JUIL 09) Lâcher de papillons en région parisienne
- LE PARISIEN (11 JUIL 09) Observez des papillons
- AUJOURD'HUI EN FRANCE (11 JUIL 09) Observez les papillons
- NORD LITTORAL (01 JUIL 09) Arrêt sur image
- LE JOURNAL DE LA HAUTE MARNE (30 JUIN 09) Lâcher de papillons en région parisienne
- EST ECLAIR (30 JUIN 09) Lâcher de papillons en région parisienne
- LIBERATION CHAMPAGNE (30 JUIN 09) Lâcher de papillons en région parisienne
- France info (04/07/2009) PLANÈTE ENVIRONNEMENT
- LE JOURNAL DE SAONE ET LOIRE (02 JUIL 09) Lâcher de papillons prévu début juillet en région parisienne
- LE BIEN PUBLIC (02 JUIL 09) Lâcher de papillons prévu début juillet en région parisienne
- [www.savoirs.essonne.fr](http://www.savoirs.essonne.fr) (3 juillet 2009) Lâcher de papillons prévu début juillet en région parisienne
- LE PARISIEN (30 JUIN 09) Suivez les papillons
- FRANCE SOIR (01 JUIL 09) Un nouvel effet papillon testé en région parisienne
- LE PARISIEN (29 JUIN 09) Des papillons vont être lâchés en région parisienne
- AGENCE FRANCE PRESSE MONDIALES (29 JUIN 09) Lâcher de papillons prévu début juillet en région parisienne
- LE PARISIEN (30 JUIN 09) Suivez les papillons
- LE MONDE (01 JUILL 09) @[www.neoconservation.org](http://www.neoconservation.org)

---

<sup>19</sup> La reproduction et la diffusion numérique d'extraits de presse sont régies par les articles L.335-2 et L.335-3 du code de la propriété intellectuelle. L'accès aux articles de ce panorama de presse est strictement limité aux utilisateurs identifiés.

# Résumé

---

L'urbanisation qui se traduit par une artificialisation des milieux constitue aujourd'hui une importante menace sur la biodiversité et les services qu'elle procure. La préservation de cette biodiversité aboutit à des enjeux politiques et économiques importants. Sur la base des rhopalocères, nous avons identifié les processus qui permettent le maintien des espèces en ville. Nous avons dans un premier temps analysé la structuration des communautés de rhopalocères le long d'un gradient d'urbanisation et identifié les facteurs écologiques impliqués. Nous avons mis en évidence des communautés composées d'espèces généralistes dans les centres urbains et spécialistes en zones rurales. Les facteurs écologiques impliqués sont à la fois structurels (e.g. la surface du patch d'habitat) et fonctionnels (e.g. la distance inter-patches). Nous avons également montré l'importance de l'échelle d'intégration de l'information et des interprétations qui en découlent sur l'abondance et la richesse spécifique des espèces à l'échelle locale (jardin) et globale (paysage). Plus spécifiquement, nous avons montré que les importantes capacités de dispersion de la piéride du chou lui permettent d'être bien représentée en milieux fragmentés mais que l'urbanisation peut entraîner un déclin de ses relations fonctionnelles avec son principal prédateur *Cotesia glomerata*. Au travers du tircis, nous avons montré qu'en milieux fragmentés des espèces moins mobiles peuvent également se maintenir si la qualité des patches d'habitat est suffisante. Enfin, nous avons montré que l'origine des ressources nectarifères disponibles en villes ne représente pas un facteur prépondérant dans la répartition des individus.

**Mots clés :** Urbanisation, Lépidoptères, Spécialisation, Dispersion, Fragmentation, Métapopulation, *Pieris brassicae*, *Pararge aegeria*

# Abstract

---

Urbanization consists in an increase in artificial areas and is currently an important threat for biodiversity and its associated services. Thus the protection of biodiversity is leading to important political and economical decisions. Based on the study of rhopalocera, we identified the processes which favor the persistence of species in cities. We first analyzed the composition of rhopalocera communities along an urbanization gradient and focused on the environmental factors inducing such patterns. We show the existence of a specific butterfly community pattern, with more generalist species in urban areas and more specialist species in more rural areas. Ecological factors inducing this pattern are both structural (e.g. habitat patches areas) and functional (e.g. distances between habitat patches). We also show that the scale on which information is considered may influence species abundances and species richness interpretation both at local scale (garden) and global scale (landscape). By studying specific butterfly functional responses, we showed that the importance of dispersal abilities of the large white enabled it to persist in fragmented areas. However urbanization can disturb the functional relationships with its main parasitoid *Cotesia glomerata*. Based on the speckled wood, we also show that in fragmented areas, less mobile species can persist if patch quality is sufficient. Finally, we show that the origin of nectar sources available in cities is not a main factor explaining species distributions.

**Keywords:** Urbanization, Lepidoptera, Specialization, Dispersal abilities, Fragmentation, Metapopulation, *Pieris brassicae*, *Pararge aegeria*