

Vulnérabilité des habitats subalpins face aux changements climatiques : suivi des syrphidés (Diptera) dans la Réserve naturelle nationale des Hauts de Chartreuse (France, Isère) entre 2008 et 2020

Claude JOCELYN, Romain DECOIN, Bruno TISSOT,
Martin C. D. SPEIGHT, Emmanuel CASTELLA & Suzanne FORET

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colesbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Frédéric Gosselin (Irssta, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (MNHN, Paris)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Le Mont Granier, prairies subalpines et pinèdes de pins à crochets. Crédit photo: Patrick Gardet RNNHC.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, Zoosystema, Anthrozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol**.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic): 2553-8756

Vulnérabilité des habitats subalpins face aux changements climatiques : suivi des syrphidés (Diptera) dans la Réserve naturelle nationale des Hauts de Chartreuse (France, Isère) entre 2008 et 2020

Jocelyn CLAUDE

Entomologiste indépendant,
159 rue de l'église, F-71460 Chissey-lès-Mâcon (France)
et Amis de la Réserve naturelle du lac de Remoray,
Maison de la Réserve, F-25160 Labergement-Sainte-Marie (France)
jocelyn-claude@espaces-naturels.fr

Romain DECOIN

Bruno TISSOT

Amis de la Réserve naturelle du lac de Remoray,
Maison de la Réserve, F-25160 Labergement-Sainte-Marie (France)
romain.decoin@espaces-naturels.fr
bruno.tissot@espaces-naturels.fr

Martin C.D. SPEIGHT

Department of Zoology, Trinity College, Dublin 2 (Irlande)
speightm@gmail.com

Emmanuel CASTELLA

Département F.-A. Forel des Sciences de l'Environnement et de l'Eau,
Université de Genève, Boulevard Carl-Vogt 66, CH-1205 Genève (Suisse)
emmanuel.castella@unige.ch

Suzanne FORET

Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse,
Maison du Parc, F-38380 Saint Pierre de Chartreuse (France)
suzanne.foret@parc-chartreuse.net

Soumis le 20 octobre 2023 | Accepté le 2 mai 2024 | Publié le 23 avril 2025

Claude J., Decoin R., Tissot B., Speight M. C. D., Castella E. & Foret S. 2025. — Vulnérabilité des habitats subalpins face aux changements climatiques : suivi des syrphidés (Diptera) dans la Réserve naturelle nationale des Hauts de Chartreuse (France, Isère) entre 2008 et 2020. *Naturae* 2025 (5): 45-69. <https://doi.org/10.5852/naturae2025a5>

RÉSUMÉ

Dans le cadre du plan de gestion de la Réserve naturelle (RN) nationale des Hauts de Chartreuse (Savoie – Isère, France), deux campagnes de mesure de la faune des syrphes (Diptera) sont réalisées, l'une en 2008, l'autre en 2019-2020. Ces échantillonnages sont effectués avec quatre pièges à interception de type Malaise dans deux sites remarquables composés d'habitats d'altitude (pelouses/landes subalpines et pinèdes). Une réduction significative de la richesse spécifique et de la diversité des espèces est observée au Mont Granier durant la décennie, contrairement à la Dent de Crolles où ces deux paramètres sont plus stables. En revanche, un changement clair dans la composition des espèces pour les deux sites, entre les deux périodes, est mis en évidence. Ces modifications suivent la même trajectoire dans les deux sites, conséquence probable d'un facteur commun d'évolution. L'étude des guildes souligne des contraintes naturelles fortes, illustrées de l'absence de la quasi-totalité des espèces détritivores associées à l'accumulation de la litière et de l'humus. Les caractéristiques naturelles du Massif de la Chartreuse (savane karstique) dans un contexte climatique

MOTS CLÉS
Syrphe,
bioindicateur,
intégrité écologique,
pelouse/lande subalpine,
pinède,
déclin des insectes.

KEY WORDS
Hoverflies,
bioindicator,
ecological integrity,
subalpine grassland/
heath,
Pinus forest,
insect decline.

subalpin imposent des contraintes stationnelles particulières. Cette spécificité explique la présence inattendue de plusieurs espèces liées à des variantes acides (décalcifiées) des pelouses et landes subalpines. Ces espèces ont cependant disparu en 2019-2020. Sur les deux sites, tous les groupes phytophages (–18 %) et zoophages (–23 %) ont connu un fort déclin entre 2008 et 2019-20. Ces déclins sont particulièrement marqués sur le Mont Granier. L'analyse des assemblages d'espèces, avec la base de données Syrph the Net, permet de quantifier une dégradation fonctionnelle (ratio des espèces au rendez-vous sur celles prédites) sur les deux sites d'étude, entre 2008 et 2019-20. À la Dent-de-Crolles, la diminution est de –8 % et au Mont Granier de –27 %. Depuis 2008, on observe également une augmentation marquée des espèces inattendues provenant de la forêt de basse altitude de la zone montagnarde, associées à des peuplements forestiers (hêtraie, sapinière-pessière) qui ne sont pas représentées aux altitudes échantillonnées. Un autre changement concerne la proportion d'espèces provenant d'habitats frais et humides, que l'on trouve également à la périphérie des sites étudiés. Il s'agit d'espèces dont la présence n'est pas prévue sur les sites échantillonnés, car leurs habitats y sont absents. La proportion de cette communauté décroît fortement durant la décennie, passant de 37 à 24 % à la Dent de Crolles et de 34 à 15 % au Mont Granier. Ces diminutions inquiétantes de la syrphidofaune subalpine entre 2008 et 2020 sont certainement plus induites par les perturbations climatiques que ces habitats subalpins subissent de plein fouet depuis un demi-siècle, que par l'impact des pratiques humaines inexistantes ou abandonnées depuis plusieurs décennies. Les interprétations n'ont malheureusement pu être croisées avec d'autres études standardisées locales. Il est préconisé de mettre en place dans la RN des Hauts de Chartreuse plusieurs dispositifs de suivis et de poursuivre l'étude des communautés syrphidiennes sur le long terme.

ABSTRACT

Vulnerability of subalpine habitats to climate change: monitoring of hoverflies (Diptera) in the Hauts de Chartreuse national nature Reserve (France, Isère) between 2008 and 2020.

As part of the management plan for the Hauts de Chartreuse National Nature Reserve (Savoie-Isère, France), surveillance of the syrphid fauna (Diptera) was initiated in 2008, with the sampling programme repeated in 2019-2020. Sampling was conducted using four Malaise traps, on two remarkable sites in high-altitude habitats (subalpine grassland/heath and mountain pine forest). A significant reduction in species richness and diversity was observed at one site (Mont Granier) over the decade between surveys, while at the other (Dent de Crolles) both parameters were more stable. But at both sites there were clear changes in species composition between the two surveys, the changes exhibiting similar characteristics on each site. These similarities suggest the changes are a consequence of a factor operating at regional level, impacting both sites. The natural character of the Chartreuse Massif is karstic savannah in a sub-alpine climate. This is shown by the absence of almost all the detritivorous species associated with the accumulation of litter and humus. This observation is supported by the unexpected presence of several species associated with acidic (decalcified) variants of sub-alpine grasslands and montane/subalpine heath. However, none of these species were recorded during the 2019-20 survey. On both sites all phytophagous (–18%) and zoophagous (–23%) groups showed a sharp decline between 2008 and 2019-20. These declines are particularly noticeable on Mont Granier. Analysis of species assemblages, using the Syrph the Net database, identifies deterioration of habitat functionality (ratio between species present and species predicted) on both of the studies sites, between 2008 and 2019-20. At Dent-de-Crolles the decrease is –8% and at Mont Granier –27%. Since 2008 there has also been a marked increase in unexpected species from lower-altitude, montane zone forest, associated with tree species (beech, spruce, fir) which are not represented at the altitudes sampled. A further change is in the proportion of species from cool, damp subalpine habitats, which are also found on the outskirts of the study sites. These are species not predicted to occur on the sampled sites, because their habitats are absent there. Representation of these species dropped sharply over the decade, from 37% to 24% at Dent de Crolles and from 34% to 15% at Mont Granier. Overall, the sample data show a decrease in the diversity of species “indigenous to” the subalpine habitats represented on the sample sites and other subalpine habitats in the vicinity, accompanied by an increased catch of species from lower altitudes that are associated with habitats not represented on the sample sites. Lack of equivalent data sets from other subalpine sites, for the period 2008 – 2019-20 limit the conclusions which can be drawn from our data. However, the similarity between the decreases in specific components of the subalpine syrphid fauna recorded on the two sites and the accompanying increases in representation of components of the fauna from lower altitudes (and habitats not represented on the sample sites), are cause for concern. It is difficult to attribute them to site management or site use by Man – neither site has been subject to any form of exploitation for decades, and neither is subject to “hands-on” management. But everywhere is now subject to the influences of climate change which has been increasing in amplitude during the last decades. Our results imply significant levels of loss of sub-alpine fauna may already be occurring, at a regional level. They signal the need for more comprehensive sampling of the subalpine syrphid fauna in the Alps, as well as demonstrating the value of continuing its surveillance on the Dent-de-Crolles and Mont Granier sites.



FIG. 1. — *Eristalis* sp. Latreille, 1804. Crédit photo: Jocelyn Claude.

INTRODUCTION

Le récent rapport du Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services (Brondizio *et al.* 2019) dresse un état des lieux plus qu'inquiétant du déclin de la biodiversité mondiale, associé aux activités humaines et leur empiètement sur les habitats naturels. De nombreux espaces, notamment subalpins et alpins, restent encore relativement épargnés des conséquences directes des activités humaines (extension de l'urbanisation, construction d'infrastructures linéaires de transport, intensification des activités agricoles, etc.) mais les conséquences des changements climatiques y sont indiscutables, définitives et parfois irréversibles (Masson-Delmotte *et al.* 2021).

Localement en France, et face à ce constat, une des plus importantes problématiques actuelles communes à tous les gestionnaires d'espaces naturels est d'évaluer la fonctionnalité des écosystèmes présents et de connaître leur état de conservation. Le but est de mettre en place une gestion écologique durable des sites (ou de l'affiner lorsqu'elle existe) en tenant compte des contextes locaux et globaux relatifs aux espèces et à leurs habitats, ainsi qu'aux changements climatiques. Des espèces, ou groupes d'espèces, indicatrices de la qualité des milieux sont ainsi couramment utilisées pour ces évaluations.

Dans la Réserve naturelle (RN) nationale des Hauts de Chartreuse (gestionnaire: Parc naturel régional de Chartreuse, Isère – 38), une étude sur les Diptères syrphidés est réalisée en 2008 sur deux sites subalpins (Speight & Castella 2010).

Toujours dans le cadre du plan de gestion de cet espace protégé (RNHC 2019), une seconde campagne est réalisée en 2019-2020 (Claude *et al.* 2020).

Après traitements statistiques, les données sont analysées et comparées selon la méthode Syrph the Net (StN; Speight 2017), en se basant sur les caractères bioindicateurs des espèces de syrphidés au stade larvaire.

Cet article a deux objectifs principaux :

- rendre disponibles des données entomologiques acquises entre 2008 et 2020 au sein d'un espace naturel protégé, et ce dans un contexte de questionnement global concernant les changements affectant les populations d'insectes (Hallmann *et al.* 2017; Wagner 2020; Crossley *et al.* 2020; Widmer *et al.* 2021; Barendregt *et al.* 2022);

- fournir des éléments d'analyse de ces données plus approfondis, focalisés sur deux aspects : la recherche de changements temporels dans les assemblages de syrphidés et l'évaluation de l'intégrité écologique (IE) des milieux échantillonnés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LES SYRPHIDAE : DE BONS BIOINDICATEURS

Les Syrphidés (Fig. 1) constituent une famille de diptères bien représentée en France, où plus de 500 espèces sont répertoriées (Speight *et al.* 2020). Ils occupent la quasi-totalité des habitats naturels, ainsi que la majorité des composantes de ces

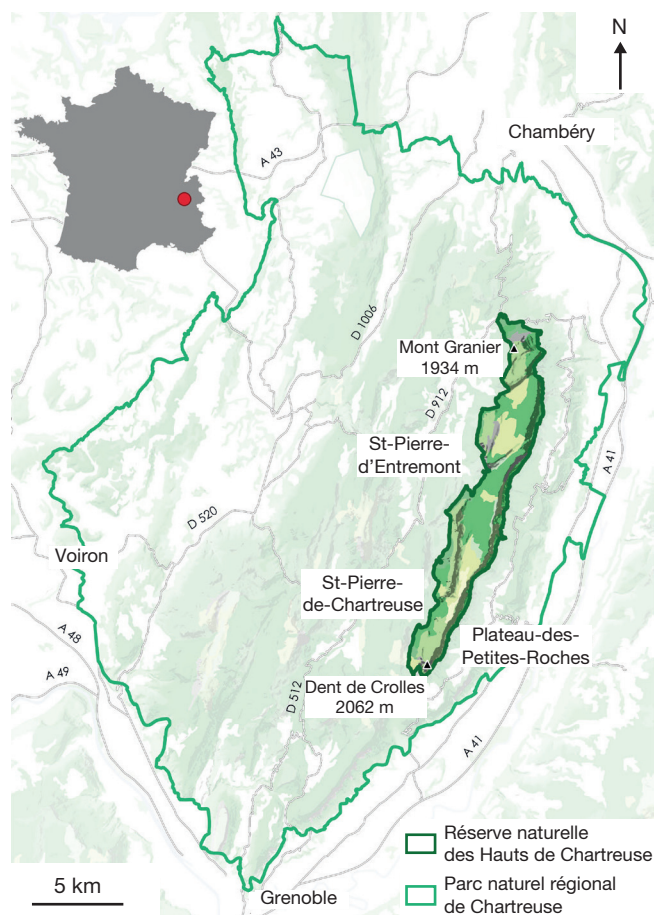


FIG. 2. — Délimitation de la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse. Source: www.parc-chartreuse.net, dernière consultation le 9 octobre 2023.

habitats, depuis la zone racinaire de la strate herbacée jusqu'à la canopée des arbres. Ces caractéristiques, parmi d'autres, font des syrphidés un outil précieux dans le cadre d'études environnementales cherchant à interpréter et à évaluer la qualité des habitats (Vanappelghem 2011).

À l'état larvaire et à l'échelle de l'espèce, les syrphes utilisent des niches écologiques restreintes et ont des exigences strictes, ce qui fait d'eux d'excellents bio-indicateurs (Speight 1989; Sarthou 1996; Good & Speight 1996; Sommaggio 1999; Burgio & Sommaggio 2007; Sarthou & Sarthou 2010). Ainsi il est possible, à l'aide de ce taxon, de couvrir la quasi-totalité des habitats naturels, une grande variété de leurs niches écologiques sur trois niveaux trophiques : zoophage, microphage et phytophage (Castella *et al.* 2008). En comparaison avec d'autres groupes d'insectes, cette conjonction semble actuellement unique (Goeldlin *et al.* 2003; Sarthou & Speight 2005; Fayt *et al.* 2006; Redon 2009; Speight 2017).

La plupart des imagos participent activement à la pollinisation en se nourrissant de nectar et de pollen (Jauker *et al.* 2009; Rader *et al.* 2011, 2020; Speight 2012; Doyle *et al.* 2020). Les syrphes, même forestiers, ont besoin des zones ouvertes fleuries comme les prairies et les pelouses pour s'alimenter. Ils sont alors amenés à effectuer des déplacements pour satisfaire leurs besoins.

LA RÉSERVE NATURELLE NATIONALE

DES HAUTS DE CHARTREUSE ET LES DEUX SITES ÉTUDIÉS

La Réserve naturelle nationale des Hauts de Chartreuse, dans les Préalpes françaises du Nord, protège des habitats des étages montagnard et subalpin entre 900 et 2062 m d'altitude pour une surface de 4450 ha (Fig. 2). Sa position en limite nord de l'entomofaune méditerranéenne en fait un territoire remarquable, notamment pour les invertébrés terrestres (RNHC 2019).

Comme les autres massifs préalpins septentrionaux, le Massif de la Chartreuse est soumis à un climat océanique montagnard caractérisé par des précipitations abondantes en toutes saisons avec cependant deux maxima, l'un à la fin du printemps, l'autre au début de l'hiver. Ces précipitations s'élèvent à 2200 mm d'eau par an, cummul annuel dépassant même 3000 mm dans les secteurs culminants vers 1800 m d'altitude (RNHC 2019). Un tiers de ces précipitations se produit sous forme de neige. La température moyenne annuelle oscille entre 6 et 10 °C (période de référence 1976-2005).

Deux sites subalpins, plus ou moins ouverts, sont étudiés : la Dent de Crolles et le Mont Granier. L'objectif principal est d'étudier les cortèges de syrphes dans deux sites de la RN et leur évolution depuis 2008. L'objectif secondaire est de comparer les effets de l'arrêt récent (depuis 2007 – Crolles) et ancien (depuis 1960 environ – Granier) du pâturage en estive sur ces deux sites.

La Dent de Crolles et le Mont Granier se composent d'une mosaïque de pelouses et landes subalpines du *Seslerion caeruleae*, sur des formations calcaires dures et karstiques (balmes, lapiez, dalles rocheuses et falaises) imbriquées dans une pinède de Pins à crochets (*Rhododendro ferruginei* – *Vaccinon myrtilli*). Les habitats principaux correspondants dans la nomenclature StN (Speight 2020) sont la pelouse et la lande d'altitude (Habitat StN n°23132 : « Subalpine/alpine unimproved, Calcareous ») et la pinède (habitat StN n°1755 : « Karstic mountain pine savanna »). Les formations rocheuses et dérivées (Tapis à dryades des crêtes rocaillieuses notamment à la Dent de Crolles, et falaises calcaires ombragées à fougères et mousses au Mont Granier) sont prises en compte par encodage de l'habitat supplémentaire StN n°750 « rock outcrops in open » dans les deux habitats principaux.

ÉCHANTILLONNAGE DES SYRPHIDÉS

Quatre pièges à interception de type tente Malaise (Malaise 1937; Fig. 3), non autoportées, de dimension 1,7 m de long par 1,2 m de large et d'une hauteur de 1,7 m au point le plus haut et 0,95 m de point le plus bas, ont été placés de juin à septembre dans chacun des deux sites.

Les tentes Malaise ont été disposées par couple de deux, espacées de maximum 250 m à proximité de ressources nectarifères ou de lignes de vol (lisière, falaises, etc.). En 2019-2020, les emplacements sont identiques à ceux de 2008 mais l'échantillonnage a simplement été étalé sur deux années afin de minimiser l'impact d'une année défavorable (Tableau 1).

Depuis la première mesure en 2008, la fréquentation du site a fortement augmenté (entre 24 et 36 % entre 2014 et 2022 suivant les sites; RNHC comm. pers.) accentuant



FIG. 3. — Échantillonnage des syrphidés dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse à l'aide de huit pièges d'interception de type Malaise (TM) : **A**, TM 117 ; **B**, TM 127 ; **C**, TM 118 ; **D**, TM 128 ; **E**, TM 115 ; **F**, TM 126 ; **G**, TM 116 ; **H**, TM 125. Pour la correspondance avec les numéro des pièges de 2008, voir Tableau 1. Crédits photos: Jocelyn Claude (A, B, C, D, F, G, H); Suzanne Foret (E). Plus d'images sont consultables dans Speight & Castella (2010) et Claude *et al.* (2020).

TABLEAU 1. — Correspondance des deux plans d'échantillonnage des syrphidés de la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse à l'aide de pièges d'interception de type Malaise. L'effort de capture est donné en jours, les coordonnées (référentiel Lambert 93) et les altitudes en mètres. Les pièges de 2019-2020 ont fonctionné plus longtemps, les données des relevés au-delà des dates affichées n'ont cependant pas été utilisées pour les analyses.

Sites	Échantillonnage 2008			Échantillonnage 2019-2020			X	Y	Altitude
	Tente Malaise	Période 2008	Effort de capture	Tente Malaise	Période 2019-2020	Effort de capture			
Dent de Crolles	Crol C	2.VI-8.IX	98	127	20.V-10.IX.2020	113	923 869	6 473 039	1755
	Crol D	2.VI-8.IX	98	128	20.V-10.IX.2020	113	923 653	6 473 035	1776
	Crol E	2.VI-8.IX	98	118	30.V-04.IX.2019	97	923 815	6 472 979	1762
	Crol F	2.VI-8.IX	98	117	30.V-04.IX.2019	97	923 907	6 473 055	1756
Mont Granier	Gran A	4.VI-9.IX	97	116	29.V-04.IX.2019	98	928 786	6 487 650	1837
	Gran C	4.VI-9.IX	97	126	19.V-4.IX.2020	108	928 957	6 487 852	1750
	Gran E	4.VI-9.IX	97	125	19.V-4.IX.2020	108	928 721	6 487 679	1832
	Gran F	4.VI-9.IX	97	115	29.V-04.IX.2019	98	928 925	6 487 843	1768

considérablement le risque de vandalisme (les pièges du Mont Granier ont d'ailleurs été détruits fin septembre 2019 – hors période d'analyse des données). Dans la mesure du possible, les mêmes emplacements ont été utilisés. Dans le cas où un repositionnement a été nécessaire (éloignement de 15 m en moyenne, maximum 40 m), trois points d'amélioration ont été travaillés pour plus de robustesse et de représentativité des données :

- augmentation des capacités d'interception des pièges Malaise : les pièges ont été déplacés dans des lignes de vols (lisières) et/ou proche de ressources nectarifères pour optimiser leur capacité d'interception (Vanappelghem *et al.* 2020), ce qui n'avait pas forcément été le cas en 2008 (Speight & Castella 2010) ;
- diminution des risques liés aux contraintes climatiques et aux aléas interannuels : les résultats contemporains ont été obtenus en étalant le piégeage sur 2019 et 2020 (n = deux tentes Malaise par site et par an) ;
- augmentation de l'effort de capture en augmentant la période d'échantillonnage surtout au printemps. Les pièges ont été installés entre cinq et 15 jours plus tôt qu'en 2008. En fin de saison, les pièges ont été maintenus plus longtemps qu'en 2008, jusqu'aux premières neiges (l'objectif étant purement faunistique, en échantillonnant le plus possible les autres groupes d'insectes), mais les données automnales n'ont pas été incluses pour une meilleure comparaison. En moyenne, les tentes Malaise ont donc été fonctionnelles durant 97,5 jours en 2008 contre 104 jours en 2019-2020, soit 6,5 jours supplémentaires par piège.

ANALYSE DES DONNÉES

Traitements statistiques

Des estimations de richesse spécifique mesurée sur des échantillons égaux du point de vue de l'abondance ont été calculées par la technique dite « de raréfaction » (Heck *et al.* 1975 ; Krebs 1999). Le nombre d'individus est déterminé à partir de l'effectif du moins abondant des échantillons comparés. Le nombre employé ici est de 700 individus. Les richesses raréfiées ont une valeur comparative entre sites, il ne s'agit pas d'une estimation de la richesse absolue mais cela correspond à une mesure de diversité, celle-ci dépendant de l'abondance relative des espèces (comme les indices de diversité

classiques de Shannon, de Simpson ou de Hill). Les calculs ont été effectués avec la librairie *vegan* développée pour le logiciel R (Oksanen *et al.* 2020). Une analyse factorielle des correspondances (AFC) (Thioulouse *et al.* 2018) a été utilisée pour décrire la similarité faunistique (diversité) des huit sites de capture ainsi que la différence de composition entre les deux stations (Mont Granier et Dent de Crolles) pour chaque campagne. Les données d'abondances sont log-transformées ($\log(x+1)$). Des analyses inter-classes permettent de quantifier et de tester la significativité des différences (entre sites, entre dates et entre sites*dates).

Deux autres paramètres ont également été étudiés :

- la complétude de l'inventaire, soit la proportion des espèces observées par rapport au nombre d'espèces totales estimées (Marcon 2017), a été évaluée sur chaque site *via* SpadeR (Chao *et al.* 2016a). Dans ce genre de situation, le test jackknife, d'ordre 1 ou 2, est utilisé. Le jackknife1 utilise le nombre de singletons pour estimer le nombre d'espèces non détectées, et le jackknife2 utilise le nombre de singletons et de doubletons pour estimer ce nombre d'espèces non détectées (Burnham & Overton 1978) ;
- le taux de couverture, soit la fraction estimée de la population totale des individus de la communauté du site qui appartiennent aux espèces représentées dans l'échantillon (Chao *et al.* 2016a). Cette extrapolation, utilisée pour évaluer l'effort d'échantillonnage mis en œuvre à chaque passage, a été réalisée avec *iNEXT* (Chao *et al.* 2016b). Ces analyses permettent aussi d'estimer l'effort supplémentaire nécessaire pour se rapprocher de l'exhaustivité (théorique). Étant donné que le même effort d'échantillonnage a été appliqué pour chaque passage pour les deux sites, des estimations non asymptotiques ou empiriques sont rapportées sur la base des courbes d'échantillonnage de raréfaction et d'extrapolation sans discontinuité pour le nombre de Hill $q = 0$, équivalent à l'indice de diversité de Simpson. Des résultats similaires ont également été obtenus en utilisant des estimations asymptotiques. Les intervalles de confiance à 95 % ont été calculés en utilisant une procédure avec 200 répétitions. L'indice de Simpson fournit une mesure de l'uniformité de la répartition des nombres enregistrés pour chaque espèce au sein d'une communauté, et son utilisation est recommandée par Magurran (2004) dans ce contexte.

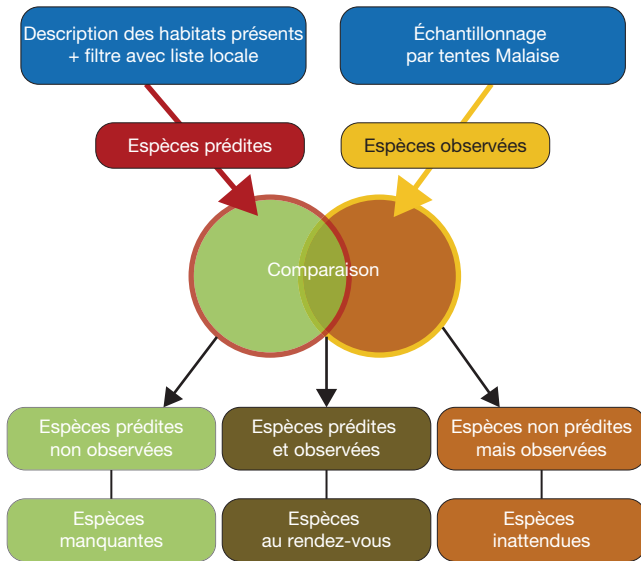


Fig. 4. — Principe de l'analyse Syrph the Net.

Syrph the Net: étude des assemblages d'espèces

La méthode d'acquisition des données dans le cadre du diagnostics StN est fondée sur l'interception aléatoire, par piège Malaise, des imagos de syrphes (lors de leurs déplacements). La faible capacité de dispersion de ces derniers (moins de 200 m en dehors d'une dizaine d'espèces migratrices) permet d'utiliser les caractères indicateurs des espèces à l'état larvaire (Speight 2017) pour réaliser des diagnostics écologiques (Vanappelghem *et al.* 2020). L'analyse des données avec StN tiennent compte des variations interannuelles des dynamiques de population et du caractère aléatoire de l'échantillonnage inhérent au piège Malaise et permet de comparer, pour chacun des habitats et à chaque réplikat, le peuplement de syrphes observé par rapport à un peuplement attendu.

Alimentant une base de données, l'importante connaissance sur l'écologie larvaire de cette famille de diptères a permis l'émergence du système expert StN. Celui-ci utilise un « encodage flou » (Castella & Speight 1996; Speight 2017), ce qui le distingue des autres bases de données entomologiques actuelles (utilisant un langage binaire). C'est-à-dire que dans chaque habitat, les associations des syrphes avec leur micro-habitat larvaire sont encodées de 0 à 3 en fonction des degrés de typicité.

À partir des habitats présents, une liste des espèces européennes prédites dans les habitats du site est constituée. Celle-ci est ensuite filtrée par la liste locale de référence. Pour les analyses suivantes, celle-ci correspond à la liste des syrphes du département de l'Isère (Speight *et al.* 2020), en incluant les données de la Réserve intégrale du Lauvitel dans le Parc national des Écrins (Bourg-d'Oisans – Decoin *et al.* 2020), sont ajoutées et consolident la liste locale de référence utilisée, soit 255 espèces.

La comparaison de la liste des espèces prédites avec celle des espèces observées, permet trois descripteurs (Fig. 4) :

- les espèces dites « au rendez-vous », exprimées en pourcentage des espèces prédites, indiquent l'intégrité écologique

TABLEAU 2. — Classes de pourcentage utilisées pour l'évaluation des intégrités et de la qualité de la description du site (selon Vanappelghem *et al.* 2020).

Classes	Intégrité / Qualité du modèle
[0-20 %]	Très faible
[21-40 %]	Faible
[41-50 %]	Moyenne
[51-75 %]	Bonne
[76-85 %]	Très bonne
[86-100 %]	Excellente

de l'habitat selon les seuils détaillés (Tableau 2). L'intégrité écologique est une notion exprimant la capacité d'accueil du milieu et rendant compte de sa fonctionnalité (Hobbs *et al.* 2010). La traduction littérale anglaise est « fonction de maintien de la biodiversité », ici l'expression est un raccourci. Un site ou un habitat possédant une fonction de maintien de la biodiversité écologique élevée est considéré comme ayant des fonctions écologiques intègres et non altérées ;

- les espèces dites « inattendues », exprimées en pourcentage des espèces prédites, renseignent sur la typicité des cortèges subalpins ;

- les espèces dites « manquantes », car prédites mais non observées, traduisent des dysfonctionnements dans l'habitat.

La nomenclature des espèces suit celle de Speight *et al.* 2020.

RÉSULTATS ET ANALYSES

CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE ET ESPÈCES REMARQUABLES

La liste combinée entre 2008 et 2020 dans les deux sites est de 160 espèces de syrphes (Annexe 1). Cela représente 63 % de la liste de l'Isère et 29 % de la faune française.

La liste de l'Isère atteint désormais 255 espèces, se situant dans les dix départements les plus riches de France. Pour comparaison, la richesse spécifique dans le Doubs est de 335 espèces, 293 dans le Jura (Langlois *et al.* 2022), 232 dans le Haut-Rhin ou encore 352 dans la Haute Savoie (Speight *et al.* 2020).

Compte tenu de leurs statuts de conservation préoccupants et de leur déclin au niveau européen comme français, les espèces *Brachypalpus chrysites*, *Cheilosia faucis*, *C. pedestris*, *Microdon mutabilis*, *Paragus absidatus* et *Spilomyia manicata* (pour l'ensemble du document, le nom complet de chaque espèce figure en Annexe 1) sont considérées comme fortement patrimoniales à l'échelle de la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse selon les critères de StN (Speight *et al.* 2020). *Cheilosia pedestris* n'a été contactée qu'en 2008. Les cinq autres sont découvertes en 2019-2020.

Les forêts anciennes (avec de très vieux arbres), présentes dans les marges altitudinales proches des deux sites étudiés, abritent *Brachypalpus chrysites* et *Spilomyia manicata*. Les quatre autres espèces à forte valeur patrimoniale exploitent les pelouses subalpines (Speight *et al.* 2020).

TABLEAU 3. — Richesse moyenne des espèces pour un nombre donné de pièges dans chacun des quatre ensembles de données récoltées entre 2008 et 2020 dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse. Les moyennes sont calculées sur toutes les combinaisons possibles du nombre de pièges. Les nombres entre parenthèses sont les intervalles de confiance (IC) de 95 % autour de la moyenne donnée. Il n'y a pas d'IC pour le nombre total de pièges dans chaque ensemble de données, une seule combinaison pour le nombre total de pièges étant possible.

Site	Une tente Malaise	Deux tentes Malaise	Trois tentes Malaise	Quatre tentes Malaise
Dent de Crolles 2008	64,2 (59,7-68,7)	83,5 (75,9-91,1)	96,5 (89,1-103,9)	106
Dent de Crolles 2019-2020	65,2 (43,8-86,6)	88,5 (69,5-107,5)	103,2 (92,8-113,6)	113
Mont Granier 2008	65,2 (36-94,4)	87,2 (68,2-106,2)	100 (90,4-109,6)	107
Mont Granier 2019-2020	33 (11-55)	48,2 (29-67,4)	58 (43,3-72,7)	66

TABLEAU 4. — Richesse totale observée et richesse raréfiée des Diptères Syrphidés (nombre moyen d'espèces sur 700 individus capturés pour chaque jeu de données, avec leur IC 95 %), par site et sur toute la saison, pour chacun des huit pièges Malaise dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020.

Site	Richesses spécifiques observées	Richesses raréfiées pour 700 individus et intervalles de confiance à 95 %	Abondances totales observées
Dent de Crolles 2008	106	75,8 (68,8-82,8)	2210
Dent de Crolles 2019-2020	113	75,2 (67,9-82,5)	2970
Mont Granier 2008	107	77 (70,1-83,9)	2212
Mont Granier 2019-2020	66	64 (62,2-65,9)	735

TABLEAU 5. — Estimateur de la couverture de l'échantillon de référence, mesures de diversité totale avec IC à 95 % et complétude des données à partir des effectifs respectifs des espèces de syrphes échantillonnées dans les deux sites de la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020.

Site	Richesses spécifiques observées	Diversité totale (jackknife1) et intervalles de confiance à 95 %	Complétude	Estimateur de la couverture de l'échantillon de référence
Dent de Crolles 2008	106	131 (121-149)	81 %	98,87 %
Dent de Crolles 2019-2020	113	138 (128-156)	82 %	99,16 %
Mont Granier 2008	107	136 (124-155)	79 %	98,69 %
Mont Granier 2019-2020	66	86 (77-103)	77 %	97,34 %

ABONDANCES ET RICHESSES SPÉCIFIQUES

La richesse spécifique (R_s) de la Dent de Crolles de 2008 est extrêmement similaire à celle de 2019-2020 (Tableau 3). Par exemple, la richesse moyenne pour trois pièges et sur les deux passages, est de 96,5 espèces en 2008 (89,1-103,9) contre 103,2 (92,8-113) en 2019-2020, nombres considérés comme identiques. *A contrario*, les résultats obtenus au Mont Granier montrent des niveaux différents : trois pièges en 2019-2020 mesurent une richesse spécifique nettement inférieure à celle de 2008 ($R_{s2008} = 100 \pm 90,4-109,6$ vs $R_{s2019-2020} = 58 \pm 43,3-72,7$).

Aucune différence du nombre moyen d'espèces, sur 700 individus capturés, n'est obtenue à la Dent de Crolles entre 2008 et 2019-2020 (même estimation de la diversité au seuil de 5 %, Tableau 4). Au Mont Granier en 2019-2020, la différence est significative avec quasiment 41 espèces en moins par rapport à 2008.

Suivant Brose *et al.* (2003) et les très bons taux de complétude obtenus (situés entre 77 et 82 % du ratio des espèces observées sur celles estimées par jackknife ; Tableau 5), l'estimateur jackknife d'ordre 1 a été retenu pour la mesure de diversité syrphidologique totale.

La diversité syrphidologique totale estimée à la Dent de Crolles (jackknife1) est équivalente en 2008 et 2019-2020 (valeurs centrales proches et intervalles de confiance chevauchants ; Tableau 5). En revanche, au Mont Granier, les valeurs

des deux répliquats sont significativement différentes et en baisse par rapport à 2008 ($Diversité_{2008} = 136 \pm 124-155$ vs $Diversité_{2019-2020} = 86 \pm 77-103$).

La complétude (ratio jackknife1/ R_s observée) des échantillons de la Dent de Crolles dépasse les 80 % lors des deux passages, résultat très satisfaisant et attestant d'un bon rendement d'échantillonnage. Au Mont Granier, les niveaux de complétude des données sont un peu plus faibles et en baisse entre 2008 et 2019-2020 ($Complétude_{2008} = 79$ % et $Complétude_{2019-2020} = 77$ %).

ÉVALUATION DE L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE

Pour chaque site et chaque passage, les estimateurs de la couverture de l'échantillon de référence sont forts, très proche de 100 % (Fig. 5). À la Dent de Crolles, la couverture est en légère augmentation entre les deux passages, passant de 98,87 % en 2008 à 99,16 % en 2019-2020. Au Mont Granier, ce taux quasiment aussi fort en 2008 qu'à la Dent de Crolles, passe de 98,69 % à 97,34 % en 2019-2020 et cela malgré un nombre de jours de piégeage plus conséquent en 2019-2020. Cette diminution du taux de couverture indique que la part des espèces non échantillonnées (couverture –100) est plus grande en 2019-2020 qu'en 2008.

À la Dent de Crolles, le nombre d'espèces échantillonnées (représenté par un point ou un triangle sur la courbe de raré-

faction) n'atteint, dans les deux cas, pas encore le niveau de la diversité totale estimée (Fig. 5). Les deux courbes suivent absolument la même trajectoire d'échantillonnage, mais la diversité échantillonnée en 2019-2020 est plus forte qu'en 2008 ($n = 2970$ vs 2210). La différence entre les deux répliquats semble liée aux abondances, plus fortes en 2019-2020. Ce résultat pourrait être induit par les améliorations d'échantillonnage apportées depuis 2008. Le repositionnement des tentes Malaise aurait donc occasionné une augmentation de l'abondance totale, et donc de la richesse spécifique observée. Les niveaux de richesse raréfiée et de diversité totale restent cependant significativement similaires. Il semblerait donc que le repositionnement de certains pièges en 2019-2020 par rapport à 2008 n'ait pas eu d'impact sur l'échantillonnage total.

Au Mont Granier, non seulement le nombre d'espèces échantillonnées en 2019-2020 est bien plus faible qu'en 2008, mais les courbes de raréfaction des deux répliquats ne suivent pas les mêmes trajectoires (Fig. 6). En suivant l'extrapolation de l'échantillonnage de 2019-2020 et en se référant à un même nombre d'individus capturés (par exemple celui de 2020), une nette différence (plus de 20 espèces en diminution) est observée par rapport à 2008. Ce résultat est également en adéquation avec les mesures de richesse et de diversité, significativement en baisse pour ce site. Seule la tente Malaise (TM126) a été décalée de 40 m de l'emplacement Gran C pour être positionnée dans une lisière (plus favorable à l'interception). Ce repositionnement d'un seul des quatre pièges ne peut expliquer à lui seul ces différences d'abondance et de richesse, trois tentes Malaise permettant de collecter plus de 90 % des espèces de l'échantillon (Tableau 3).

COMPOSITION

Le traitement par analyse factorielle des correspondances (AFC) de l'ensemble de données de la Figure 7, révèle des différences dans la composition des espèces (et non dans la richesse ni l'abondance) entre les échantillons (c'est-à-dire ici les pièges individuels). L'effet de changement temporel des assemblages d'espèces (14,6 % de la variabilité du jeu de données) est supérieur à la différence entre les deux sites (9,3 % de la variabilité). Ces changements au sein des communautés dans chacun des deux sites suivent la même trajectoire à la Dent de Crolles et au Mont Granier, ce qui peut être interprété comme étant la cause d'un facteur commun d'évolution. La différence entre le site du Mont Granier et celui de la Dent de Crolles est globalement conservée entre les deux répliquats, mais la divergence entre les deux sites augmente en 2019-2020 (plan factoriel de droite).

DIAGNOSTIC ÉCOLOGIQUE SYRPH THE NET

Intégrité écologique

Parmi les 85 espèces prédites dans les habitats des deux sites, les deux nombres d'espèces au rendez-vous en 2019-2020 sont en baisse par rapport à 2008 (Tableau 6). Inversement, les deux listes des espèces manquantes (Annexe 2) augmentent entre les deux passages, passant à 27 espèces à la Dent de Crolles en 2019-2020 (alors que 20 l'étaient en 2008), et passant à 45 espèces au Mont Granier en 2019-2020 (alors que 22 manquaient en 2008).

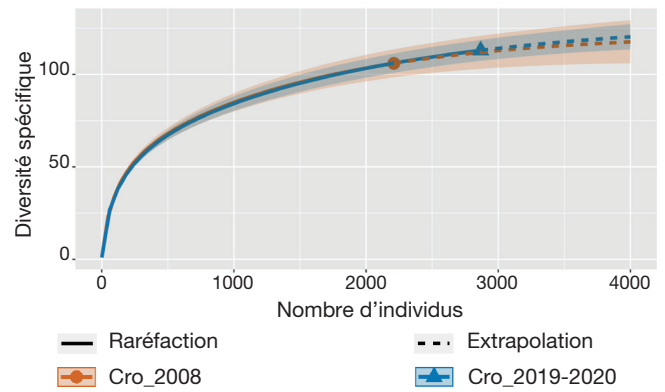


Fig. 5. — Modélisation de la courbe de raréfaction des espèces de syrphes à la Dent de Crolles (Cro) avec quatre tentes Malaise en 2008 et en 2019-2020.

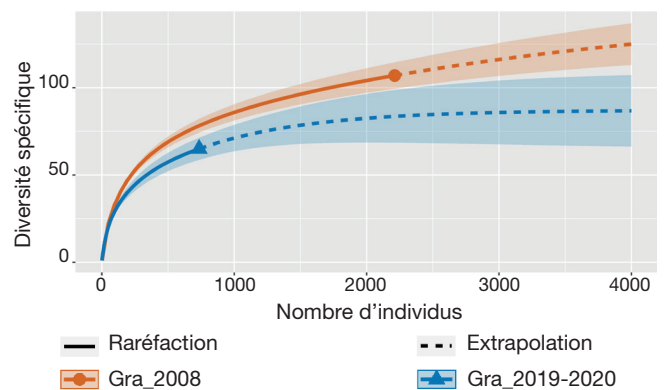


Fig. 6. — Modélisation de la courbe de raréfaction des espèces de syrphes au Mont Granier (Gra) avec quatre tentes Malaise en 2008 et en 2019-2020.

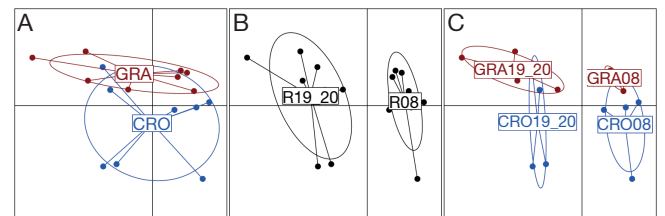


Fig. 7. — Analyse factorielle des correspondances décrivant la diversité spécifique entre échantillons (sur chaque image, les 16 points sont les quatre pièges * deux sites [GRA, CRO] * deux répliquats) obtenus entre 2008 et 2020 dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse. Les deux axes de chaque plan factoriel résument respectivement 15,5 % (F1 – horizontal) et 12,2 % (F2 – vertical) de la diversité totale. **A**, regroupement des échantillons par site (9,3 % de la diversité, $p = 0,03$); **B**, regroupement des échantillons par répliquat (14,6 % de la diversité, $p = 0,001$); **C**, regroupement des échantillons par site et par répliquat (31,5 % de la diversité, $p = 0,001$). Abréviations: **CRO**, Dent de Crolles; **GRA**, Mont Granier; **R**, répliquat.

En dix ans, une baisse de 8 % de la fonctionnalité écologique à la Dent de Crolles est mesurée (Tableau 6), passant de très bonne ($65/85 = 76$ %) en 2008 à bonne en 2019-2020 ($58/85 = 68$ %). Au Mont Granier, l'intégrité écologique obtenue en 2019-2020 est moins bonne et de niveau moyen ($40/85 = 47$ %). Elle était nettement meilleure en 2008 ($63/85 = 74$ %), soit une baisse mesurée de -27 % de la fonctionnalité écologique durant la décennie.

TABEAU 6. — Évolution du nombre d'espèces de syrphes selon les catégories d'assemblage déclinées par l'analyse Syrph the Net à la Dent de Crolles et au Mont Granier entre 2008 et 2019-2020 dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse.

	Dent de Crolles			Mont Granier		
	2008	2019-2020	Différence	2008	2019-2020	Différence
Espèces prédites	85	85	–	85	85	–
Espèces observées	106	113	+7	107	66	–41
Espèces au rendez-vous	65	58	–7	63	40	–23
Espèces manquantes	20	27	+7	22	45	+13
Espèces inattendues	41	55	+14	44	26	–18
Intégrité écologique (rendez-vous/prédites)	76%	68%	–8%	74%	47%	–27%
Typicité du cortège (rendez-vous/observées)	61%	51%	–10%	59%	61%	+2%

Évolution des guildes

Les espèces au rendez-vous dans les deux sites peuvent être regroupées selon leur régime trophique à l'état larvaire, et classées selon leur niveau de présence à chacune des deux répliquats.

La guildes des espèces microphages non saproxyliques (détritivores) est la moins bien représentée dans les deux sites étudiés (Fig. 8). Ce point faible « structurel » était déjà constaté en 2008 : l'absence de la quasi-totalité de cette guildes s'explique par les caractéristiques naturelles du Massif de la Chartreuse (savane karstique et contexte climatique subalpin) qui imposent des contraintes naturelles fortes. Cela se traduit notamment par l'absence, dans les pelouses subalpines et la pinède, de micro-habitats humides avec accumulation d'humus et de matières ou débris organiques.

Les fortes diminutions entre 2008 et 2020 des espèces composant la guildes phytophage sont surtout remarquées au Mont Granier (–18 %, soit une différence de cinq espèces : *Cheilosia hercyniae*, *C. insignis*, *C. longula*, *C. urbana*, *C. vangaveri*) et zoophages (aphidiphages principalement –23 %, soit 16 espèces en moins : *Dasyrphus albostratus*, *D. venustus*, *Megasyrphus erraticus*, *Melangyna compositarum*, *M. ericarum*, *Melangyna lasiophthalma*, *M. umbellatarum*, *Paragus constrictus*, *P. haemorrhous*, *P. punctulatus*, *Parasyrphus annulatus*, *Pa. lineolus*, *Sphaerophoria scripta*, *Syrphus ribesii*, *S. torvus*, *S. vitripennis*, *Xanthandrus comtus*).

Typicité du cortège et espèces inattendues

Globalement, la typicité du cortège des syrphes subalpins (pourcentage des espèces au rendez-vous sur les prédites), oscille entre 51 et 61 % sur la période 2008-2020 (Tableau 6). Ce résultat est assez bon, selon les seuils de StN, mais ne permet pas de juger d'une typicité optimale des cortèges en présence dans la mosaïque de pelouses et landes subalpines. Au Mont Granier, la typicité du cortège des syrphes subalpins est assez stable et assez bonne entre les deux passages (59 % en 2008 ; 61 % en 2019-2020). Elle diminue cependant de 10 % à la Dent de Crolles durant la décennie (61 % en 2008 ; 51 % en 2019-2020).

Ce manque de typicité des cortèges subalpins est lié à une part importante d'espèces inattendues dans les deux échantillons. Près de la moitié des espèces observées à la Dent de Crolles ($n = 41$, soit 39 % des observées en 2008 ; $n = 55$, soit 49 % en 2019-2020) sont en effet non prédites (Tableau 7). Au Mont Granier, les espèces inattendues diminuent durant la

décennie (44 en 2008 ; 26 en 2019-2020), tout comme celles au rendez-vous (63 en 2008 ; 40 en 2019-2020). En proportion, les espèces inattendues représentent cependant une part non négligeable des deux répliquats, soit 41 % des espèces observées en 2008 ($n = 44/107$) et 39 % en 2019-2020 ($n = 26/66$). À noter que cette proportion d'espèces inattendues reste stable durant la décennie au Mont Granier.

Durant toute la chronique, la part des espèces forestières parmi les espèces inattendues est la plus forte et suit une augmentation importante, notamment à la Dent de Crolles (+13 % ; les espèces arrivant depuis 2008 sont notamment *Baccha elongata*, *Brachypalpus lentus*, *Brachypalpus chrysites*, *Cheilosia impudens*, *Criorhina asilica*, *C. berberina*, *C. floccosa*, *Ferdinandea cuprea*, *Merodon moenium*, *Pelecocera tricineta*, *Pipizella annulata*, *Platycheirus scutatus*, *Spilomyia manicata*, *Volucella inanis*, *V. pellucens*, *Xylota xanthocnemata*), passant de 39 % en 2008 ($n = 16/41$) à 53 % en 2019-2020 ($n = 29/55$; Tableau 7). Au Mont Granier, la proportion des espèces des peuplements de hêtraie, de sapinière et de pessière des périphéries est un peu moins prégnante mais représente toutefois 30 % de la part des espèces observées en 2008 ($n = 13/44$) et double quasiment, soit 58 %, en 2019-2020 ($n = 15/26$; sur les 26 inattendues lors du second passage, les 15 espèces suivantes sont liées à la hêtraie et au résineux à proximité du Mont Granier : *Baccha elongata*, *Cheilosia personata*, *Chrysotoxum octomaculatum*, *Eumerus grandis*, *E. tarsalis*, *Eupeodes nitens*, *Melanostoma scalare*, *Meligramma cincta*, *Merodon moenium*, *Pelecocera tricineta*, *Pipiza quadrimaculata*, *Platycheirus albimanus*, *P. scutatus*, *Volucella inanis*, *V. pellucens*).

Un second assemblage composé d'espèces des prairies/pelouses représente en moyenne plus de 22 % des espèces inattendues. À la Dent de Crolles, les espèces de ces biotopes sont principalement affiliées aux prairies de plaine en 2008 et en 2019-2020. Leur proportion augmente légèrement durant la décennie, passant de 10 % en 2008 ($n = 4/41$) à 13 % en 2019-2020 ($n = 7/55$). Au Mont Granier, l'influence des espèces de plaine est moins importante, tout du moins en 2008, et une proportion majoritaire concerne les syrphes de prairies/pelouses montagnardes : ces espèces représentent 18 % des espèces inattendues ($n = 8/44$) en 2008 et seulement 8 % ($n = 2/26$) en 2019-2020, soit une baisse de 10 % en 10 ans. La part des espèces de plaine, faible en 2008 (9 % ; $n = 4/44$), passe donc à 12 % en 2019-2020 ($n = 3/26$). Toujours parmi

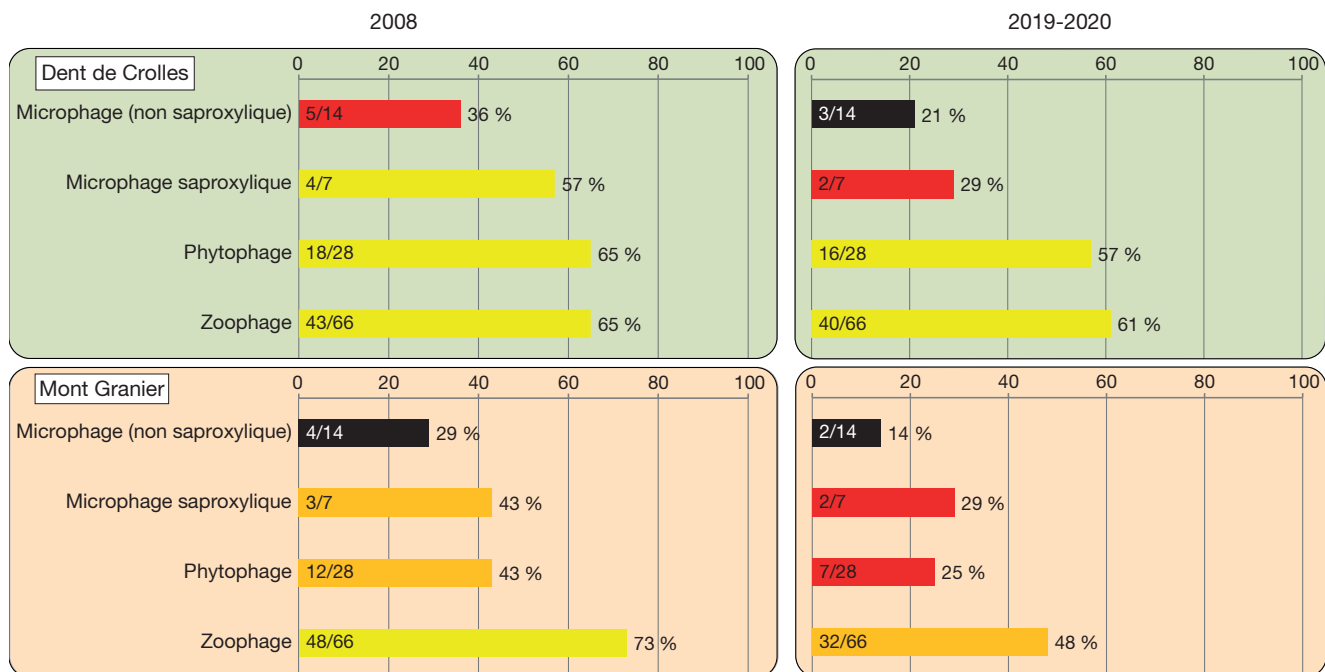


FIG. 8. — Représentation des régimes alimentaires larvaires des espèces de syrphidés au rendez-vous (prédites et observées) pour chaque site étudié dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse, en 2008 à gauche et en 2019-2020 à droite; voir Tableau 2 pour les couleurs associées aux classes d'intégrités écologiques.

TABLEAU 7. — Évolution de la composition des communautés d'espèces inattendues (observées mais non prédites) à la Dent de Crolles et au Mont Granier entre 2008 et 2019-2020 dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse.

Site	Habitats préférentiels ou catégories de provenance			2008		2019-2020		Évolution
				Espèce	Ratio	Espèce	Ratio	
Dent de Crolles	Forêt	Hêtraie	1121	11	27 %	21	38 %	11 %
		Sapinière	1711	5	12 %	8	15 %	2 %
	Prairie/ pelouse	de plaine	2311	4	10 %	7	13 %	3 %
		montagnarde	2312	2	5 %	4	7 %	2 %
		subalpine acidophile (décalcifiée)	23131	3	7 %		0 %	-7 %
	Zones humides	boisement frais dans les pentes périphériques avec végétation plus ou moins luxuriante associée	–	15	37 %	13	24 %	-13 %
	Préférendum généraliste (anthropophile)			1	2 %	1	2 %	-1 %
	Autre			–	–	1	2 %	2 %
	Total	100 %	41	55	100 %	–	–	–
Mont Granier	Forêt	Hêtraie	1121	8	18 %	11	42 %	24 %
		Sapinière	1711	5	11 %	4	15 %	4 %
	Prairie/ pelouse	de plaine	2311	4	9 %	3	12 %	2 %
		montagnarde	2312	8	18 %	2	8 %	-10 %
		subalpine acidophile (décalcifiée)	23131	3	7 %	0	0 %	-7 %
	Zones « humides » et associées	boisement frais dans les pentes périphériques avec végétation plus ou moins luxuriante associée	–	15	34 %	4	15 %	-19 %
	Préférendum généraliste (anthropophile)			1	2 %	1	4 %	2 %
	Autre			–	–	1	4 %	4 %
	Total	100 %	44	26	100 %	–	–	–



Fig. 9. — Habitats frais et humides en périphérie des zones subalpines dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse. Crédit photo : Patrick Gardet RNNHC.

les espèces inattendues, et entre les deux passages, il semble qu'il y ait eu une inversion de la proportion des espèces dites « de plaine » avec celle à tendance montagnarde au Mont Granier (Tableau 7).

Sont également présentes en 2008, dans les deux sites, plusieurs espèces – comme par exemple *Cheilosia nivalis*, *C. crassisetia*, *Eupeodes tirolensis* ou encore *Platycheirus melanops* – liées à des variantes plus acides (décalcifiées) des pelouses subalpines sous l'influence du climat (fortes précipitations et températures basses) et des variations pédologiques (Speight 2020). Cette catégorie ne comporte plus aucune espèce présente en 2019-2020. Ce résultat serait-il le signe d'une baisse des facteurs d'influences subalpins, nécessaires au développement des espèces liées à la décalcification, ou bien d'une raréfaction directe des espèces subalpines ?

Un troisième bloc d'espèces inattendues est composé de syrphes associés aux habitats frais et humides, que l'on retrouve également en périphérie des sites d'étude, notamment en pied de falaise et temporairement après la fonte des neiges en mai-juin (Fig. 9). Ces boisements frais, souvent de pentes avec des petits écoulements d'eau temporaire (parfois permanent) avec une végétation plus ou moins luxuriante associée (de type marais, saulaie, mégaphorbiaie, etc.) permettent la présence de 15 espèces (sur 41), soit 37 % des espèces inattendues en 2008 à la Dent de Crolles (*Cheilosia canicularis*, *C. derasa*, *Chrysotoxum bincinctum*, *Epistrophe diaphana*, *Eristalis arbustorum*, *E. nemorum*, *Eupeodes bucculatus*, *E. latifasciatus*, *Helophilus trivittatus*, *Leucozona glauca*, *Meligramma triangulifera*, *Platycheirus angustatus*, *P. angustipes*, *Sericomyia bombiforme*, *S. silentis*, *Sphegina platychira*). Au Mont Granier, 15 espèces, soit 34 % étaient inattendues dans ce type d'habitat à tendance humide en 2008 (*Cheilosia canicularis*, *Chrysotoxum bincinctum*, *Eristalis arbustorum*, *E. jugorum*, *E. pertinax*, *Eupeodes bucculatus*, *E. latifasciatus*, *Helophilus pendulus*, *H. trivittatus*, *Meligramma triangulifera*, *Platycheirus angustatus*, *P. angustipes*, *P. europaeus*, *Rhingia campestris*). Dans les deux sites étudiés, cette portion d'espèces liées à ces habitats originaux et atypiques, baisse durant la décennie, tombant à 24 % des espèces inattendues (n = 13/55) en 2019-2020 pour le premier et à 15 % (n = 4/26) pour le second.

Fonctionnalité des pelouses/landes subalpines

L'intégrité écologique obtenue (nombre d'espèces au rendez-vous sur les prédites) pour les pelouses et landes subalpines de la Dent de Crolles, passe de 68 % en 2008 à 64 % en 2019-2020, soit une légère baisse de 4 % de la fonctionnalité écologique (Fig. 10). Parmi les syrphes spécifiquement manquants dans les pelouses et landes subalpines, six espèces étaient présentes en 2008 et ne sont pas revues en 2019-2020 : *Cheilosia gigantea*, *C. melanopa*, *C. urbana*, *Chrysotoxum vernale*, *Platycheirus manicatus*, *Sphaerophoria fatarum*. Malgré l'arrivée de trois espèces (*Cheilosia melanura*, *C. venosa*, *Paragus absidatus*) en 2019-2020, les caractères indicateurs des espèces manquantes et les taux obtenus semblent indiquer une légère altération de la strate herbacée durant la décennie.

Au Mont Granier, l'intégrité écologique des pelouses et landes subalpines passe de 57 % (bon état) en 2008 (Fig. 10) à 36 % en 2019-2020 (état moyen), soit une chute de 21 points de la fonctionnalité sur la décennie. Parmi les espèces manquantes en 2019-2020, celles qui n'ont pas été ré-observées (n = 13) sembleraient indiquer des dysfonctionnements ou altérations au niveau de la strate herbacée : sept phytophages du genre *Cheilosia* (*C. grisella*, *C. hercyniae*, *C. insignis*, *C. urbana*, *C. vangaveri*, *C. venosa*, *C. vernalis*), et six zoophages (*Melanostoma certum*, *Paragus constrictus*, *Platycheirus manicatus*, *Sphaerophoria fatarum*, *S. interrupta*, *S. laurae*) vivant à la base des plantes herbacées.

Fonctionnalité des pinèdes

Dans les pinèdes, l'intégrité écologique obtenue à la Dent de Crolles passe de 80 % en 2008 à 72 % en 2019-2020, soit une baisse de 8 % de la fonctionnalité forestière (Fig. 10). Le résultat de 2019-2020 reste cependant bon et le graphique de la Figure 11 illustre la diminution constatée dans l'ensemble des compartiments forestiers. Même constat au Mont Granier mais avec une diminution encore plus forte (–24 %) entre 2008 et 2019-2020. Ces baisses affectent l'ensemble des stades et sont donc « structurelles ».

Parmi les espèces non ré-observées en 2019-2020, deux espèces microphages saproxyliques, liées aux cavités des vieux arbres, sont manquantes à la Dent de Crolles. Par leur absence, *Xylota jakutorum* et *X. sylvarum*, semblent indiquer un manque de maturité forestière. En revanche, le bon état de conservation de la guildes des espèces microphages saproxyliques est noté au Mont Granier, avec la présence de *Blera fallax*, *Xylota jakutorum*, *X. sylvarum* et *X. tarda*. Seule la plus ubiquiste des espèces attendues ici, *X. segnis*, est manquante par rapport à 2008.

Au Mont Granier, toutes les espèces non ré-observées en 2019-2020 (n = 17) sembleraient indiquer plus particulièrement des dysfonctionnements au niveau du recrutement forestier (arbres de sous étages, arbustes, buissons). La majorité des syrphes manquants est en effet composée d'espèces zoophages, principalement aphidiphages, documentés pour vivre au niveau du

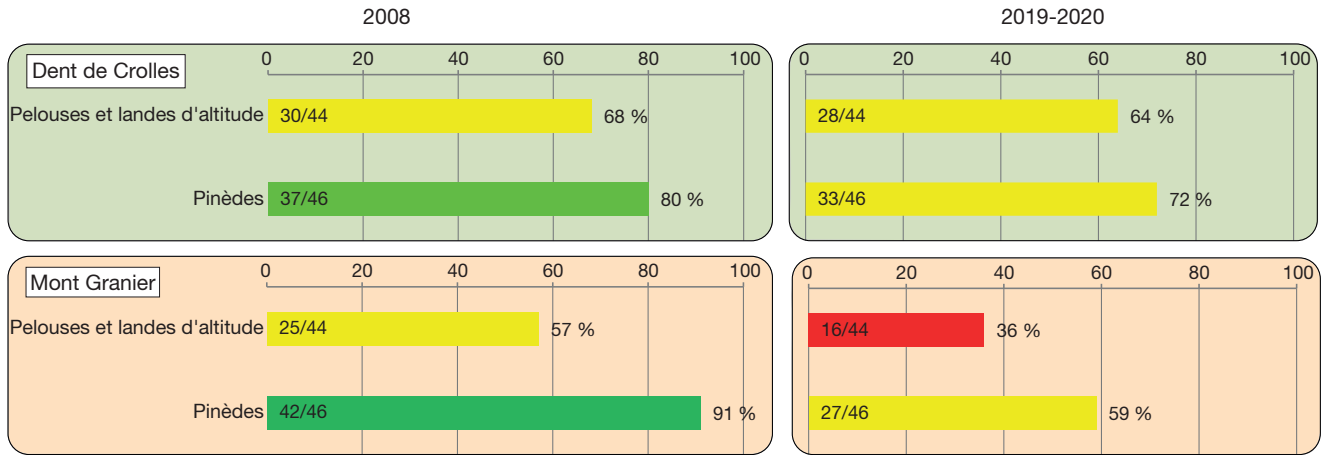


FIG. 10. — Représentation de l'intégrité écologique des habitats de la Dent de Crolles et du Mont Granier (espèces au rendez-vous sur les prédites) dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020; voir Tableau 2 pour les couleurs associées aux classes d'intégrités écologiques.



FIG. 11. — Représentation des intégrités écologiques des pinèdes de la Dent de Crolles et du Mont Granier (espèces au rendez-vous sur les prédites) dans la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020; voir Tableau 2 pour les couleurs associées aux classes d'intégrités écologiques.

feuillage des jeunes arbres (*Dasysyrphus albostrigatus*, *D. venustus*, *Eristalis similis*, *Megasyrphus erraticus*, *Melangyna compositarum*, *M. ericarum*, *M. lasiophthalma*, *M. umbellatarum*, *Paragus constrictus*, *Parasyrphus annulatus*, *P. macularis*, *P. malinellus*, *P. punctulatus*, *Xanthandrus comtus*; Speight *et al.* 2020). Ces espèces semblent traduire, par leur absence, une diminution des essences d'accompagnement dans le sous-étage forestier. L'absence de deux autres espèces phytophages (*Cheilosia longula* et *C. venosa*) témoigne aussi d'une strate herbacée altérée.

Même constat, mais plus nuancé, à la Dent de Crolles, où l'absence de quatre espèces zoophages (*Didea fasciata*, *Melangyna umbellatarum*, *Parasyrphus malinellus*, *Xanthandrus comtus*), vivant au niveau des jeunes arbres, semble aussi indiquer une

altération du sous-étage forestier (manque de recrutement et d'essences d'accompagnement). Parmi les espèces manquantes en 2008, *Cheilosia venosa*, *Didea intermedia* et *Parasyrphus annulatus* sont observées en 2019-2020. Leur présence ne permet cependant pas de nuancer ces constatations.

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats obtenus entre 2008 et 2019-2020 sont statistiquement dissemblables. Une réduction significative de la richesse spécifique et de la diversité des espèces est observée au Mont Granier durant la décennie, contraire-

ment à la Dent de Crolles où ces deux paramètres sont stables. Même constat pour les mesures et estimation de l'effort d'échantillonnages entre les deux réplicats : pour un même nombre de pièges employés, les estimateurs de la couverture de l'échantillon de référence sont forts, en légère augmentation à la Dent de Crolles et en diminution (légère) au Mont Granier. Pour les deux sites, les courbes de raréfaction sont également en adéquation avec les mesures de richesse et de diversité.

En revanche, un changement clair dans la composition des espèces pour les deux sites, entre les deux périodes, est mis en évidence par l'AFC (Fig. 7). Ces modifications suivent cependant la même trajectoire pour la Dent de Crolles et au Mont Granier, conséquence d'un facteur commun d'évolution.

L'étude des guildes et leur évolution met en évidence des contraintes fortes au sein des pelouses subalpines et de la pinède, dans les deux sites, par l'absence de la quasi-totalité des espèces microphages non saproxyliques (détritviores). Les caractéristiques naturelles du Massif de la Chartreuse expliquent ce constat déjà prégnant en 2008. La présence inattendue (non prédite) de plusieurs espèces liées à des variantes plus acides (décalcifiées) des pelouses subalpines, sous l'influence du climat (fortes précipitations et températures basses), appuie ce constat dès 2008. Ces espèces ont cependant totalement disparues en 2019-2020. De fortes diminutions sont également remarquées concernant les guildes phytophage (−18 %) et zoophage (aphidiphage principalement, −23 %), surtout au Mont Granier.

L'analyse des cortèges *via* Syrph the Net confirme les résultats de l'AFC. Non seulement les compositions des cortèges changent durant la décennie, mais ces modifications suivent la même trajectoire sur les deux sites. Les changements sont surtout observés dans les cortèges subalpins, notamment dans le site du Mont Granier. L'analyse des assemblages d'espèces permet de quantifier entre 2008 et 2020 une dégradation fonctionnelle (ratio des espèces au rendez-vous sur celles prédites) de 8 % à la Dent de Crolles et de 27 % au Mont Granier.

Les pelouses et landes subalpines du Mont Granier apparaissent désormais en mauvais état de conservation (IE = 36 %), enregistrant une baisse de 21 % depuis 2008. Les espèces manquantes semblent signer, par leur absence, une dégradation des fonctions de la strate herbacée durant cette décennie. À la Dent de Crolles, il semble, pour l'instant, que ces habitats ouverts soient en bon état (IE = 66 % [± 2 %] sur la période). Les influences climatiques, combinées aux conditions stationnelles, certainement plus favorables, permettent peut-être une faculté de maintien plus robuste qu'au Mont Granier (site le plus au nord de la RN). Si le substratum (calcaire de l'Urgonien) et le pendage (20°) sont identiques, l'exposition diffère : nord-ouest pour la Dent de Crolles et est pour le Mont Granier. Du point de vue de la flore alpine et de sa typicité, ce dernier site est moins riche que la Dent de Crolles (RNHC 2019). Ces éléments sont confirmés par l'analyse des traits de vie des espèces inattendues liés aux biotopes ouverts : la Dent de Crolles, semble avoir un profil plus collinéen, la proportion de ces espèces imprévues augmentant même légèrement durant la décennie. Au Mont Granier, les

influences des espèces montagnardes paraissent plus fortes parmi les espèces inattendues en 2008 (18 % sont issues des prairies et pelouses montagnardes contre 9 % de plaine). En 2019-2020, la tendance est cependant inversée (passant à 13 % pour les espèces collinéennes contre 8 % pour les montagnardes) et témoigne d'une plus forte influence des espèces de basses altitudes dans l'échantillon. Enseignement à mettre également en lien avec la disparition des espèces des pelouses subalpines décalcifiées.

Dans les zones forestières, et malgré de bons à assez bons résultats en 2019-2020 (IE_{Mont Granier} = 59 % ; IE_{Dent de Crolles} = 72 %), les habitats à pin à crochets enregistrent une baisse de fonctionnalité. Ce constat est fortement marqué au Mont Granier (IE₂₀₀₈₋₂₀₂₀ = −32 %) où le diagnostic semble pointer notamment un manque de maturité, mais surtout une altération du recrutement forestier (pin et essences d'accompagnement). En l'absence de pastoralisme depuis plus de 60-70 ans et du fait d'une stabilité paysagère forte, ce résultat est surprenant et pourrait être imputé à des facteurs externes plutôt qu'à une dégradation de l'habitat (en l'absence de données quantifiées et comparables de suivis botanique ou sylvicole sur les deux sites d'étude, les photographies aériennes disponibles sur le portail de l'Institut national de l'information géographique et forestière [IGN] sur le portail <https://remonterletemps.ign.fr> [dernière consultation le 16 mars 2022] ont été visionnées comparativement : entre les campagnes de prises de vue de 2008 et contemporaine, aucun changement visuel entre les deux mosaïques paysagères n'est cependant décelable [Figs. 12, 13]). À la Dent de Crolles (IE₂₀₀₈₋₂₀₂₀ = −8 %), un maintien voire une augmentation de la fonctionnalité forestière était attendue, suite à l'arrêt du pâturage (par la présence supposée de nombreuses zones ouvertes en cours de recolonisation). Il est certes possible que la vitesse de recolonisation sylvestre soit extrêmement lente à cette altitude (comme le suggère la vue aérienne diachronique de la Figure 12) mais cela n'explique pas la diminution de la fonctionnalité. Favorisé par le réchauffement climatique, l'épicéa, dominant dans les principales formations forestières en deçà des situations de crête, est un concurrent direct du pin à crochet. Il peut également recoloniser les secteurs anciennement pâturés à partir de sa limite altitudinale inférieure avec la forêt (Allgaier-Leuch *et al.* 2016). Cependant, dans des conditions climatiques récentes et similaires dans la haute chaîne du Jura, le Pin ne semble guère souffrir de la concurrence avec l'épicéa (Béguin *in* Prunier & Boissezon 2017) et cela ne semble pas non plus être le cas en Chartreuse (obs. pers.). Il sera toutefois intéressant d'étudier si le passage, à un moment donné, d'un seuil climatique extrême (durée d'enneigement plus courte, hivers plus chauds, température moyenne annuelle plus élevée en période de végétation, sécheresses estivales accrues) favorise l'épicéa. La diminution des espèces typiquement attendues dans la pinède de la Dent de Crolles serait-elle alors une conséquence de l'évolution des conditions abiotiques ?

Plus globalement, l'absence en 2019-2020 de nombreuses espèces typiques de syrphes par rapport à 2008 pourrait indiquer, par la raréfaction de leur micro-habitats larvaire, des causes de modification et de dégradation des habitats subalpins (diminution

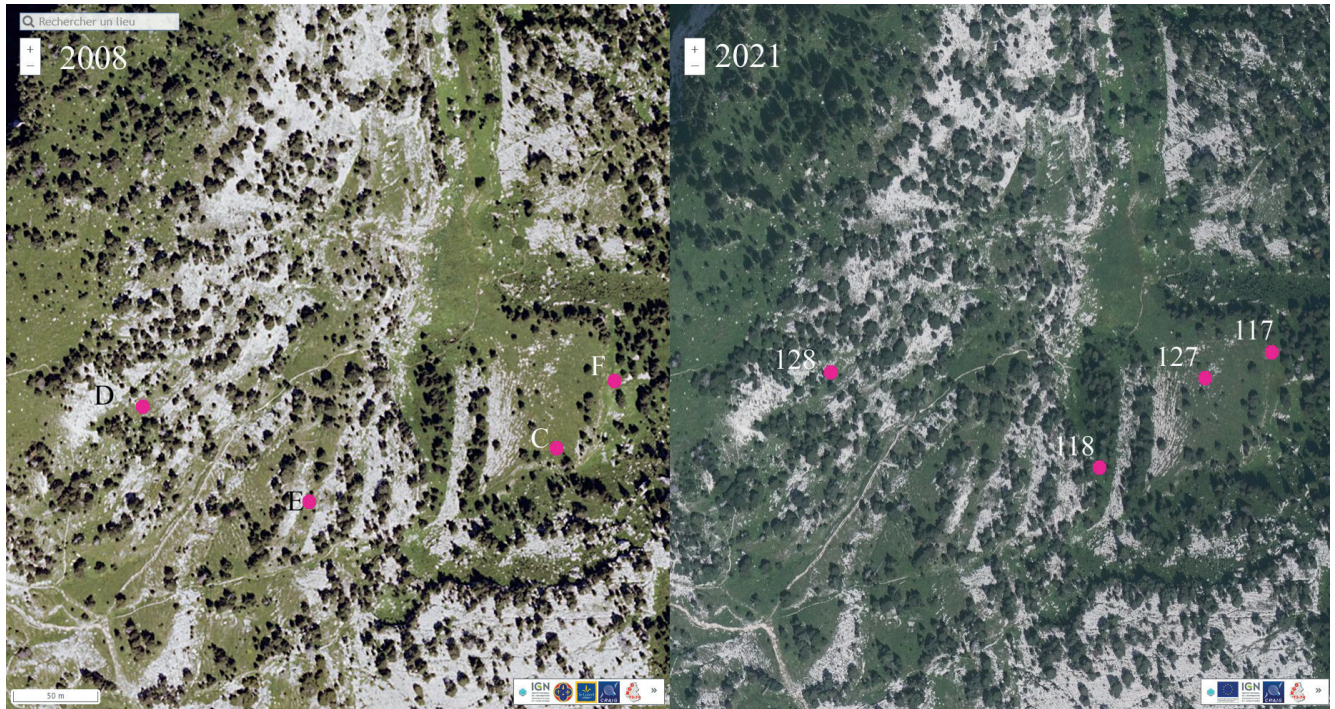


FIG. 12. — Photographie aérienne de la Dent de Crolles: vue comparative du site étudié entre 2008 et 2021 et positionnement des tentes Malaise (points roses) lors des deux répliquats. Source IGN (<https://remonterletemps.ign.fr/>, dernière consultation le 16 mars 2022).

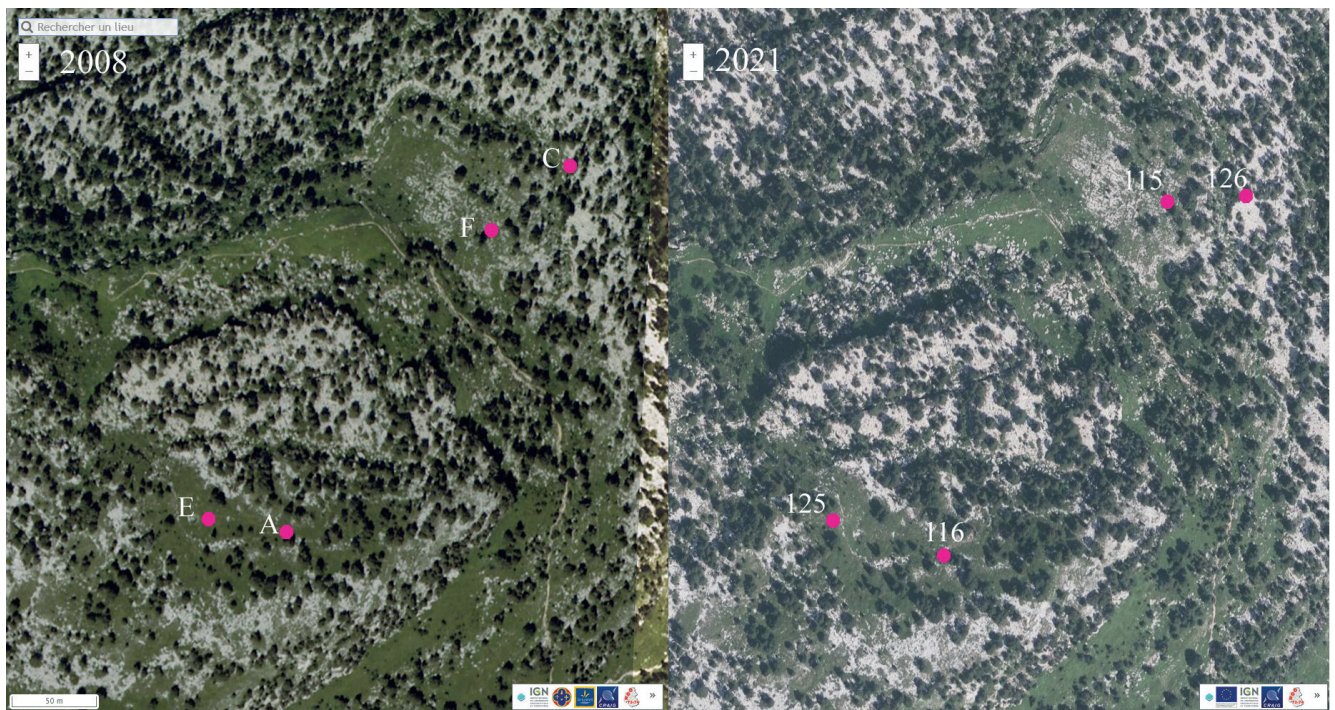


FIG. 13. — Photographie aérienne du Mont Granier: vue comparative du site étudié entre 2008 et 2021 et positionnement des tentes Malaise (points roses) lors des deux répliquats. Source IGN (<https://remonterletemps.ign.fr/>, dernière consultation le 16 mars 2022).

de la typicité floristique des biotopes prairiaux, altération de la fonctionnalité des pinèdes, notamment de leur vieillissement et de leur recrutement, etc.). Des modifications climatiques (abiotiques) pourraient cependant expliquer la dégradation

des cortèges de pinèdes et pelouses/landes subalpines typiques sans pour autant que des modifications de l'habitat n'aient encore eu lieu. En d'autres termes, nous ne sommes pas en mesure de savoir, sous les effets des modifications climatiques,

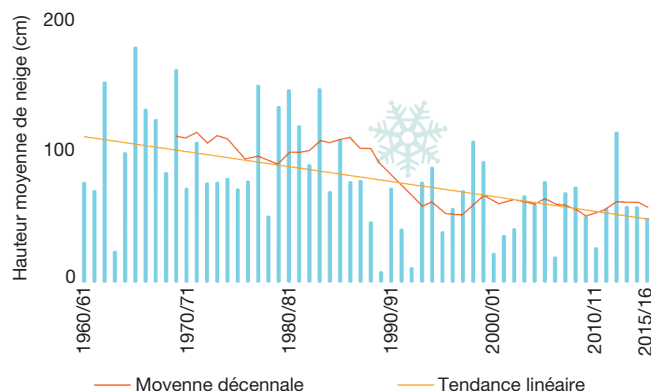


FIG. 14. — Évolution de la hauteur de neige moyenne en centimètres au col de Porte dans le massif de la Chartreuse (1350 m) entre décembre et mars de 1960-1961 à 2015-2016. Source : Météo France ; traitement ASADAC-MDP (OBS'y 2019).

si les habitats subalpins sont dégradés, comme le démontre le diagnostic StN, et donc hébergent des communautés de moins en moins intègres et typiques ; ou alors si la dégradation de ces cortèges prédit plutôt les changements et dégradations futurs des habitats subalpins de la Chartreuse. Ces deux hypothèses ne peuvent pas être vérifiées, ni indépendamment ni concomitamment de façon suffisamment robuste sur la seule base de nos observations et analyses. Elles sont à étayer par des études complémentaires dont nous ne disposons pas actuellement.

Une proportion importante d'espèces inattendues (44 % des espèces observées en moyenne) est mesurée en 2019-2020. Cette composante de la faune collectée était déjà importante en 2008 (40 %). Celle-ci provient des habitats proches, non ciblés par l'échantillonnage, mais apporte des informations complémentaires importantes. La plupart des espèces présentent en effet des affinités écologiques montagnardes voire collinéennes. La proportion de ces espèces non-subalpines reste stable au Mont Granier, entre 2008 et 2020, mais augmente cependant de 10 % à la Dent de Crolles. Cette évolution est révélée également par l'analyse factorielle des correspondances (Fig. 7). Dans le détail, une forte proportion d'espèces montagnardes forestières (hêtraie, sapinière, pessière), en accroissement depuis 2008, est révélée. Une autre portion majoritaire parmi ces espèces inattendues met en lumière la présence d'habitats frais et humides, que l'on retrouve également en périphérie des sites d'étude, notamment en pied de falaises et temporairement après la fonte des neiges en mai-juin. Ces petits systèmes frais, souvent de pentes avec des petits écoulements (parfois permanents), permettent la présence de plus d'un tiers des espèces inattendues en 2008. La proportion de cette communauté décroît fortement durant la décennie, passant de 37 à 24 % à la Dent de Crolles et de 34 à 15 % au Mont Granier. Ces diminutions signent probablement une vulnérabilité de ces systèmes dans un contexte de réduction du manteau neigeux (Fig. 14). L'augmentation de la vitesse de fonte des névés, du fait de printemps de plus en plus chauds, que subit le massif de la Chartreuse depuis au moins les deux dernières décennies (Lesaffre *et al.* 2012), est également un facteur explicatif.

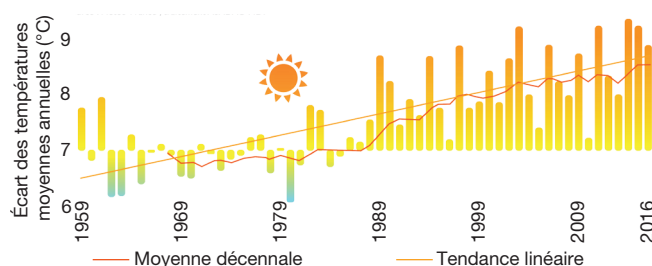


FIG. 15. — Écart des températures moyennes annuelles (en °C) à Saint Pierre de Chartreuse (945 m) de 1959 à 2016 par rapport à la normale 1961-1990. Les barres représentent la différence de températures annuelles par rapport à la moyenne des années 1961-1990. Source : Météo-France ; traitement ASADAC-MDP (OBS'y 2019).

Les conditions d'échantillonnage ont été légèrement différentes d'un point de vue technique mais plus favorables pour le second passage : en moyenne, les tentes Malaise ont donc été ouvertes dix jours plus tôt qu'en 2008 (pour ne pas manquer le début de saison). Si des emplacements s'étaient avérés être modifiés par rapport à 2008, alors les pièges Malaise ont été repositionnées dans de meilleures conditions d'interception (le plus proche possible). Une meilleure efficacité supposée est vérifiée par la modélisation des courbes de raréfactions et ne peut donc pas expliquer la dégradation temporelle des communautés.

En revanche, durant les périodes de collecte, les conditions climatiques continuent d'évoluer vers un réchauffement général des températures moyennes annuelles (Fig. 15). Par rapport à la normale de 1981-2010 (mesurée au pied de la Chartreuse), la saison de 2008 est une année avec un printemps situé dans la moyenne de saison et un été et un automne plutôt doux (Fig. 16). Il semblerait que, lors de ce premier passage, les conditions météorologiques n'aient pas été particulièrement défavorables à l'entomofaune en Chartreuse. En revanche, 2019 et 2020 sont des années plus chaudes sur toute la période (excepté peut-être en mai 2019), situées bien au-dessus de la normale, ce qui semble plutôt expliquer la dégradation temporelle des communautés subalpines durant la décennie.

En l'absence de pâturage depuis 60 ans, des explications évidentes manquent au Mont Granier pour traduire une situation moins favorable qu'à la Dent de Crolles, où le pâturage a cessé récemment. Aucun changement entre les deux mosaïques paysagères ne semble visible sur la décennie étudiée (Figs 12, 13). Des données plus précises sur les précipitations pour chacune des stations étudiées seraient nécessaires pour étudier leurs différences et connaître leur évolution au cours des dix dernières années. Si le Mont Granier a été plus chaud et plus sec que la Dent de Crolles (ce que laisse présager l'analyse des communautés prairiales inattendues), un lien climat – faune pourrait être dégagé, expliquant le déclin de la syrphidofaune du Mont Granier. Dans ce cas, la faune de la Dent de Crolles présentera selon nous sans doute une même dégradation prochainement.

Les données des suivis floristiques seraient également intéressantes à étudier pour rechercher des éléments de compréhension complémentaires (en lien avec le manteau neigeux

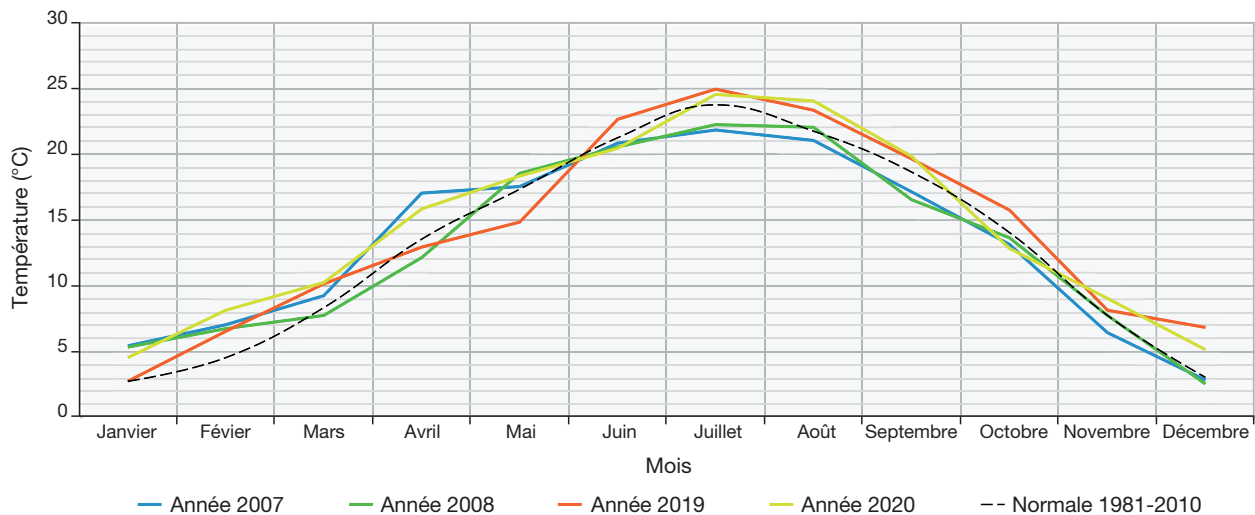


FIG. 16. — Températures moyennes mensuelles (en °C) à Saint-Martin-d'Hères (220 m) entre 2007-2008 et 2019-2020 par rapport à la normale 1981-2010. Source: infoclimat.fr, dernière consultation le 19 avril 2022.

notamment). De nombreuses études ont cependant montré des relations étroites entre les conditions de neige et la dynamique des populations de plantes alpines (e.g. Inouye 2000; 2008; Körner 2003; Wipf & Rixen 2010; Berteaux *et al.* 2016). Précisons également que le pâturage naturel des ongulés sauvages est pris en compte dans la codification des pelouses subalpines (StN-23132, Speight & Castella 2020). Ce dernier a un impact restreint (Richard 1972; Jullien & Cornillon 2017), surtout en l'absence de compétition avec les espèces domestiques (Ducommun 1992). Il n'est cependant pas exclu que les ongulés aient un impact surtout à l'avenir, dans un contexte d'augmentation des populations et de modification climatique (Fischer *et al.* in Prunier & Boissezon 2017).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Indéniablement, cette étude, réalisée à l'aide d'outils méthodologiques bénéficiant d'un protocole standardisé, met en exergue une diminution de l'entomofaune subalpine au profit d'espèces montagnardes voire collinéennes. Le déclin des insectes est un phénomène avéré dans la littérature (Thomas *et al.* 2004; Hallmann *et al.* 2017, 2020; Valtonen *et al.* 2017; Van Klink *et al.* 2020; Barendregt *et al.* 2022, etc.), notamment dans le domaine montagnard (Rödder *et al.* 2002) et alpin (Bonelli *et al.* 2021), mais reste mal documenté et trop peu d'études avec protocole standardisé sont menées (Jactel *et al.* 2020; Vitasse *et al.* 2021). La majeure partie de notre compréhension du déclin de la biodiversité reste basée sur les vertébrés et les plantes, alors que les espèces animales terrestres majoritaires sont des insectes et autres invertébrés (Stork 2018). Le présent travail participe au comblement de ces lacunes. Syrph the Net apparaît comme étant une méthode pertinente dans des programmes de surveillance intégrés, axés sur la biomasse, les différents niveaux trophiques, le fonctionnement des écosystèmes et les effets des changements climatiques.

Outre les enseignements locaux du diagnostic, cette étude est une première en Europe pour la méthodologie StN, aucun site n'ayant bénéficié d'une seconde mesure de la fonctionnalité écologique avec une analyse comparative et sur toute une saison complète. Il existe une expérience voisine en Suisse à 370 m d'altitude, où des suivis et des mesures régulières mais courtes (deux à trois semaines au printemps) de la syrphidofaune durant 17 années ont été réalisés dans la réserve naturelle des Grangettes (Pétremand *et al.* 2021). Ni les abondances, ni les richesses spécifiques, ni la composition des assemblages échantillonnés ne présentent cependant de changement tendanciel significatif au cours du temps. L'image est plutôt celle de fluctuations interannuelles, un aspect classique dans le suivi temporel de peuplements d'insectes. Notons que l'évolution de l'intégrité écologique n'a malheureusement pu être établie ni mesurée à partir des données issues des deux pièges Malaise. Même constat au Pays-Bas, avec la comparaison dans deux Réserves naturelles : à chaque fois les données d'une seule tente Malaise sont comparées selon deux points de mesures espacés de plus de 20 ans mais sans traitements statistiques et ni interprétation StN (Van Eck 2024). Les résultats laissent pourtant entrevoir des changements. Seule la RN du lac de Remoray, en France (Doubs, 25), termine actuellement sa deuxième campagne de mesure, dix ans après. Les résultats préliminaires, dans cette mosaïque humide et forestière de la Montagne du Jura (850 m d'altitude sous climat montagnard), semblent cependant aboutir à un constat similaire à celui de la Chartreuse. En effet, dans un contexte où une stabilité voire une augmentation fonctionnelle des habitats était attendue (libre évolution ou gestion écologique favorable), tout comme dans la présente étude, une perte d'abondance (−32 %) et de richesse spécifique (−10 %) de la syrphidofaune est mesurée entre 2009-2010-2011 et 2019-2020-2021 (obs. pers.). Ces données du Doubs restent cependant à analyser plus finement avec StN ainsi qu'avec des outils statistiques. D'autres résultats dans le réseau des espaces naturels en France, comme par



FIG. 17. — *Cheilosia personata* Loew, 1857 (mâle) : une espèce montagnarde des clairières forestières, en nette augmentation dans les habitats subalpins de la Réserve naturelle des Hauts des Chartreuse (passe de 34 individus observés dans les huit pièges Malaises en 2008 à 204 en 2020). Crédit photo : Martin C.D. Speight.

exemple la RN du ravin de Valbois (Doubs, 25) ou encore la RN du Marais de Cambrin (Pas-de-Calais, 62), suivront dans les prochaines années.

Ces diminutions inquiétantes de la syrphidofaune subalpine mesurées dans la RN des Hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020, sont certainement plus induites par les perturbations climatiques (Masson-Delmotte *et al.* 2018) que ces habitats subalpins subissent de plein fouet depuis un demi-siècle, que par l'impact des pratiques humaines locales (pastoralisme) inexistantes ou abandonnées depuis plusieurs décennies. Dans les Alpes européennes, le réchauffement climatique se produit à un rythme plus rapide que le réchauffement moyen de l'hémisphère nord (Rebetez & Reinhard 2008), générant des vitesses plus rapides de déplacement des isothermes. Les zones ouvertes et semi-ouvertes subalpines de Chartreuse, comme au Mont Granier et à la Dent de Crolles, sont des savanes karstiques froides et sèches, très fortement sensibles aux changements des précipitations, en quantité et en fréquence. Leur maintien semble menacé à moyen terme au profit des habitats montagnards (Fig. 17). Ce constat est appuyé par la diminution des espèces des habitats ponctuels dits « humides », associée à la fonte du manteau neigeux et à la présence d'eau dans le karst superficiel. Leur décroissance semble dans la logique de la réduction des niveaux de neige hivernaux et de l'accélération de la vitesse de fonte du manteau neigeux, modifiant voire raréfiant leurs habitats et l'entomofaune associée à ces biotopes originaux.

La proportion grandissante des espèces montagnardes et surtout collinéennes dans ces deux sites de haute altitude est inquiétante. Les habitats subalpins auront-ils le temps de s'adapter et de les héberger ?

Les interprétations n'ont malheureusement pu être croisées avec d'autres études standardisées, localement absentes. Il est préconisé :

- de mettre en place dans la RN des Hauts de Chartreuse plusieurs dispositifs dont un monitoring météorologique sur le long terme ;
- de mettre à jour les suivis floristiques existants ;
- de refaire cette étude à la Dent de Crolles et au Mont Granier dans dix ans maximum (Claude *et al.* 2020).

Ce dernier point permettra d'obtenir des données sur l'évolution de la biomasse des invertébrés, variable mesurée seulement en 2008 mais qui l'a été en 2019-2020. Le déploiement de la méthode Syrph the Net dans d'autres secteurs de la RN est également proposé. Il existe notamment des sites forestiers (pessières subalpines), sans exploitation depuis les années 50, qui mériteraient une attention scientifique, particulièrement dans les prochaines années. Des sites encore exploités seraient également à étudier comparativement.

Une partie de la faune non cible a enfin été partiellement valorisée (Claude *et al.* 2020). Les identifications de quelques espèces ($n = 395$) traduisent la forte potentialité du matériel « non syrphé » collecté, deux espèces nouvelles pour la science ayant d'ailleurs été découvertes à cette occasion (Claude &

Tissot 2023 ; Langlois & Daugeron 2024). Les tris de nombreux groupes restent partiels voire sélectifs, les informations restantes dans les échantillons sont donc importantes et quasi-inexploitées, surtout dans les échantillons de 2008. À l'image de l'expérience menée dans d'autres réserves naturelles comme celle du marais de Lavours (Darinot 2014), de la forêt de la Massane (Withers 2020), du ravin de Valbois (Langlois *et al.* 2014), du lac de Remoray (Tissot *et al.* 2021) ou encore celles de Ristolas-Mont Viso (Tissot *et al.* 2018), un travail complémentaire de tri et de détermination de la faune non cible récoltée au cours de ces échantillonnages pourrait être reconduit dans les années à venir. Accompagné de financements nécessaires, la poursuite de ce travail partiellement engagé permettra d'augmenter considérablement la connaissance entomologique de la RN, plus largement celle du PNR de Chartreuse, et rejoindra la démarche nationale des ATBI (*All Taxa Biodiversity Inventory*) (Ichter *et al.* 2024)

Tous ces éléments devraient permettre, dans les dix prochaines années, de croiser les informations avec ce diagnostic écologique et d'obtenir une meilleure compréhension des effets des changements globaux sur ces écosystèmes subalpins patrimoniaux. En tant que gestionnaire d'espaces naturels, nous nous interrogeons sur leurs capacités d'adaptation. Ces écosystèmes vulnérables auront-ils simplement le temps et la possibilité de s'adapter face aux rapides changements climatiques ?

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement nos collègues entomologistes et gestionnaires Gaël Petremand, Joseph Garrigue, Dominique Langlois, Cédric Vanappelghem pour leurs commentaires et les enrichissements apportés au manuscrit lors de sa consolidation. Merci également à Patrick Gardet pour les photographies et les informations fournies sur la réserve naturelle des Hauts de Chartreuse.

Merci enfin aux relecteurs Brian Padilla et Jean-Pierre Sarthou pour leur précieuse relecture et améliorations du manuscrit ; à la rédaction de la revue *Naturae*, dont Sarah Figuet pour son remarquable travail de secrétariat et de mise en page.

RÉFÉRENCES

- ALLGAIER-LEUCH B., STREIT K., AUGUSTIN S. & BRANG P. 2016. — Les impacts du réchauffement climatique, in WEHRLI U. (éd.), *La forêt* 12: 18-21.
- BARENDREGT A., ZEEGERS T., VAN STEENIS W. & JONGEJANS E. 2022. — Forest hoverfly community collapse: abundance and species richness drop over four decades. *Insect Conservation and Diversity* 15 (5): 510-521. <https://doi.org/10.1111/icad.12577>
- BERTEAUX D., GAUTHIER G., DOMINE F., IMS R. A., LAMOUREUX S. F., LÉVESQUE E. & YOCOZ N. 2016. — Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science* 3 (2): 65-90. <https://doi.org/10.1139/as-2016-0023>
- BONELLI S., CERRATO C., BARBERO F., BOIANI M. V., BUFFA G., CASACCI L. P., FRACASTORO L., PROVENZALE A., RIVELLA E., ZACCAGNO M. & BALLETTTO E. 2021. — Changes in alpine butterfly communities during the last 40 Years. *Insects* 13 (1): 43. <https://doi.org/10.3390/insects13010043>
- BRONDIZIO E. S., SETTELE J., DÍAZ S. & NGO H. T. (éds) 2019. — *Global Assessment Report on Biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES secretariat, Bonn, 1148 p. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- BROSE U., MARTINEZ N. D. & WILLIAMS R. J. 2003. — Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84 (9): 2364-2377. <https://doi.org/10.1890/02-0558>
- BURGIO G. & SOMMAGGIO D. 2007. — Syrphids as landscape bioindicators in Italian agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120 (2-4): 416-422. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.10.021>
- BURNHAM K. P. & OVERTON W. S. 1978. — Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65 (3): 625-633. <https://doi.org/10.2307/2335915>
- CASTELLA E. & SPEIGHT M. C. D. 1996. — Knowledge representation using fuzzy coded variables: an example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling* 85 (1): 13-25. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00015-1](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00015-1)
- CASTELLA E., SPEIGHT M. C. D. & SARTHOU J.-P. 2008. — L'environnement des syrphes. *Espaces naturels* 21: 22-23.
- CHAO A., MA K. H., HSIEH T. C. & CHIU C. H. 2016a. — *Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R)*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20744.62722>
- CHAO A., MA K. H. & HSIEH T. C. 2016b. — *iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation)*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25777.79200>
- CLAUDE J. & TISSOT B. 2023. — Additional data on the fauna of Psilidae (Diptera) of France, with description of three new species of Chamaepsila and updated keys. *Zootaxa* 5380 (2): 29. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5380.2.1>
- CLAUDE J., DECOIN R. & TISSOT B. 2020. — *Diagnostic écologique des milieux subalpins ouverts et semi-ouverts du Mont Granier et de la Dent de Crolles (Isère, 38) par la méthode « Syrph the Net »*. Rapport d'étude pour le Parc naturel régional des Hauts de Chartreuse. Les amis de la réserve naturelle du lac de Remoray, Labergement Sainte Marie, 24 p. + annexes. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.12180.63366>
- CROSSLEY M. S., MEIER A. R., BALDWIN E. M., BERRY L. L., CRENSHAW L. C., HARTMAN G. L., LAGOS-KUTZ D., NICHOLS D. H., PATEL K., VARRIANO S., SNYDER W. E. & MORAN M. D. 2020. — No net insect abundance and diversity declines across US Long Term Ecological Research sites. *Nature Ecology & Evolution* 4: 1368-1376. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1269-4>
- DARINOT F. (coord.) 2014. — Bilan de 30 ans d'études scientifiques dans le marais de Lavours (1984-2014). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* hors-série 3: 1-276.
- DECOIN R., TISSOT B., LEBARD T. & CLAUDE J. 2020. — *Les diptères de la Réserve intégrale du Lauvitel (Parc national des Écrins, Bourg-d'Oisans, 38): déterminations 2020 et proposition d'un nouveau programme d'inventaire généralisé*. Rapport d'étude pour le Parc national des Écrins. Les amis de la Réserve naturelle du lac de Remoray, Labergement-Sainte-Marie, 8 p. + annexes. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25880.93443>
- DOYLE T., HAWKES W. L. S., MASSY R., POWNEY G. D., MENZ M. H. M. & WOTTON K. R. 2020. — Pollination by hoverflies in the Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1927): 1-9. <http://doi.org/10.1098/rspb.2020.0508>
- DUCOMMUN A. 1992. — *Coup d'oeil sur la Combe-Grède et Chasseral: synthèses de travaux de licence*. Éditions du Parc jurassien de la Combe-Grède/Chasseral, Saint-Imier, 176 p.
- FAYT P., DUFRÈNE M., BRANQUART E., HASTIR P., PONTÉGNIE C., HENIN J.-M. & VERSTEIRT V. 2006. — Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of long-horn beetles and hoverflies in belgian deciduous forests. *Journal*

- of *Insect Conservation* 10 (2): 129-150. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-6289-0>
- GOELDLIN P., DELARZE R., CASTELLA E. & SPEIGHT M. C. D. 2003. — Les insectes indicateurs. *Mémoire de la société vaudoise des sciences naturelles* 20: 259-267.
- GOOD J. A. & SPEIGHT M. C. D. 1996. — *Saproxyllic Invertebrates and their Conservation throughout Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and their Natural Habitats*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 52 p.
- HALLMANN C. A., SORG M., JONGEJANS E., SIEPEL H., HOFLAND N., SCHWAN H., STENMANS W., MÜLLER A., SUMSER H., HÖRREN T., GOULSON D. & DE KROON H. 2017. — More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12 (10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- HALLMANN C. A., ZEEGERS T., VAN KLINK R., VERMEULEN R., VAN WIELINK P., SPIJKERS H., VAN DEIJK J., VAN STEENIS W. & JONGEJANS E. 2020. — Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conservation and Diversity* 13 (2): 127-139. <https://doi.org/10.1111/icad.12377>
- HECK L. K. JR., VAN BELLE G. & SIMBERLOFF D. 1975. — Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56: 1459-1461. <https://doi.org/10.2307/1934716>
- HOBBS R. J., COLE D. N., YUNG L., ZAVALA E. S., APLET G. H., CHAPIN F. S., LANDRES P. B., PARSONS D. J., STEPHENSON N. L., WHITE P. S., GRABER D. M., HIGGS E. S., MILLAR C. I., RANDALL J. M., TONNESSEN K. A. & WOODLEY S. 2010. — Guiding concepts for protected area stewardship in an era of global environmental change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (9): 483-490. <https://doi.org/10.1890/090089>
- ICHTER J., ABERLENC H. P., AUGÉ V., BONET B., COMBRISSE D., COUILLOU F., DUFRÈNE M., DUSOULIER F., GARGOMINY O., HOLTHOF J.-F., LACOEUILHE A., LANGLOIS D., LE GALL L., LECCIA M.-F., PONCET R., RAMAGE T., SOREL D., TISSOT B., TOUROULT J. & PONCET L. 2024. — Actes du séminaire des inventaires généraux de la biodiversité (IGB/ATBI), in PATRI NAT (OFB/MNHN) & PARC NATIONAL DES ÉCRINS (éds), *Séminaire des inventaires généraux de la biodiversité (IGB/ATBI), 17-19 octobre 2023*. Le Bourg-d'Oisans: 35 p.
- INOUE D. W. 2000. — The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters* 3 (5): 457-463. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x>
- INOUE D. W. 2008. — Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* 89 (2): 353-362. <https://doi.org/10.1890/06-2128.1>
- JACTEL H., IMLER J.-L., LAMBRECHTS L., FAILLOUX A.-B., LEBRETON J. D., LE MAHO Y., DUPLESSY J.-C., COSSART P. & GRANDCOLAS P. 2020. — Insect decline: immediate action is needed [Le déclin des Insectes: il est urgent d'agir]. *Comptes Rendus, Biologies*. 343 (3): 267-293. <https://doi.org/10.5802/crbio.37>
- JAUKER F., DIEKÖTTER T., SCHWARZBACH F. & WOLTERS V. 2009. — Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24: 547-555. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9331-2>
- JULLIEN J.-M. & CORNILLON M. 2017. — *Le Chamois – Biologie et écologie. Études dans le Massif des Bauges*. Biotope, Montpellier, 240 p.
- KÖRNER C. 2003. — *Alpine Plant Life*, second Edition. Springer, Berlin, 349 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>
- KREBS C. J. 1999. — *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman, Californie, 620 p.
- LANGLOIS D. & DAUGERON C. 2024. — Two new species of the genus *Empis* Linnaeus, 1758 (Diptera, Empididae, Empidinae) from French nature reserves. *Zoosystema* 46 (13): 319-325. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2024v46a13>
- LANGLOIS D., CLAUDE J. & TISSOT B. 2014. — Valorisation de trois années de piégeage par tente Malaise dans les RNN du Ravin de Valbois et du lac de Remoray, in *Réserve naturelle de France* (éd.), *Inventorier la biodiversité... pour quoi faire ? Réserve naturelle de France* 4: 121-132.
- LANGLOIS D., GENS H., TISSOT B., CLAUDE J. & MORA F. 2022. — Catalogue des syrphes (Diptera Syrphidae) de Bourgogne-Franche-Comté. *Revue scientifique Bourgogne-Franche-Comté Nature* 35: 106-183.
- LESAFFRE B., LEJEUNE Y., MORIN S., PANEL J.-M. & PONCET D. 2012. — Impact du changement climatique sur l'enneigement de moyenne montagne: l'exemple du site du col de Porte en Chartreuse, in BIGOT S. & ROME S. (éds), *Actes du 25^e Colloque de l'Association Internationale de Climatologie*. Association internationale de climatologie, Grenoble: 475-480.
- MAGURRAN A. E. 2004. — *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 77 p.
- MALAISE R. 1937. — A new insect trap. *Entomologisk tidskrift* 58: 148-160.
- MARCON E. 2017. — *Mesures de la Biodiversité*. UMR Écologie des forêts de Guyane, Kourou, 284 p.
- MASSON-DELMOTTE V., ZHAI P., PÖRTNER H. O., ROBERTS D., SKEA J., SHUKLA P. R., PIRANI A., MOUFUOMA-OKIA W., PÉAN C., PIDCOCK R., CONNORS S., MATTHEWS J. B. R., CHEN Y., ZHOU X., GOMIS M. I., LONNOY E., MAYCOCK T., TIGNOR M. & WATERFIELD T. 2018. — *Résumé à l'intention des décideurs, Réchauffement planétaire de 1,5 °C, Rapport spécial du GIEC sur les conséquences d'un réchauffement planétaire de 1,5 °C par rapport aux niveaux préindustriels et les trajectoires associées d'émissions mondiales de gaz à effet de serre, dans le contexte du renforcement de la parade mondiale au changement climatique, du développement durable et de la lutte contre la pauvreté*. Organisation météorologique mondiale, Genève, Suisse, 32 p.
- MASSON-DELMOTTE V., ZHAI P., PIRANI A., CONNORS S. L., PÉAN C., BERGER S., CAUD N., CHEN Y., GOLDFARB L., GOMIS M. I., HUANG M., LEITZEL K., LONNOY E., MATTHEWS J. B. R., MAYCOCK T. K., WATERFIELD T., YELEKÇİ O., YU R. & B. ZHOU (éds) 2021. — *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 2391 p. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- OBS'y 2019. — *Environnement: le territoire à l'heure de la transition écologique*. OBS'y: le réseau des observatoires de la région Grenobloise, Grenoble, 56 p.
- OKSANEN J., BLANCHET F. G., FRIENDLY M., KINDT R., LEGENDRE P., MCGLINN D., MINCHIN P. R., O'HARA R. B., SIMPSON G. L., SOLYMOS P., STEVENS M. H. H., SZOEC E. & WAGNER H. 2020. — *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5.7. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan>
- PÉTREMAND G., GOELDLIN DE TIEFENAU P., SPEIGHT M. C. D. & CASTELLA E. 2021. — Dix-sept années (1994-2010) de suivi des Diptères Syrphidés dans la réserve naturelle des Grangettes (Vaud, Suisse). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles* 100: 119-140.
- PRUNIER P. & BOISSEZON A. (éds) 2017. — Du Reculet aux sommets alpins: quels changements sur les crêtes? Actes du colloque scientifique Reculet, Gex, mars 2016. *Les cahiers de la Réserve naturelle* 1: 1-176.
- RADER R., CUNNINGHAM S. A., HOWLETT B. G. & INOUE D. W. 2020. — Non-bee insects as visitors and pollinators of crops: biology, ecology, and management. *Annual Review of Entomology* 65: 391-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025055>
- RADER R., EDWARDS W., WESTCOTT D. A., CUNNINGHAM S. A. & HOWLETT B. G. 2011. — Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions* 17 (3): 519-529. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00757.x>
- REBETEZ M. & REINHARD M. 2008. — Monthly air temperature trends in Switzerland 1901-2000 and 1975-2004. *Theoretical*

- and *Applied Climatology* 91: 27-34. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0296-2>
- REDON M. 2009. — *Trois méthodes d'évaluation pour l'expertise biodiversité d'un petit bois privé: application, comparaisons, complémentarités*. Mémoire de Master 2, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 26 p. + annexes.
- RICHARD J.-L. 1972. — Un facteur écologique nouveau dans le Jura: le chamois. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences naturelles* 95: 89-95. <https://doi.org/10.5169/seals-89026>
- RNHC 2019. — *Plan de gestion de la Réserve naturelle des Hauts de Chartreuse 2018-2027*. Parc naturel régional de Chartreuse, Saint-Pierre-de-Chartreuse, 386 p.
- RÖDGER D., SCHMITT T., GROS P., ULRICH W. & HABEL J.-C. 2002. — Climate change drives mountain butterflies towards the summits. *Scientific Reports* 11: 14382. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93826-0>
- SARTHOU J. P. 1996. — *Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des syrphidae (Insecta, Diptera) du sud-ouest de la France*. Thèse de doctorat. Institut national polytechnique de Toulouse, 251 p.
- SARTHOU J.-P. & SPEIGHT M. C. D. 2005. — Les diptères Syrphidae, peuple de tous les espaces. *Insectes* 137 (2): 3-8.
- SARTHOU V. & SARTHOU J. P. 2010. — Évaluation écologique d'écosystèmes forestiers de Réserves naturelles de Haute-Savoie à l'aide des Diptères Syrphidés. *Syrph the Net, the Database of European Syrphidae*. Vol. 62. Syrph the Net publications, Dublin, 131 p.
- SOMMAGGIO D. 1999. — Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74 (1-3): 343-356. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00042-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00042-0)
- SPEIGHT M. C. D. 1989. — *Les invertébrés saproxyliques et leur protection*. Conseil de l'Europe (coll. Sauvegarde de la Nature), Strasbourg, 77 p.
- SPEIGHT M. C. D. 2012. — Savagery, pollinisation and mimicry. *Biodiversity Ireland* 9: 6-7.
- SPEIGHT M. C. D. 2017. — *The Syrph the Net Database of European Syrphidae (Diptera), Past, Present and Future*. *Syrph the Net, the Database of European Syrphidae (Diptera)*. Vol. 96. Syrph the Net publications, Dublin, 19 p.
- SPEIGHT M. C. D. 2020. — *Species Accounts of European Syrphidae, 2020. Syrph the Net, the Database of European Syrphidae (Diptera)*. Vol. 104. Syrph the Net publications, Dublin, 314 p.
- SPEIGHT M. C. D. & CASTELLA E. 2010. — *Diagnostic de quelques habitats des Hauts de Chartreuse (Isère, France) à l'aide des Syrphidés (Diptères)*. *Syrph the Net, the Database of European Syrphidae*. Vol. 63. Syrph the Net publications, Dublin, 36 p.
- SPEIGHT M. C. D. & CASTELLA E. 2020. — *StN Content and Glossary of Terms 2020. Syrph the Net, the Database of European Syrphidae (Diptera)*. Vol. 107. Syrph the Net publications, Dublin, 98 p.
- SPEIGHT M. C. D., CASTELLA E. & SARTHOU J.-P. 2020. — StN 2020, in SPEIGHT M.C.D., CASTELLA E., SARTHOU J.-P. & VANAPPELGHEM C. (éds), *Syrph the Net on CD*. Vol. 12. Syrph the Net Publications, Dublin.
- STORK N. E. 2018. — How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual Review of Entomology* 63 (1): 31-45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- THIOULOUSE J., DRAY S., DUFOUR A., SIBERCHICOT A., JOMBART T. & PAVOINE S. 2018. — *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer, New York, 329 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>
- 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 (5665): 1879-1881. <https://doi.org/10.1126/science.1095046>
- TISSOT B., CLAUDE J. & SPEIGHT M. 2018. — *Diagnostic écologique de deux secteurs pastoraux de la réserve naturelle nationale de Ristolas – Mont Viso (05) par la méthode « Syrph the Net »*. Rapport d'étude pour le Parc naturel régional du Queyras, Les amis de la réserve naturelle du lac de Remoray, Labergement Sainte Marie, 26 p. + annexes. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.14470.68169>
- TISSOT B., LANGLOIS D., CLAUDE J., LAURIAUT C., DECOIN R., GENIN C., GENS H. & WITHERS P. 2021. — Les Diptères des Réserves naturelles nationales du Doubs (25). *Bourgogne Franche Comté Nature* 33: 196-223.
- VALTONEN A., HIRKA A., SZŐCS L., AYRES M. P., ROININEN H. & CSÓKA G. 2017. — Long-term species loss and homogenisation of moth communities in Central Europe. *Journal of Animal Ecology* 86 (4): 730-738. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12687>
- VAN ECK A. 2024. — De samenstelling van wapenvliegen en zweefvliegen in malaisevallen in De Brand en De Kaaistoep. Twee onderzoeksperiodes naast elkaar gezet. *De Vliegenmepper* 33 (1): 16-28.
- VAN KLINK R., BOWLER D. E., GONGALSKY K. B., SWENGEL A. B., GENTILE A. & CHASE J. M. 2020. — Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science* 368 (6489): 417-420. <https://doi.org/10.1126/science.aax9931>
- VANAPPELGHEM C., VANDEWEGHE R., DEBAIVE N., CLAUDE J., DUS-SAIX C., GARRIGUE J., GAUDET S., LANGLOIS D., MAILLET G., SARTHOU V., SARTHOU J. P., SOISSONS A., SPEIGHT M. C. D., TISSOT B., TOP D., TOURDIAT S. & VALLET A. 2020. — *Guide technique de mise en œuvre d'une étude Syrph the Net: retours d'expérience de l'Atelier du groupe inter-réseaux Syrphes*. Réserves naturelles de France, Dijon, 121 p.
- VANAPPELGHEM C. 2011. — Compter les syrphes pour évaluer l'état de conservation d'un milieu. *Espaces-naturels* 33: 40-41.
- VITASSE Y., URSENBACHER S., KLEIN G., BOHNENSTENGEL T., CHITTARO Y., DELESTRADE A., MONNERAT C., REBETEZ M., RIXEN C., STREBEL N., SCHMIDT B., WIPF S., WOHLGEMUTH T., YOCOZ N. & LENOIR J. 2021. — Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews* 96 (5): 1816-1835. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>
- WAGNER D. L. 2020. — Insect declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology* 65: 457-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- WIDMER I., MÜHLETHALER R., BAUR B., GONSETH Y., GUNTERN J., KLAUS G., KNOP E., LACHAT T., MORETTI M., PAULI D., PELLISIER L., SATTLER T. & ALTERMATT F. 2021. — Diversité des insectes en Suisse: importance, tendances, actions possible. *Swiss Academies Reports* 16 (9): 1-108. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5144800>
- WIPF S. & RIXEN C. 2010. — A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems. *Polar Research* 29 (1): 95-109. <https://doi.org/10.3402/polar.v29i1.6054>
- WITHERS P. 2020. — *Les Diptères de la forêt de la Massane. Travaux de la Massane*. Tome 113. Association des Amis de la Massane, Argelès-sur-mer, 99 p.

Soumis le 20 octobre 2023 ;
 accepté le 2 mai 2024 ;
 publié le 23 avril 2025.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Liste des espèces observées avec huit pièges à interception de type Malaise dans la Réserve naturelle des hauts de Chartreuse entre 2008 et 2020 et avec abondances prospectives.

Espèce	Site Réplicat Piège Malaise	Dent de Crolles										Mont Granier									
		2008 (CROL)					2019-2020					2008 (GRAN)					2019-2020				
		C	D	E	F	Total	117	118	127	128	Total	A	C	E	F	Total	115	116	125	126	Total
<i>Baccha elongata</i> (Fabricius, 1775)		–	–	–	–	–	1	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	1	2	3
<i>Blera fallax</i> (Linnaeus, 1758)		2	–	–	–	2	1	1	–	–	2	1	–	–	–	1	1	–	1	1	3
<i>Brachypalpoidea lentus</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	–	–	1	2	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Brachypalpus chrysites</i> Egger, 1859		–	–	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Callicera aurata</i> (Rossi, 1790)		–	1	–	–	1	–	1	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia albitarsis</i> (Meigen, 1822)		–	1	–	–	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia antiqua</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	2	2	1	1	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia caerulea</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia canicularis</i> (Panzer, 1801)		10	11	5	1	27	–	5	–	–	5	–	1	–	–	1	–	2	–	–	2
<i>Cheilosia crassisetosa</i> Loew, 1859		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia derasa</i> Loew, 1857		–	–	–	2	2	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia faucis</i> Becker, 1894		2	4	3	5	14	9	28	2	1	40	3	8	3	3	17	1	3	–	–	4
<i>Cheilosia gagatea</i> Loew, 1857		3	1	2	2	8	1	1	–	–	2	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Cheilosia gigantea</i> (Zetterstedt, 1838)		–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia grisella</i> Becker, 1894		–	1	–	6	7	–	–	–	1	1	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia hercyniae</i> Loew, 1857		–	2	–	–	2	–	1	–	–	1	–	1	–	2	3	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia himantopa</i> (Panzer, 1798)		–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia impressa</i> Loew, 1840		–	–	–	7	7	–	–	–	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia impudens</i> Becker, 1894		–	–	–	–	–	16	8	1	–	25	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia insignis</i> Loew, 1857		–	1	1	2	4	–	2	–	–	2	1	2	1	1	5	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia longula</i> (Zetterstedt, 1838)		–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia melanura</i> Becker, 1894		1	–	–	–	1	1	4	–	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia mutabilis</i> (Fallén, 1817)		1	–	–	–	1	3	3	–	1	7	–	2	1	2	5	2	–	–	–	2
<i>Cheilosia nivalis</i> Becker, 1894		9	13	14	9	45	–	–	–	–	–	4	1	–	–	5	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia pedestris</i> Becker, 1894		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia personata</i> Loew, 1857		13	1	4	4	22	42	67	20	17	146	1	4	4	5	14	5	10	2	5	22
<i>Cheilosia pictipennis</i> Egger, 1860		–	1	–	1	2	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia proxima</i> (Zetterstedt, 1843)		–	–	–	1	1	–	3	–	–	3	1	1	–	–	2	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia rhynchops</i> Egger, 1860		7	–	1	7	15	4	23	–	1	28	–	2	1	–	3	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia subpictipennis</i> Claussen, 1998		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	2	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia urbana</i> (Meigen, 1822)		1	3	–	–	4	–	–	–	–	–	3	8	5	2	18	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia vangaveri</i> Timon-David, 1937		–	4	1	1	6	3	3	–	–	6	1	1	1	1	4	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia venosa</i> Loew, 1857		–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia vernalis</i> (Fallén, 1817)		1	1	–	–	2	–	–	–	1	1	–	2	4	4	10	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia vicina</i> (Zetterstedt, 1849)		2	–	1	25	28	8	9	2	1	20	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Chrysotoxum bicinctum</i> (Linnaeus, 1758)		2	1	–	–	3	1	1	–	–	2	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Chrysotoxum cautum</i> (Harris, 1778)		–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chrysotoxum elegans</i> Loew, 1841		1	–	–	1	2	1	1	–	–	2	1	3	3	2	9	2	–	2	–	4
<i>Chrysotoxum fasciatum</i> (O. F. Müller, 1764)		7	1	2	4	14	4	11	2	3	20	–	4	1	5	10	3	1	1	–	5
<i>Chrysotoxum fasciolatum</i> (De Geer, 1776)		2	–	1	1	4	–	7	1	1	9	–	2	–	1	3	–	–	4	–	4
<i>Chrysotoxum festum</i> (Linnaeus, 1758)		2	–	–	–	2	1	2	–	–	3	1	–	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>Chrysotoxum intermedium</i> Meigen, 1822		–	–	–	–	–	2	3	–	5	10	–	–	–	–	–	4	–	7	1	12
<i>Chrysotoxum octomaculatum</i> Curtis, 1837		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Chrysotoxum vernale</i> Loew, 1841		–	2	–	–	2	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	1	–	–	–	1
<i>Chrysotoxum verralli</i> Collin, 1940		–	–	–	–	–	–	3	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Criorhina asilica</i> (Fallén, 1816)		–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Criorhina berberina</i> (Fabricius, 1805)		–	–	–	–	–	6	2	–	–	8	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Criorhina floccosa</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dasysyrphus albostrigatus</i> (Fallén, 1817)		2	–	–	–	2	1	5	3	3	12	1	9	3	–	13	–	–	–	–	–
<i>Dasysyrphus friuliensis</i> (van der Goot, 1960)		15	2	1	4	22	2	19	1	3	25	1	19	7	6	33	2	7	–	–	9
<i>Dasysyrphus pinastri</i> (De Geer, 1776)		5	–	1	–	6	14	60	2	3	79	–	4	9	4	17	4	–	4	2	10
<i>Dasysyrphus tricinctus</i> (Fallén, 1817)		2	1	1	3	7	2	–	–	–	2	–	4	2	–	6	–	–	–	–	–
<i>Dasysyrphus venustus</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Didea alneti</i> (Fallén, 1817)		–	–	–	1	1	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Didea fasciata</i> Macquart, 1834		2	–	–	2	4	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>Didea intermedia</i> Loew, 1854		–	–	–	–	–	1	6	–	–	7	–	–	–	–	–	1	–	1	2	4
<i>Epistrophe diaphana</i> (Zetterstedt, 1843)		–	1	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Epistrophe eligans</i> (Harris, 1780)		–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Epistrophe grossulariae</i> (Meigen, 1822)		6	4	6	1	17	10	55	126	10	201	–	54	6	27	87	3	11	10	–	24
<i>Epistrophe leiophthalma</i> (Schiner & Egger, 1853)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Episyrphus balteatus</i> (De Geer, 1776)		29	18	9	34	90	9	44	15	7	75	–	13	8	11	32	3	4	6	3	16
<i>Eriozona syrphoides</i> (Fallén, 1817)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)		1	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Eristalis jugorum</i> Egger, 1858		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Eristalis nemorum</i> (Linnaeus, 1758)		1	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–

ANNEXE 1. — Suite.

Espèce	Site Réplicat Piège Malaise	Dent de Crolles										Mont Granier									
		2008 (CROL)					2019-2020					2008 (GRAN)					2019-2020				
		C	D	E	F	Total	117	118	127	128	Total	A	C	E	F	Total	115	116	125	126	Total
<i>Eristalis pertinax</i> (Scopoli, 1763)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	1	5	–	–	–	–	–
<i>Eristalis similis</i> (Fallén, 1817)		24	12	4	1	41	–	2	2	–	4	1	15	4	25	45	–	–	–	–	–
<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)		11	12	5	1	29	–	1	1	1	3	–	7	5	2	14	–	–	2	–	2
<i>Eumerus grandis</i> Meigen, 1822		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	2
<i>Eumerus tarsalis</i> Loew, 1848		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Eupeodes bucculatus</i> (Rondani, 1857)		2	–	1	–	3	3	1	–	6	10	–	3	3	1	7	–	–	1	–	1
<i>Eupeodes corollae</i> (Fabricius, 1794)		10	6	4	8	28	58	39	2	2	101	2	6	7	11	26	17	24	4	2	47
<i>Eupeodes flaviceps</i> (Rondani, 1857)		1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	3	–	3	–	–	–	–	–
<i>Eupeodes goeldini</i> Mazanek, Láska & Bicik, 1999		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Eupeodes latifasciatus</i> (Macquart, 1829)		1	1	1	3	6	5	3	1	–	9	3	3	2	3	11	–	–	–	–	–
<i>Eupeodes luniger</i> (Meigen, 1822)		12	9	12	6	39	2	4	5	3	14	6	2	13	2	23	–	2	3	–	5
<i>Eupeodes nielsenii</i> (Dusek & Láska, 1976)		4	1	2	1	8	–	1	2	2	5	–	4	2	3	9	1	2	2	–	5
<i>Eupeodes nitens</i> (Zetterstedt, 1843)		–	–	4	–	4	1	7	14	11	33	–	2	2	2	6	2	2	6	1	11
<i>Eupeodes tirolensis</i> (Dusek & Láska, 1973)		–	–	3	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ferdinandea cuprea</i> (Scopoli, 1763)		–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Helophilus pendulus</i> (Linnaeus, 1758)		–	–	–	–	–	–	1	–	1	2	–	–	1	1	2	–	–	2	–	2
<i>Helophilus trivittatus</i> (Fabricius, 1805)		–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	2	–	2	4	–	–	–	–	–
<i>Lapposyrphus lapponicus</i> (Zetterstedt, 1838)		10	10	8	2	30	–	–	3	1	4	3	12	8	2	25	–	1	1	3	5
<i>Leucozona glauca</i> (Linnaeus, 1758)		–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Leucozona lucorum</i> (Linnaeus, 1758)		–	1	–	–	1	–	2	–	–	2	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Megasyrphus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Melangyna compositarum</i> (Verrall, 1873)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	2	4	–	–	–	–	–
<i>Melangyna ericarum</i> (Collin, 1946)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Melangyna lasiophthalma</i> (Zetterstedt, 1843)		–	2	1	–	3	2	–	–	–	2	–	–	2	2	2	–	–	–	–	–
<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)		–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	2	–	4	6	–	–	–	–	–
<i>Melanostoma certum</i> Haarto & Ståhls, 2014		14	3	5	15	37	141	21	15	1	178	1	–	4	3	8	–	–	–	–	–
<i>Melanostoma mellarium</i> (Meigen, 1822)		–	–	–	–	–	–	–	4	1	5	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)		8	5	5	6	24	63	67	15	–	145	7	1	4	7	19	2	3	4	–	9
<i>Melanostoma scalare</i> (Fabricius, 1794)		1	5	1	–	7	23	14	20	3	60	–	11	3	4	18	–	1	5	2	8
<i>Meligramma cincta</i> (Fallén, 1817)		2	–	–	–	2	3	1	5	1	10	–	1	–	1	2	–	–	1	–	1
<i>Meligramma triangulifera</i> (Zetterstedt, 1843)		–	1	–	–	1	–	–	1	1	2	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Meliscaeva auricollis</i> (Meigen, 1822)		8	9	10	5	32	4	6	10	8	28	2	8	5	–	15	–	–	6	1	7
<i>Meliscaeva cinctella</i> (Zetterstedt, 1843)		13	1	4	5	23	11	9	9	4	33	–	11	5	8	24	–	–	3	–	3
<i>Merodon aberrans</i> Egger, 1860		–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Merodon aeneus</i> Meigen, 1822		–	–	–	–	–	8	–	1	–	9	1	3	4	–	8	–	–	2	–	2
<i>Merodon albifrons</i> Meigen, 1822		–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Merodon cinereus</i> (Fabricius, 1794)		9	4	1	–	14	–	12	–	–	12	6	15	19	3	43	1	19	4	–	24
<i>Merodon moenium</i> Wiedemann in Meigen, 1822		–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	1	1	–	2	–	–	1	–	1
<i>Merodon rufus</i> Meigen, 1838		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11	1	2	14	–	–	–	–	–
<i>Microdon mutabilis</i> (Linnaeus, 1758)		–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Myathropa florea</i> (Linnaeus, 1758)		–	–	1	1	2	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paragus absidatus</i> Goeldlin, 1971		–	–	–	–	–	3	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paragus albifrons</i> (Fallén, 1817)		–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paragus constrictus</i> Simic, 1986		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Paragus haemorrhous</i> Meigen, 1822		–	1	–	–	1	1	3	1	1	6	–	–	1	–	1	–	2	1	–	3
<i>Paragus punctulatus</i> Zetterstedt, 1838		–	8	7	–	15	–	–	1	–	1	1	2	2	1	6	–	–	2	–	2
<i>Parasyrphus annulatus</i> (Zetterstedt, 1838)		–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	3	–	–	3	–	–	–	–	–
<i>Parasyrphus lineolus</i> (Zetterstedt, 1843)		1	–	–	–	1	–	–	–	2	2	–	2	–	1	3	–	–	1	–	1
<i>Parasyrphus macularis</i> (Zetterstedt, 1843)		12	6	9	3	30	13	22	–	–	35	3	1	1	1	6	–	–	–	–	–
<i>Parasyrphus malinellus</i> (Collin, 1952)		4	1	3	–	8	–	–	–	–	–	1	5	4	1	11	–	–	–	–	–
<i>Parasyrphus punctulatus</i> (Verrall, 1873)		4	4	4	12	24	4	17	–	–	21	–	3	2	1	6	–	–	–	–	–
<i>Parasyrphus vittiger</i> (Zetterstedt, 1843)		1	9	3	2	15	–	3	–	26	29	–	7	3	7	17	–	–	1	–	1
<i>Pelecocera scaevoides</i> (Fallén, 1817)		361	59	102	9	531	137	151	70	34	392	34	223	117	131	505	64	62	119	6	251
<i>Pelecocera tricineta</i> Meigen, 1822		–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>Pipiza noctiluca</i> (Linnaeus, 1758)		1	–	–	–	1	4	5	3	3	15	2	4	2	3	11	–	–	–	1	1
<i>Pipiza quadrimaculata</i> (Panzer, 1804)		–	–	1	2	3	1	14	1	2	18	3	8	2	3	16	–	–	1	–	1
<i>Pipizella annulata</i> (Macquart, 1829)		–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pipizella nigriana</i> (Séguy, 1961)		1	12	3	1	17	–	15	–	1	16	1	20	6	6	33	2	4	3	–	9
<i>Pipizella viduata</i> (Linnaeus, 1758)		–	1	–	–	1	–	2	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Platycheirus albimanus</i> (Fabricius, 1781)		31	56	50	64	201	49	41	27	47	164	25	114	40	35	214	3	7	16	–	26
<i>Platycheirus angustatus</i> (Zetterstedt, 1843)		1	–	1	–	2	2	1	–	–	3	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Platycheirus angustipes</i> Goeldlin, 1974		–	–	–	3	3	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Platycheirus europaeus</i> Goeldlin, Maibach & Speight, 1990		–	–	–	–	–	5	–	–	1	6	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–

ANNEXE 1. — Suite.

Espèce	Site Réplicat Piège Malaise	Dent de Crolles										Mont Granier									
		2008 (CROL)					2019-2020					2008 (GRAN)					2019-2020				
		C	D	E	F	Total	117	118	127	128	Total	A	C	E	F	Total	115	116	125	126	Total
<i>Platycheirus immaculatus</i> Ôhara, 1980		1	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platycheirus manicatus</i> (Meigen, 1822)		1	1	2	4	8	—	—	—	—	—	1	6	4	—	11	—	—	—	—	—
<i>Platycheirus melanopsis</i> Loew, 1856		—	4	2	2	8	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Platycheirus scutatus</i> (Meigen, 1822)		—	—	—	—	—	—	5	—	3	1	9	—	—	—	—	1	—	4	1	6
<i>Platycheirus tatricus</i> Dusek & Láška, 1982		11	14	15	4	44	5	8	4	4	21	40	20	64	12	136	—	4	—	—	4
<i>Rhingia campestris</i> Meigen, 1822		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	1	4	—	—	—	—	—
<i>Rhingia rostrata</i> (Linnaeus, 1758)		—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scaeva dignota</i> (Rondani, 1857)		—	2	3	—	5	2	15	2	3	22	—	3	—	2	5	—	—	1	—	1
<i>Scaeva pyrastris</i> (Linnaeus, 1758)		6	8	5	1	20	1	8	4	1	14	—	—	3	3	6	1	1	—	—	2
<i>Scaeva selenitica</i> (Meigen, 1822)		17	40	61	22	140	5	14	12	21	52	7	45	19	24	95	1	2	14	3	20
<i>Sericomyia bombiformis</i> (Fallén, 1810)		1	—	—	—	1	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sericomyia silentis</i> (Harris, 1778)		1	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophoria fatarum</i> Goeldlin, 1989		3	7	4	—	14	—	—	—	—	—	—	—	4	—	4	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophoria infusca</i> Goeldlin, 1974		1	6	4	5	16	5	9	—	—	14	—	10	—	8	18	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophoria interrupta</i> (Fabricius, 1805)		26	11	9	9	55	17	—	11	—	28	4	6	5	6	21	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophoria laurae</i> Goeldlin, 1989		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	3	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758)		9	8	10	9	36	26	44	19	27	116	10	9	7	6	32	—	4	24	—	28
<i>Sphegina platychira</i> Szilády, 1937		—	—	—	—	—	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spilomyia manicata</i> (Rondani, 1865)		—	—	—	—	—	—	2	1	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)		45	36	53	30	164	10	59	74	111	254	8	101	36	49	194	4	7	38	2	51
<i>Syrphus torvus</i> Osten-Sacken, 1875		17	14	42	5	78	2	5	21	29	57	1	30	12	15	58	—	—	19	1	20
<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822		7	6	5	5	23	2	17	24	35	78	1	80	10	20	111	1	3	23	2	29
<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus, 1758)		1	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Volucella inanis</i> (Linnaeus, 1758)		—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	2	—	3
<i>Volucella pellucens</i> (Linnaeus, 1758)		—	—	—	—	—	4	9	3	—	16	—	2	—	—	2	—	3	—	—	3
<i>Xanthandrus comtus</i> (Harris, 1780)		1	—	1	2	4	—	—	—	—	—	—	—	2	1	3	—	—	—	—	—
<i>Xylota ignava</i> (Panzer, 1798)		—	—	—	1	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Xylota jakutorum</i> Bagatshanova, 1980		—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	1	—	—	1	2	1	—	1	—	2
<i>Xylota segnis</i> (Linnaeus, 1758)		2	—	—	—	2	2	—	—	1	3	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—
<i>Xylota sylvarum</i> (Linnaeus, 1758)		—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Xylota tarda</i> Meigen, 1822		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
<i>Xylota xanthocnema</i> Collin, 1939		—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total individus		826	475	528	381	2210	781	1048	570	468	2867	199	993	507	513	2212	135	194	364	42	735
Total espèces		69	65	62	63	106	69	80	50	62	113	43	82	63	69	107	29	28	52	20	66

ANNEXE 2. — Liste des espèces manquantes et fidélité respective aux habitats. 1, Espèce potentiellement attendu dans l'habitat principal et attendue dans au moins un habitat supplémentaire associé; 2, espèce qui devrait être en habitat principal; 3, espèce fortement attendue en habitat principal.

Espèces	Site	Dent de Crolles				Mont Granier			
		Pelouses/ landes subalpines		Pinèdes		Pelouses/ landes subalpines		Pinèdes	
		Réplicat	2008	2019-2020	2008	2019-2020	2008	2019-2020	2008
<i>Cheilosia ahenea</i> (von Roser, 1840)			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia albitarsis</i> (Meigen, 1822)			–	–	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia antiqua</i> (Meigen, 1822)			–	–	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia barbata</i> Loew, 1857			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia bracusii</i> Vujic & Claussen, 1994			2	–	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia caerulea</i> (Meigen, 1822)			1	1	1	1	–	–	–
<i>Cheilosia flavipes</i> (Panzer, 1798)			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia gagatea</i> Loew, 1857			–	–	–	–	3	–	–
<i>Cheilosia gigantea</i> (Zetterstedt, 1838)			–	3	–	–	–	–	–
<i>Cheilosia grisella</i> Becker, 1894			–	–	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia hercyniae</i> Loew, 1857			–	–	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia impressa</i> Loew, 1840			–	–	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia insignis</i> Loew, 1857			–	–	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia longula</i> (Zetterstedt, 1838)			–	–	–	2	–	–	2
<i>Cheilosia marginata</i> Becker, 1894			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia melanopa</i> (Zetterstedt, 1843)			–	3	–	–	3	3	–
<i>Cheilosia melanura</i> Becker, 1894			3	–	–	–	3	3	–
<i>Cheilosia nigripes</i> (Meigen, 1822)			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia pedemontana</i> Rondani, 1857			2	2	–	–	2	2	–
<i>Cheilosia urbana</i> (Meigen, 1822)			–	2	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia vangaveri</i> Timon-David, 1937			–	–	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia venosa</i> Loew, 1857			1	–	1	–	1	1	1
<i>Cheilosia vernalis</i> (Fallén, 1817)			–	–	–	–	–	2	–
<i>Cheilosia vicina</i> (Zetterstedt, 1849)			–	–	–	–	2	–	–
<i>Chrysotoxum vernale</i> Loew, 1841			–	2	–	–	–	–	–
<i>Dasysyrphus albostrigatus</i> (Fallén, 1817)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Dasysyrphus venustus</i> (Meigen, 1822)			–	–	2	2	–	–	2
<i>Didea alneti</i> (Fallén, 1817)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Didea fasciata</i> Macquart, 1834			–	–	–	2	–	–	–
<i>Didea intermedia</i> Loew, 1854			–	–	3	–	–	–	3
<i>Eristalis similis</i> (Fallén, 1817)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Megasyrphus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)			–	–	2	2	–	–	2
<i>Melangyna compositarum</i> (Verrall, 1873)			–	–	2	2	–	–	2
<i>Melangyna ericarum</i> (Collin, 1946)			–	–	2	2	–	–	2
<i>Melangyna lasiophthalma</i> (Zetterstedt, 1843)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)			–	–	–	2	–	–	2
<i>Melanostoma certum</i> Haarto & Ståhls, 2014			–	–	–	–	–	2	–
<i>Melanostoma mellarium</i> (Meigen, 1822)			3	–	–	–	3	–	–
<i>Paragus absidatus</i> Goeldlin, 1971			3	–	–	–	3	3	–
<i>Paragus constrictus</i> Šimic, 1986			1	1	1	1	–	1	1
<i>Parasyrphus annulatus</i> (Zetterstedt, 1838)			–	–	2	2	–	–	2
<i>Parasyrphus macularis</i> (Zetterstedt, 1843)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Parasyrphus malinellus</i> (Collin, 1952)			–	–	–	2	–	–	2
<i>Parasyrphus punctulatus</i> (Verrall, 1873)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Platycheirus manicatus</i> (Meigen, 1822)			–	2	–	–	–	2	–
<i>Sphaerophoria fatarum</i> Goeldlin, 1989			–	2	–	–	–	2	–
<i>Sphaerophoria interrupta</i> (Fabricius, 1805)			–	–	–	–	–	2	–
<i>Sphaerophoria laurae</i> Goeldlin, 1989			2	2	–	–	–	2	–
<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus, 1758)			–	–	–	–	2	2	–
<i>Xanthandrus comtus</i> (Harris, 1780)			–	–	–	2	–	–	2
<i>Xylota jakutorum</i> Bagatshanova, 1980			–	–	–	2	–	–	–
<i>Xylota segnis</i> (Linnaeus, 1758)			–	–	–	–	–	–	2
<i>Xylota sylvarum</i> (Linnaeus, 1758)			–	–	–	2	–	–	2